

ECOLE NATIONALE SUPÉRIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

8

THESE

présentée à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier pour obtenir le

DIPLOME DE DOCTORAT

spécialité Sciences Agronomiques

Formation Doctorale : Biologie, Diversité et Adaptation des Plantes Cultivées*Ecole Doctorale* Biologie des Systèmes Intégrés, Agronomie et Environnement*Laboratoires d'accueil* :

- Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'adaptation à la Sécheresse (CERAAS), Bambey, Sénégal
- Centre International en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Unité de Recherches Fonctionnement du Peuplement Végétal (UR-FPV), Montpellier, France

**Analyse écophysiological de la réponse
de variétés de cotonnier au déficit hydrique.**

par

Marc Jean LACAPE**Soutenue le 16 février 1998 devant le jury composé de :****MM.**

J.P. BAUDOIN	Professeur, FUSAGX, Gembloux (Belgique)	Rapporteur
R. BONHOMME	Directeur de Recherches, INRA, Grignon	Rapporteur
A. CHARRIER	Professeur, ENSA, Montpellier	Président
M. DE RAÏSSAC	Directeur de Recherches, CIRAD, Montpellier	Examineur
H. ROY MACAULEY	Directeur du CERAAS, Thiès (Sénégal)	Examineur
J. WERY	Professeur, ENSA, Montpellier	Directeur de thèse

✓

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ÉCOLE NATIONALE SUPÉRIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

THESE

présentée à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier pour obtenir le

DIPLOME DE DOCTORAT

spécialité : Sciences Agronomiques

Formation Doctorale : Biologie, Diversité et Adaptation des Plantes Cultivées

Ecole Doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés, Agronomie et Environnement

Laboratoires d'accueil

- Centre d'Études Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS), Bambey, Sénégal
- Centre International en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Unité de Recherches Fonctionnement du Peuplement Végétal (UR-FPV), Montpellier, France

Analyse écophysiological de la réponse de variétés de cotonnier au déficit hydrique.

e m - - -

par

Marc Jean LACAPE

Soutenue le 16 février 1998 devant le jury composé de :

MM.

• I.P. BAUDOUIN	Professeur, FUSAGX, Gembloux (Belgique)	Rapporteur
• P. BONHOMME	Directeur de Recherches, INRA, Grignon	Rapporteur
• A. CHARRIER	Professeur, ENSA, Montpellier	Président
• M. DE RAÏSSAC	Directeur de Recherches, CIRAD, Montpellier	Examineur
• H. ROY MACAULEY	Directeur du CERAAS, Thiès (Sénégal)	Examineur
• J. WEPY	Professeur, ENSA, Montpellier	Directeur de thèse

*Le travail présenté a été réalisé dans le cadre des financements accordés
par l'Union Européenne (DG XII) au projet CERAAS.*

REMERCIEMENTS

Aux principaux intervenants institutionnels :

Les études expérimentales présentées ont été réalisées dans le cadre de mon affectation comme sélectionneur du CIRAD au sein du projet CERAAS (Centre d'Etude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse) de Bambey au Sénégal. Ce projet bénéficie depuis sa création des financements de l'Union Européenne au travers de contrats avec les directions DG XII et DG VIII. Je voudrai adresser en premier lieu (ce qui n'est pas coutume), ma gratitude à ce bailleur de fonds, sans qui la recherche tropicale ne serait pas ce qu'elle est.

Je tiens à remercier mon employeur, le CIRAD, qui après 13 années de sélection en station cotonnière, m'a fait confiance et m'a permis d'aborder ce domaine de recherche nouveau pour moi.

Le CERAAS a constitué pour moi une structure idéale d'accueil. Je suis fier d'avoir pu participer à la constitution de ce pôle de recherche unique en milieu tropical et si exemplaire à beaucoup d'égards.

Aux principaux intervenants scientifiques :

J'exprime tout d'abord ma profonde gratitude à Jacques Wery pour avoir accepté de m'encadrer. Il a donné corps à mon travail, et m'a permis de mieux percevoir la cohérence d'un ensemble de résultats. Je le remercie pour sa disponibilité et sa patience de ces derniers mois.

Que Daniel Annerose, créateur du CERAAS, trouve aussi ici l'expression de mes vifs remerciements, pour m'avoir accompagné et épaulé dans mon initiation aux nombreuses techniques et outils de la physiologie et de l'écophysiologie.

Un grand merci aussi aux chercheurs et techniciens du CERAAS avec qui j'ai eu de riches et sympathiques échanges. Qu'ils veuillent bien m'excuser de ne pas les citer. J'adresse simplement un salut particulier à Ibrahima N'Dongue, qui n'a jamais baissé les bras devant la masse de travail que je lui demandais.

J'aurai aussi beaucoup de personnes à saluer au CIRAD, et c'est donc collectivement que je voudrai remercier mes collègues de l'équipe Coton du CIRAD-CA et ceux de l'Unité de recherches FPV qui m'ont accueilli à mon retour à Montpellier.

Aux membres du jury :

J'adresse toute ma gratitude aux deux rapporteurs de ma thèse, Jean Pierre Baudoin et Raymond Bonhomme, qui ont accepté la tâche de juger mon travail malgré de grandes obligations.

Je remercie André Charrier, pour m'avoir permis de présenter cette thèse dans le cadre de la formation doctorale qu'il dirige, et pour avoir accepté de participer au jury.

J'adresse un merci amical à Harold Roy Macauley pour avoir lâché des activités très prenantes au CERAAS, et accepté de faire tous ces kilomètres.

Je suis enfin reconnaissant à mon collègue Marcel De Raissac pour ses remarques très constructives apportées à différentes étapes de ce travail.

A ma famille :

Je n'oublie pas non plus ma petite famille, Hélène et Thiên Ân. Pourront-ils me pardonner mes trop fréquentes absences (physiques et d'esprit) de ces derniers mois ?

Je dédie cette thèse à mon père et à la mémoire de ma mère.

LISTE DES PRINCIPALES ABREVIATIONS UTILISEES

Matériel et Méthodes

Rg	Rayonnement global atmosphérique	J m^{-2}
PAR	Rayonnement photosynthétiquement actif (« photosynthetically active radiation »)	J m^{-2}
Ev bac	Demande évaporative mesurée en bac Classe A	mm j^{-1}
JAL	Jours après la levée	jours

Etats hydriques du sol et de la plante

ERD	Profondeur d'extraction racinaire (« effective rooting depth »)	m
TTS'W	Quantité maximale d'eau du sol utilisable par la plante (« total transpirable soil water »)	mm
ASW	Quantité d'eau du sol utilisable (« available soil water »)	mm
FTS'W	Rapport entre la quantité d'eau du sol utilisable et la quantité maximale (« fraction of transpirable soil water »)	-
ETR	Evapotranspiration réelle	mm j^{-1}
ETM	Evapotranspiration maximale	mm j^{-1}
TER	Teneur en eau relative des feuilles	%
Ψ_f	Potentiel hydrique des feuilles	MPa
π	Potentiel osmotique des feuilles	MPa
g_s	Conductance stomatique	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
CWSI	Indice de stress hydrique de la culture basé sur la température du couvert (« crop water stress index »)	-
Tc	Température de couvert mesurée par thermométrie infrarouge	°C
Ta	Température d'air sous abri	°C
VPE	Déficit de pression de vapeur (« vapor pressure deficit »)	kPa

Croissance et développement

DF	Date d'ouverture moyenne de la première fleur	jours ou °C
CO	Date de « cutout », ou d'arrêt d'émission des feuilles et des boutons floraux, estimée par la date à laquelle NAWF = 5	jours ou °C
DC	Date d'ouverture moyenne de la première capsule	jours ou °C
NAWF	Nombre de noeuds de la tige au dessus de la branche fructifère en floraison de 1 ^{er} entre-noeud (« nodes above white flower »)	nombre
LAI	Indice foliaire (« leaf area index ») : surface de feuilles par unité de surface de sol	-

Biomasse et rendement

PMC	Poids moyen capsulaire	g MS
MS	Matière sèche	g MS
Ei	Efficacité d'interception du rayonnement	-
Ea	Efficacité d'absorption du rayonnement	-
Eb	Efficacité biologique de conversion du rayonnement	$\text{g MS} \cdot (\text{MJ PAR})^{-1}$
WUE	Efficacité d'utilisation de l'eau (« water use efficiency »)	$\text{kg MS m}^{-3} \text{H}_2\text{O}$
HI	indice de récolte (« harvest index »)	-

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION	1
1.1. Sécheresse et production agricole	1
1.1.1. Le problème de la sécheresse dans les pays d'Afrique sub-saharienne	1
1.1.2. Place du coton dans ces zones et incidence du déficit hydrique sur la production	2
1.1.3. Amélioration de la production en zones sèches	3
1.1.3.1. <i>Techniques agronomiques</i>	3
1.1.3.2. <i>Amélioration du matériel végétal</i>	4
1.2. Effets d'un déficit hydrique sur le cotonnier	5
1.2.1. Développement d'une plante de cotonnier	5
1.2.2. Description globale des effets d'un déficit hydrique sur le cotonnier	6
1.2.3. Variabilité génétique	8
1.3. Objectifs et démarche	9
2. MATERIELS ET METHODES	12
2.1. Conditions de culture : sol et climat	12
2.1.1. Les sols	12
2.1.2. Données climatiques	12
2.2. Itinéraire technique	13
2.3. Traitements étudiés et dispositifs expérimentaux	14
2.3.1. Variétés	14
2.3.2. Régimes hydriques	15
2.3.3. Dispositifs expérimentaux	16
2.4. Etat hydrique du sol	17
2.4.1. Protocole général	17
2.4.2. Profondeur d'extraction racinaire et vitesse d'enracinement	17
2.4.3. Calcul de la fraction d'eau transpirable du sol, FTSW	18
2.4.3.1. <i>Bornes de calcul et quantité totale d'eau transpirable du sol</i>	18
2.4.3.2. <i>Calcul de la FTSW</i>	19
2.4.3.3. <i>Cas de 1994</i>	20
2.4.4. Consommation en eau	20
2.5. Variables d'état hydrique de la plante et température de couvert	21
2.5.1. Etat hydrique des feuilles et conductance stomatique	21
2.5.1.1. <i>Potentiel hydrique xylémien</i>	21
2.5.1.2. <i>Potentiel osmotique tissulaire</i>	22
2.5.1.3. <i>Teneur en eau relative</i>	22
2.5.1.4. <i>Conductance stomatique</i>	22
2.5.2. Température de couvert et CWSI	22
2.6. Croissance et développement du phytomère et de la plante	24
2.6.1. Développement végétatif	24
2.6.2. Développement reproducteur	24
2.6.3. Production à l'échelle de la plante	25
2.7. Développement du couvert et production à l'échelle de la parcelle	25
2.7.1. Indice foliaire	25
2.7.2. Production de biomasse	26
2.7.3. Rendement	27
2.8. Analyses statistiques	27

3. RELATIONS ENTRE-LES ETATS HYDRIQUES DE LA PLANTE ET DU SOL 2

9

3.1. introduction	29
3.1.1. Réponses des différents processus physiologiques à un déficit hydrique	29
3.1.2. Comparaison de plusieurs génotypes pour leur réponse au déficit hydrique	30
3.1.3. Objectifs	31
3.2. Climat et apports en eau	32
3.2.1. Données climatiques	32
3.2.2. Quantité d'eau reçue pour les différents régimes hydriques	32
3.3. Etat hydrique du sol	33
3.3.1. Profils d'humidité volumique et bornes de la TTSW	34
3.3.2. Profondeur maximale d'extraction racinaire et calcul du stock total transpirable	54
3.3.3. Calcul de la FTSW et relation avec le potentiel hydrique foliaire de base	35
3.3.4. Evolution de la FTSW au cours du cycle	36
3.3.4.1. Comparaison des régimes d'irrigation entre les années	36
3.3.4.2. Valeurs moyennes de FTSW pendant la période de floraison utile	37
3.3.4.3. Différences variétales	37
3.4. Variables d'état hydrique des plantes et CWSI	37
3.4.1. Analyse des variables en conditions irriguées	38
3.4.2. Variation en régime non irrigué	39
3.5. Evapotranspiration journalière du couvert	40
3.6. Réponses des variables d'état hydrique et de l'évapotranspiration journalière à l'état hydrique du sol (FTSW)	41
3.6.1. Réponses globales des variables	41
3.6.1.1. Variables d'état hydrique des plantes	41
3.6.1.2. Evapotranspiration journalière relative (ETR/ETM)	42
3.6.2. Comparaison des variétés pour leurs réponses au dessèchement du sol	43
3.7. Conclusion	44

4. CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT VEGETATIF

47

4.1. Introduction	47
4.1.1. Contribution de la surface foliaire au comportement d'un génotype	47
4.1.2. Evolution de l'indice foliaire au cours du cycle	48
4.1.3. Croissance foliaire à l'échelle du phytomère	49
4.1.4. Nombre de feuilles par plante.	51
4.1.5. Objectifs	53
4.2. Analyse de la croissance foliaire à l'échelle du phytomère	53
4.2.1. Choix d'une variable de caractérisation de la croissance foliaire	53
4.2.2. Effets du déficit hydrique	54
4.2.3. Différences variétales	55
4.3. Emission des noeuds	56
4.3.1. Complément méthodologique sur le cadre d'analyse	56
4.3.2. Différences variétales de rythme de développement en conditions optimales	57
4.3.3. Sensibilité au déficit hydrique du rythme de développement	58
4.3.4. Différences variétales	60
4.4. Indice foliaire et efficacité d'interception du rayonnement (Ei)	60
4.4.1. Effets du déficit hydrique	60
4.4.2. Différences variétales	61
4.5. Conclusion	63

5. DEVELOPPEMENT REPRODUCTEUR. PRODUCTION DE SITES FRUCTIFERES **65**

5.1. introduction	65
5.1.1. Rappel sur le cadre d'analyse	65
5.1.2. Développement du phytomère reproducteur	65
5.1.2.1. les différents stades de développement d'un phytomère reproducteur	65
5.1.2.2. Contrôle du développement du bouton floral en fruit	66
5.1.2.3. Caractéristiques de la fibre et de la graine	67
5.1.3. Développement reproducteur à l'échelle de la plante	67
5.1.3.1. Nombre potentiel de sites fructifères et nombre de capsules	68
5.1.3.2. Contrôle du développement reproducteur à l'échelle de la plante entière	68
5.1.3.3. Pertinence physiologique de l'indicateur NA WF	69
5.1.3.4. Variabilité génétique du développement reproducteur	71
5.1.4. Objectifs	71
5.2 Evolution de la production de fleurs au cours du cycle	72
5.2.1. Effets du déficit hydrique	72
5.2.1.1. Nombre potentiel de sites reproducteurs par plante	72
5.2.1.2. Nombre de fleurs	72
5.2.2. Différences variétales	73
5.3. NAWF et durée de floraison utile	74
5.3.1. Effets du déficit hydrique sur NAWF et sur la durée de floraison	74
5.3.1.1. NAWF	74
5.3.1.2. Durée de la période de floraison utile	75
5.3.2. Différences variétales	76
5.4. Conclusion	76

6. ANALYSE DU RENDEMENT. COMPOSANTES DU RENDEMENT ET MODELEE **78**

PRODUCTION DE BIOMASSE

6.1. Introduction	78
6.1.1. Cadre d'analyse composantes du rendement	78
6.1.2. Cadre d'analyse production de biomasse et indice de récolte	79
6.1.2.1. Indice de récolte	79
6.1.2.2. Biomasse et utilisation de l'eau	80
6.1.2.3. Biomasse et bilan radiatif	81
6.1.3. Objectifs	83
6.2. Analyse du rendement en coton graine	83
6.2.1. Etude des interactions génotype x irrigation : essai de 1994	83
6.2.2. Analyse globale du rendement des 5 variétés dans les 3 essais	84
6.2.3. Relation entre le rendement et l'état hydrique du sol ou la durée de la période floraison - « cutout »	85
6.2.4. Réponses des variétés	86

6.3. Cadre d'analyse composantes du rendement : Nombre de capsules et poids moyen capsulaire	87
6.3.1. Nombre de capsules récoltées	87
6.3.1.1. Effets du déficit hydrique sur le nombre de capsules	87
6.3.1.2. Effets du déficit hydrique sur l'abscission	87
6.3.1.3. Différences variétales	88
6.3.2. Poids moyen des capsules	88
6.3.2.1. Effets du déficit hydrique	88
6.3.2.2. Différences variétales	89
6.4. Cadre d'analyse de la production de biomasse et de l'indice de récolte	89
6.4.1. Biomasse totale aérienne	89
E.4.2. Indice de fructification et indice de récolte	90
6.4.2.1. Effets du déficit hydrique	90
6.4.2.2. Différences variétales	91
E.4.3. Biomasse et utilisation de l'eau	91
6.4.3.1. Evapotranspiration réelle (ETR)	91
6.4.3.2. Efficience de l'eau (WUE)	91
6.4.3.3. Surface foliaire spécifique	92
6.4.4. Biomasse et bilan radiatif	93
6.4.4.1. Efficience biologique maximale	93
6.4.4.2. Effet du déficit hydrique sur E_b	94
6.4.4.3. Différences variétales sur $E_{b_{max}}$	95
6.5 Conclusion	95

7. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION 98

7.1. Caractérisation de la contrainte hydrique	98
7.2. Cadre d'analyse « état hydrique »	99
7.3. Cadre d'analyse « croissance foliaire »	102
7.4. Cadre d'analyse « développement reproducteur »	103
7.5. Cadre d'analyse « composantes du rendement »	104
7.6. Cadre d'analyse « production de biomasse »	104
7.7. Conclusion : place des différents cadres d'analyse dans un programme de sélection	106

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 109

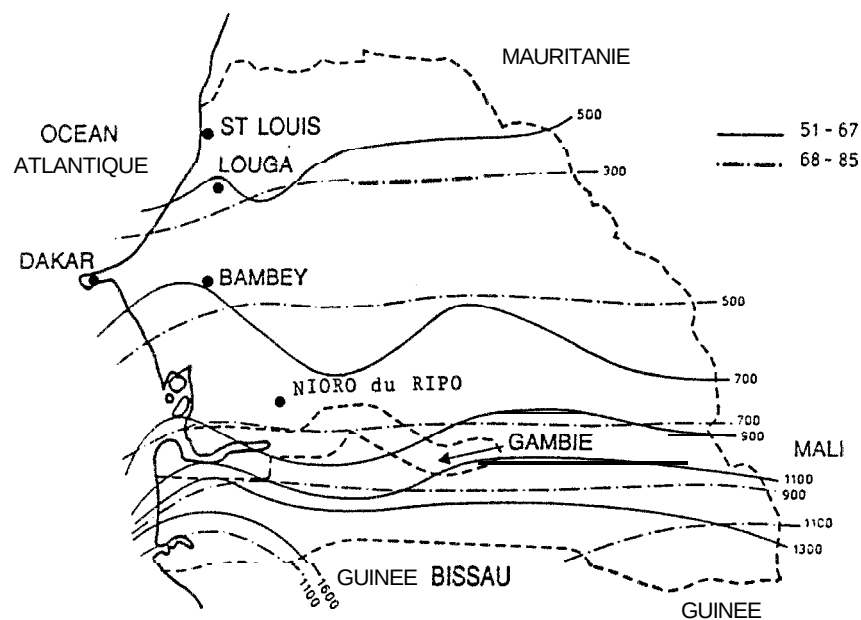


Figure 1-1 : Evolution de la position des isohyètes au Sénégal entre les périodes humide (1951-1967) en traits pleins, et sèche (1968-1985) en traits pointillés.
(d'après Annerose, 1990)

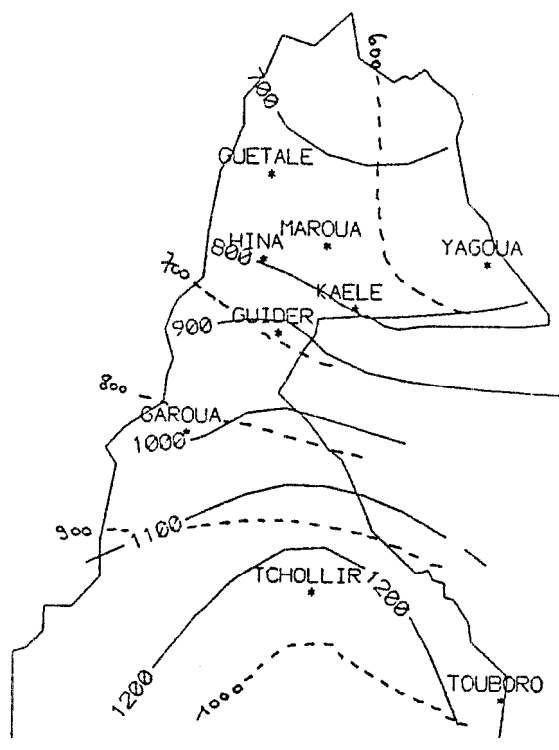


Figure 1-2 : Evolution de la position des isohyètes au Nord-Cameroun entre les périodes humide (1952-1969) en traits pleins, et sèche (1970-1989) en traits pointillés. (d'après M'Biandoum, 1990)

1. INTRODUCTION

1.1. Sécheresse et production agricole

1.1.1. Le problème de la sécheresse dans les pays d'Afrique sub-saharienne

La sécheresse analysée comme une contrainte climatique peut se caractériser schématiquement, soit par la durée de la saison pluvieuse, soit par l'intervention de périodes sans pluie plus ou moins longues au cours d'une saison pluvieuse (Sivakumar, 1991 et 1992). L'analyse de la pluviométrie en Afrique de l'Ouest et du Centre sur une période de 50 ans, mène à distinguer 2 périodes, avec une limite au début des années 1970 (Agrhymet, 1985). Cette évolution climatique s'est traduite par un déplacement des isohyètes entre ces périodes, et par une diminution de 100 à 200 mm des pluviométries moyennes enregistrées en fonction des stations. Au Sénégal, la station de Bambey est passée de l'isohyète 700 à celle de 500 mm entre les périodes 1951-1967 et 1968-1985 (Figure 1-1 ; Annerose et Diagne, 1990). Au Nord-Cameroun, les stations de Maroua et de Garoua sont passées respectivement des isohyètes 750 et 1000 mm, à ceux de 650 et 800 mm (Figure 1-2 ; M'Biandoum, 1990).

Les conséquences des sécheresses subies depuis le début des années 70 dans les zones soudano-sahéliennes africaines, sont d'autant plus importantes que les populations de ces zones tirent leurs revenus presque exclusivement de l'agriculture et de ses produits.

La lutte contre la sécheresse par l'amélioration de la production en conditions non irriguées, et en particulier par l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse du matériel végétal, est un des thèmes de recherche les plus développés dans le monde. En Afrique c'est un domaine jugé prioritaire dans de nombreux pays, comme en témoignent la création du CILSSⁱ et celle du réseau R3Sⁱⁱ de la CORAF (CIRAD-ISRA, 1984). Sur un plan international, la sécheresse est un sujet de recherches commun à beaucoup d'organismes, justifiant par exemple la création du Réseau International de Recherches sur la Tolérance à la Sécheresse, « Interdrought » (INRA, 1995).

Le Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse, CERAAS, créé en 1989 sur le Centre National de Recherches Agronomiques de Bambey au

ⁱ Le Comité inter-Etats de lutte contre la Sécheresse au Sahel, CILSS, créé en 1973, a pour but de coordonner les actions menées contre la sécheresse par ses 9 états membres.

ⁱⁱ Le Réseau de recherches sur la résistance à la sécheresse, R3S, est un des réseaux thématiques de la Conférence des responsables de recherche agronomique africains CORAF.

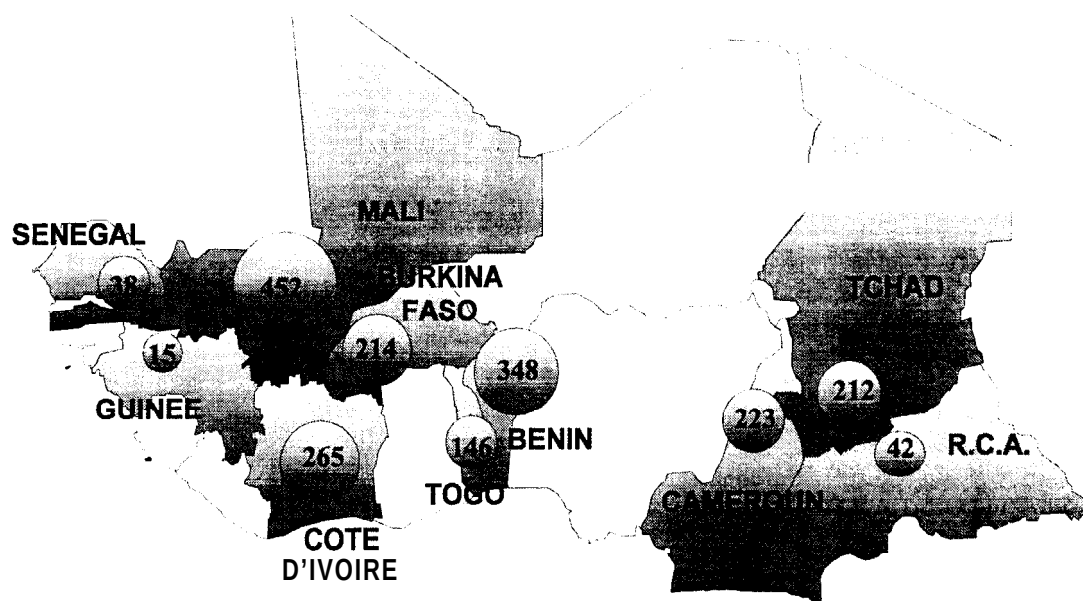


Figure 1-3 : Production de coton-graine (milliers de tonnes) dans 10 pays d'Afrique de l'Ouest et du Centre : Senegal, Guinée, Mali, Côte d'Ivoire, Burkina-Faso, Togo, Benin, Cameroun, Tchad et République Centrafricaine. Campagne 19961997. (source CFDT, 1997)

Tableau I-I : Pluviométries moyennes et rendements en coton graine dans différentes régions de production au Mali (saison 19951996) (d'après CMDT, 1996).
Résultats d'enquêtes conduites dans 40 villages échantillons. Moyennes sur des groupes de 150 à 280 exploitations par région

Région	Pluviométrie entre mai et septembre (mm)	Rendement moyen en coton-graine (kg/ha)
San	462	868
Fana	676	1032
Bougouni	973	1060
Sikasso	1031	1233
Koutiala	1166	1322

Sénégal (Annexe I-I), fédère les efforts de recherche d'un ensemble de partenaires de pays du Sud membres de la CORAF et d'universités de pays du Nord. Le CERAAS est une structure d'accueil, dotée en infrastructures, en moyens de travail, qui possède une forte capacité de recherche et de formation sur la thématique de l'adaptation à la sécheresse chez les végétaux (Annerose, 1992).

1.1.2 Place du coton dans ces zones et incidence du déficit hydrique sur la production

Pour le continent africain et dans les 10 pays francophones d'Afrique de l'Ouest et du Centre (Figure 1-3) où les statistiques agricoles sont bien établies, les superficies cotonnières représentent environ 3% des surfaces cultivées. Le coton représente en moyenne dans ces pays 15 à 20% des surfaces des exploitations pratiquant cette culture (Ministère de la coopération, 1991). Cet ensemble de pays, avec près de 2 millions de tonnes de coton graine et 700 000 tonnes de fibre produites au cours de la saison 1 996/1997 (¼ de la production du continent africain), se place au 7^{ème} rang mondial pour la production. Cette production est exportée à 95% et ce groupe de pays représente environ 10% des exportations mondiales et se place au troisième rang des exportateurs mondiaux. Dans ces pays le coton est à la base du développement rural (on considère que le coton constitue la source principale de revenus monétaires pour plus de 12 millions de ruraux sur une population totale de 73 millions), et à l'échelle nationale les filières cotonnières participent de façon importante au développement économique. Pour les 3 pays enclavés de cette région, Burkina Faso, Mali et Tchad, les exportations de fibre de coton ont représenté en moyenne, entre 1988 et 1993, 76% de la part en devises des exportations agricoles et 57% de la part en devises des exportations totales (Fok, 1997).

Dans les zones de production les plus septentrionales de cette région, le déficit hydrique est, avec la faible fertilité des sols, le facteur limitant principal des rendements agricoles. Bien que la pluviométrie cumulée pendant le cycle (mai-septembre) ne rende pas complètement compte du déficit hydrique subi par les cultures, elle permet d'interpréter une grande partie des variations spatiale et temporelle des rendements cotonniers. Les exemples du Mali et du Cameroun, qui sont parmi les plus grands pays producteurs de coton africains, et dont les bassins de production recouvrent des zones écologiquement diverses> permettent d'illustrer ce point. Au Mali une enquête agricole conduite en 1995-1996 (CMDT, 1996) sur les différentes régions de production cotonnière, permet de comparer la variation des rendements moyens en coton graine à l'hectare à celle des pluviométries reçues entre les mois de mai et septembre (Tableau I-1). Ces chiffres sont

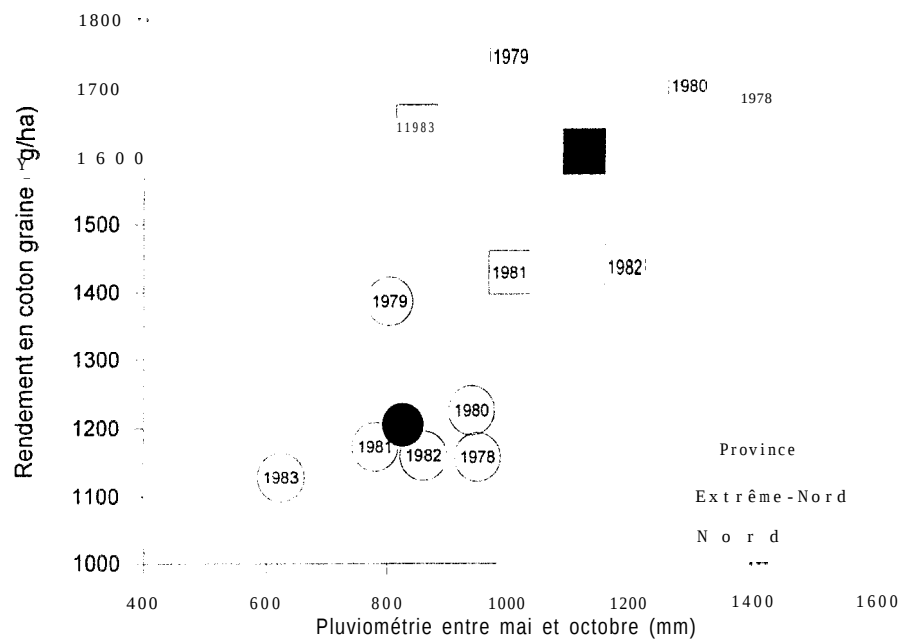


Figure t-4 : Rendement moyen en coton graine et pluviométrie reçue entre mai et octobre au cours des années 1978 à 1983, sur les 2 provinces du Nord et de l'**Extrême-Nord** au Cameroun

Moyennes annuelles et valeurs moyennes sur la période de 6 années
(D'après SODECOTON, 1984).

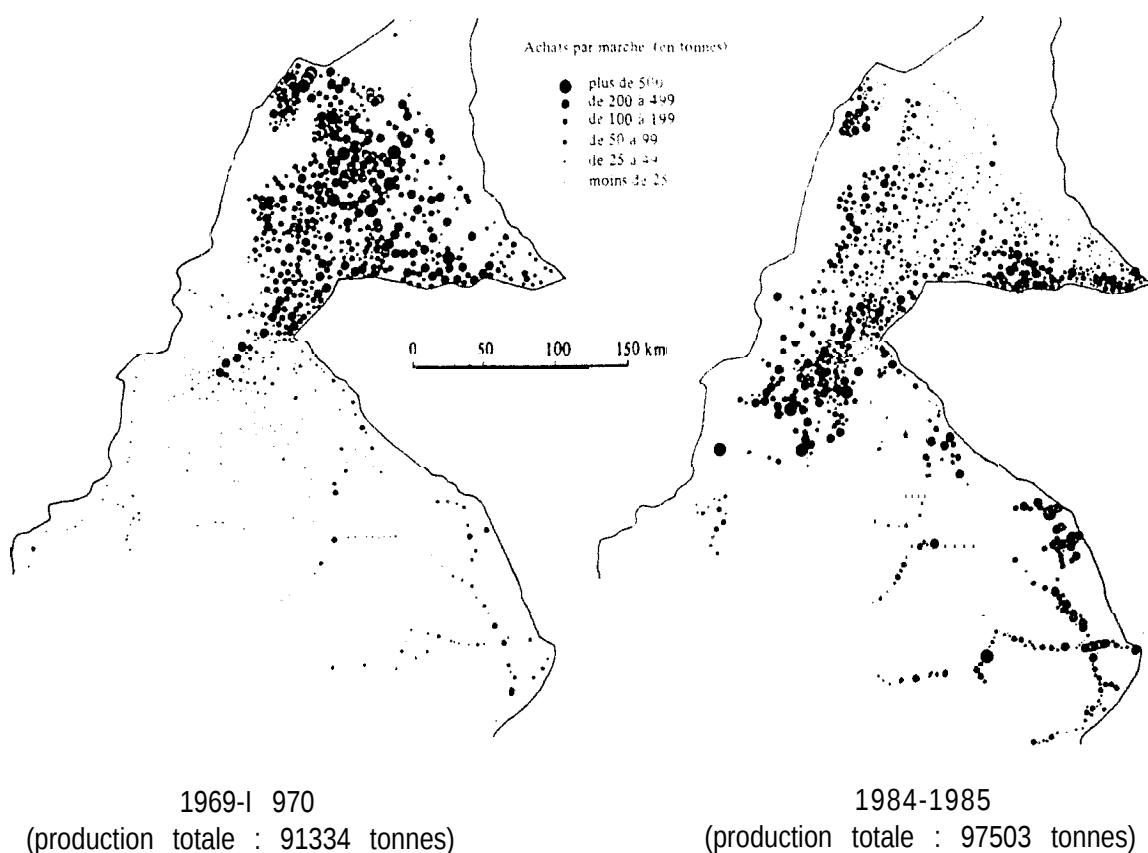


Figure I-5 : Evolution de le production de coton graine par marché entre les périodes 1969-I 970 et 1984-I 985 au Cameroun. (d'après Roupsard, 1987)

issus de groupes d'exploitations agricoles de degré d'intensification comparable (niveau B le plus fréquent dans la zone). De même au Cameroun (Figure 1-4), cette relation entre rendement et pluviométrie de la saison, bien que moins nette, permet de différencier les 2 grandes régions de production cotonnière que sont les provinces du Nord et de l'Extrême-Nord (SODECOTON, 1984). La Figure 1-4 montre cependant que la pluviométrie ne suffit pas à expliquer les différences de production entre années pour une même région.

Dans le cas du Cameroun, la Figure 1-5 illustre le déplacement progressif des zones de production au profit des zones les mieux arrosées et l'abandon de la production cotonnière dans des secteurs devenus marginaux. Ce phénomène s'explique en grande partie par les sécheresses des dernières décennies (Roupsard, 1987). La province la plus septentrionale de l'Extrême-Nord qui représentait avant les années 70 plus de 75% de la production nationale, n'en représente aujourd'hui pas plus de 40%.

1.1.3. Amélioration de la production en zones sèches

Il existe différentes stratégies d'amélioration de la production du cotonnier en conditions sèches, basées sur l'amélioration du matériel végétal ou sur la modification des itinéraires techniques (techniques agronomiques).

1.1.3.1. Techniques agronomiques

Dans les pays développés, où la culture cotonnière est souvent irriguée, l'optimisation de l'utilisation d'une ressource hydrique limitée passe par la gestion optimale des calendriers d'irrigation de façon à les ajuster aux besoins en eau de la culture (Wanjura et al., 1990b). Dans ce cadre, différents indicateurs de stress hydrique mesurés sur la plante sont utilisés pour établir des seuils de déclenchement des apports en eau (Oosterhuis et al., 1990). On peut citer également l'adoption de fortes densités de peuplement des cultures (cultures dites « narrow row cotton » aux USA, Kale et al., 1991) et l'utilisation raisonnée d'hormones et de régulateurs de croissance pour agir sur la croissance et la phénologie de la plante (Fernandez et al., 1992 ; Oosterhuis, 1995).

Dans les pays africains, la culture cotonnière est essentiellement pluviale. Elle est conduite de façon intensive, avec un taux d'adoption de plus de 90% de l'utilisation des intrants (fumure minérale, protection insecticide). L'amélioration de l'alimentation hydrique de la plante dans les zones à risque climatique pourrait passer par des actions favorisant la mise en place de la culture : amélioration de la qualité des semences (capacité germinative), apport d'engrais précoce à effet starter. Dans ces pays, une meilleure gestion des eaux de pluie à l'échelle de la parcelle pourrait passer par l'utilisation de techniques culturales encore

peu utilisées visant à réduire le drainage et l'évaporation : travail réduit du sol, paillage (Chopart et Kone, 1985 ; Guthrie, 1991 ; Bordovsky et *al.*, 1994). Ces techniques ne sont cependant pas spécifiques à la culture du coton et leur mise en oeuvre doit le plus souvent être raisonnée à l'échelle du système de culture.

1.1.3.2. Amélioration du matériel végétal

L'amélioration de la production en conditions sèches, peut se faire aussi par un meilleur choix des variétés, et la sélection de génotypes mieux adaptés aux contrantes environnementales.

La démarche de sélection la plus utilisée consiste à mesurer le rendement dans des essais multiloaux et pluriannuels, et d'estimer en fin de sélection la stabilité du rendement des cultivars sous différentes situations environnementales (Finlay et Wilkinson, 1962 ; Eberhart et Russell, 1966). La précocité de floraison ou de maturité est pour le cotonnier (Wells et Meredith, 1984b ; Hau, 1997), comme pour de nombreuses autres plantes (Wery et *al.* 1994). le seul caractère d'adaptation sur lequel les sélectionneurs font porter leurs efforts en cours de sélection. Mais il y a une limite à l'utilisation de la précocité de floraison en raison de sa liaison négative avec la production par plante (Kohel et Benedict, 1987 ; Blum 1988). En amélioration cotonnière cette démarche classique a, en Afrique comme ailleurs, porté ses fruits, et l'amélioration de la productivité des variétés à l'échelle de quelques décennies n'est pas contestée (Wells et Meredith, 1984b, pour les USA ; Meritan et *al.* 1993, pour le Cameroun). Mais les limites de cette démarche (Blum, 1988), basée uniquement sur le rendement en conditions fluctuantes, sont importantes en raison :

- de son caractère empirique, car on n'évalue pas directement le degré d'adaptation des génotypes au déficit hydrique mais plutôt son influence sur le rendement,
- de sa durée et de la nécessité de réseaux d'essais pluriannuels coûteux,
- de la complexité du déterminisme génétique du rendement, et de sa faible héritabilité

L'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse, pour être moins aléatoire et plus rapide, nécessite l'identification de variables simples, directement reliées au rendement et exploitables dans des tests de criblage en sélection (Ludlow et Muchow, 1990). Cette démarche impose différents préalables (Blum, 1979 ; et 1988 ; Khalfaoui, 1990) :

- définition du type de déficit hydrique rencontré : intensité, durée, position dans le cycle de développement de la plante,
- choix des conditions environnementales du ou des sites de sélection (conditions limitantes ou non limitantes),

- mise en évidence d'une variabilité génétique du ou des caractères physiologiques jugés adaptatifs,
- mise au point de tests de sélection simples,
- étude de la génétique des caractères (mode d'hérédité et corrélations génétiques), et enfin choix des méthodes de sélection appropriées.

Cette approche pluridisciplinaire associant la physiologie et la génétique, devrait permettre de définir un, ou plusieurs, idéotypes variétaux fonction du type de sécheresse, et de recommander des tests de criblage basés sur des caractères adaptatifs utilisables dans des schémas de sélection (Jackson *et al.*, 1996). De tels exemples d'intégration de la physiologie et de la génétique dans des programmes de sélection existent sur différentes plantes (Blum, 1988, sur blé ; Fischer *et al.*, 1989, sur maïs ; Fussell *et al.*, 1991, sur mil Khalfaoui, 1991 ; et Wright *et al.*, 1996, sur arachide). Les différents auteurs recommandent le plus souvent la mise en oeuvre d'une sélection multicritères associant caractères jugés adaptatifs et productivité dans des schémas de sélection récurrente (Ludlow et Muchow 1990 ; Blum, 1992). Cette approche d'amélioration variétale, basée sur la connaissance physiologique, n'a néanmoins encore donné que peu d'exemples (Fischer *et al.*, 1989) d'obtention de variétés basée sur des critères de choix physiologiques.

Dans le cas du cotonnier, et bien que cette plante ait fait l'objet de nombreux travaux dans le domaine de la physiologie et des réponses aux conditions environnementales, ce type de démarche pratiquée uniquement aux USA et au Brésil, n'a pas abouti à notre connaissance à la vulgarisation de variétés améliorées.

1.2. Effets d'un déficit hydrique sur le cotonnier

1.2.1. Développement d'une plante de cotonnier

La plupart des espèces du genre *Gossypium*, y compris les espèces cultivées, et semées annuellement, sont des arbustes pérennes à croissance indéterminée. La morphogenèse de la plante se caractérise par l'intervention simultanée, pendant une partie importante du cycle, des phases de développement végétatif et reproducteur.

La phase de levée correspond au déploiement des cotylédons au-dessus de l'hypocotyle et s'arrête avec l'émission de la première feuille. La croissance de la racine est rapide (20 cm à l'émergence), puis l'enracinement se fait par un système racinaire pivotant dont la profondeur peut atteindre 3 m (Hearn et Constable, 1984a). La longueur totale racinaire atteint un maximum au début du remplissage des capsules qui correspond aussi au moment où la partie aérienne atteint sa hauteur maximale (Taylor et Klepper,

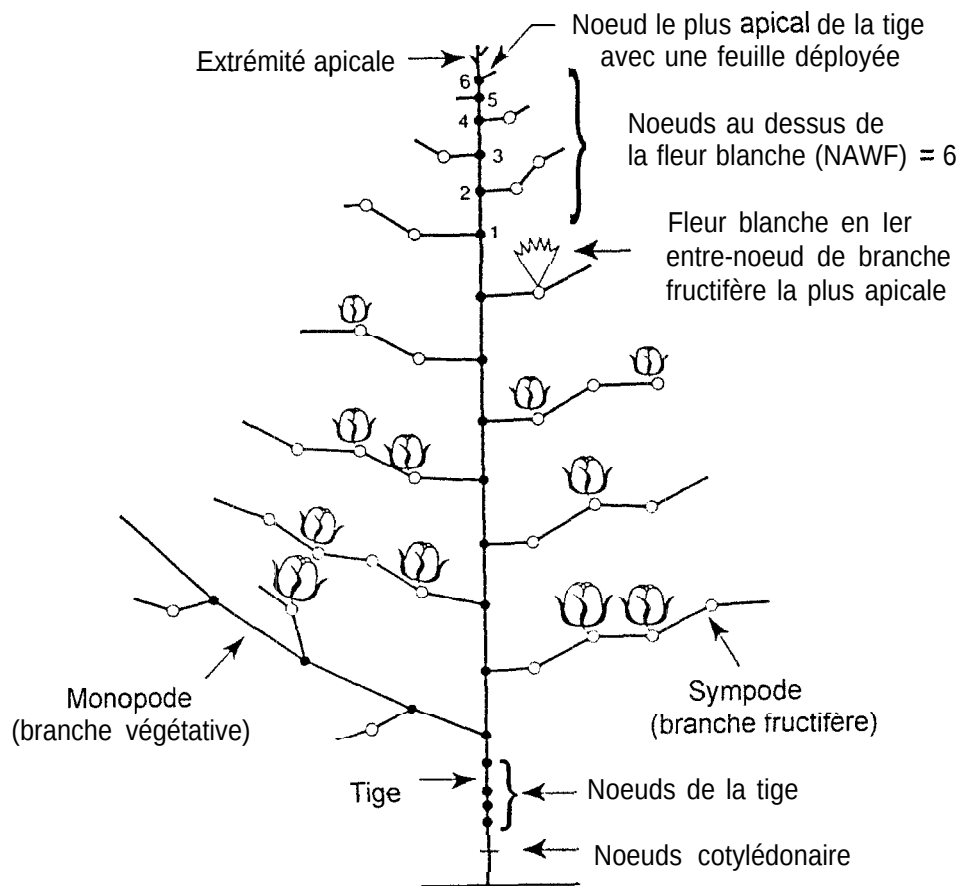


Figure 1-6 : Structure d'une plante de cotonnier montrant les noeuds de la tige principale, une branche végétative, les branches fructifères, les capsules, et une fleur blanche. Sur cette plante le nombre de noeuds au dessus de la fleur blanche, NAWF (« nodes above white flower »), est égal à 6.
(d'après Oosterhuis et al, 1992)

1974).

Le développement aérien de la plante suit un schéma régulier et ordonné (Figure 1-3). Le méristème apical de la tige principale, végétatif et de croissance continue monopodiaie, produit tous les 2 à 4 jours un phytomère composé d'une préfeuille, d'une feuille, d'un entre-noeud et de deux méristèmes axillaires (à l'aisselle de la feuille et de la préfeuille). Au-dessus du noeud cotylédonaire, les premiers bourgeons axillaires sont d'abord dormants puis un certain nombre d'entre eux (de 1 à 5) développent des branches végétatives à croissance monopodiale. A partir du 5^{ème} au 8^{ème} noeud de la tige chez *G. hirsutum*, le bourgeon axillaire à l'aisselle de la feuille produit la première branche fructifère par émission d'un phytomère reproducteur constitué d'une préfeuille, d'un entre-noeud, d'une feuille, d'un bourgeon axillaire, et d'un bouton floral qui termine la croissance du méristème. Les branches fructifères ont une croissance sympodiaie en zigzag car le second phytomère reproducteur se forme à l'aisselle de la feuille du premier phytomère. Les branches fructifères produisent un phytomère tous les 5 ou 6 jours (Mauney, 1986).

Lorsque la plante atteint un certain niveau de charge en capsules, il y a arrêt du développement végétatif et de la production de fleurs, par arrêt d'émission des phytomères par les méristèmes de la tige principale et des branches. C'est après ce stade d'arrêt de croissance ("cutout" en anglais) que le remplissage de la plus grande partie des fruits se réalise.

La température de l'air environnant joue un rôle majeur comme moteur du développement du cotonnier, tandis que la photosynthèse et la croissance sont également contrôlées par le rayonnement solaire.

1.2.2 Description globale des effets d'un déficit hydrique sur le cotonnier

Les effets d'un déficit hydrique du sol sur la plante sont à la fois directs et indirects, car l'état hydrique du sol interagit avec la température du sol (Turner et Kramer, 1980), la disponibilité en éléments nutritifs, en particulier l'azote (Radin et al., 1985), le développement des organismes pathogènes et des parasites (Hake et al., 1990 ; Ragazzi, 1995).

La réponse du rendement final à une contrainte hydrique résulte d'effets sur différentes étapes d'une séquence de processus intervenant à différentes échelles depuis la molécule et la cellule jusqu'au peuplement végétal (Passioura, 1979). L'analyse à ces différentes échelles et la connaissance de leurs interrelations sont importantes à la compréhension de la variation du rendement en conditions sèches. Ainsi, Hearn (1995) a

rappelé par exemple pour le cas du coton que la sensibilité plus faible de la division et de la différenciation cellulaire par rapport à l'expansion cellulaire, explique que dans une séquence de sensibilité, la morphogenèse (production de noeuds et de boutons floraux) se maintient à un niveau de déficit hydrique ayant déjà induit une réduction de la croissance foliaire ou de la photosynthèse. Comme chez d'autres espèces à croissance indéterminée la sensibilité au déficit hydrique de la croissance des organes sources d'assimilats et des puits végétatifs (feuilles) est plus importante que celle des puits reproducteurs (Wadleigh et Gauch, 1948, et Ball *et al.*, 1994 sur coton ; Combaud, 1996, et Belaygue, 1996 sur légumineuses) ou racinaires (Ball *et al.*, 1994 ; Fernandez *et al.*, 1996).

Les effets du déficit hydrique sur la plante et sur la production dépendent de sa position dans le cycle, de sa vitesse de mise en place, de son intensité et de sa durée. Il n'y a pas de consensus dans la littérature quant à un stade de sensibilité plus marqué du cotonnier par rapport à son développement, mais c'est le plus souvent la période comprise entre le début de floraison et le pic de floraison qui est citée comme la plus sensible (Mc Michael et Hesketh, 1982 ; Fowler *et al.*, 1985 ; Reddell *et al.*, 1987). Un certain niveau de déficit hydrique du sol dans la zone racinaire est cependant nécessaire à une optimisation de la production du cotonnier (Guinn *et al.*, 1981 ; Grimes et Yamada, 1982 ; Mateos *et al.*, 1991 ; Munk *et al.*, 1995 ; Bordovsky et Lyle, 1997), comme pour les espèces légumineuses à croissance indéterminée (Wery, 1996).

Dans les champs de coton des zones cotonnières en Afrique sub-saharienne, les effets du déficit hydrique sur les rendements s'expliquent par :

- le retard phénologique de la culture par rapport à la période pluvieuse, faisant suite à un semis tardif, ou en raison de ressemis, eux-mêmes rendus souvent nécessaires par le caractère erratique des premières pluies dans ces zones,
- un développement général insuffisant de la surface foliaire, limitant l'interception du rayonnement solaire nécessaire à la croissance et entraînant une forte évaporation à la surface du sol.

La conséquence majeure du déficit hydrique sur la production résulte d'un arrêt prématuré de la croissance, dont les conséquences sont une incapacité des plantes à maintenir une assimilation de carbone suffisante en phase de formation des capsules, et une réduction du nombre de sites fructifères par arrêt d'émission des phytomères. Dans ce cadre la période de fructification qui débute avec la floraison est une phase essentielle à prendre en considération pour l'amélioration de la production.

1.2.3. Variabilité génétique

Le genre *Gossypium* regroupe plus de 50 espèces représentant une importante diversité biologique. Ce germplasm comprend des espèces et des races plus ou moins sauvages, qui sont des arbustes pérennes que l'on retrouve souvent dans des habitats arides et semi-arides (Fryxell, 1984).

Différents caractères intrinsèques au genre *Gossypium* lui confèrent une capacité naturelle de tolérance à la contrainte hydrique : • croissance fortement indéterminée, • système racinaire avec un pivot puissant à faible résistance hydraulique axiale, • forte capacité d'ajustement osmotique (Hearn et Constable, 1984a). Ces caractères lui apportent en particulier une capacité de récupération et de compensation après une période de déficit hydrique en cours de cycle. Les 4 espèces de cotonniers cultivés *G. hirsutum*, *G. barbadense*, *G. arboreum* et *G. herbaceum*, présentent une grande variabilité inter- et intraspécifique des caractères constitutifs qui déterminent l'architecture, la morphologie et la phénologie de la plante.

Les études génétiques d'héritabilité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse chez le cotonnier sont peu nombreuses. Roark et Quisenberry (1977) ont trouvé une héritabilité de 25% pour la résistance stomatique à partir de l'étude de la descendance d'un croisement entre 2 variétés. Au niveau du système racinaire, les héritabilités génétiques (h^2) ont été déterminées pour la vitesse d'allongement du pivot de la plantule (h^2 de 37% chez Souza, 1984), et le taux de ramification (h^2 de 90% chez Vieira et al., 1988).

Deux programmes de création variétale du cotonnier spécifiquement orientés vers une recherche d'amélioration de l'adaptation à la sécheresse sont actuellement conduits. Le programme réalisé au Texas est basé essentiellement sur l'augmentation de l'efficacité de la transpiration (Ray et al., 1974 ; Quisenberry et al., 1981). Ces auteurs ont utilisé des races primitives de l'espèce *G. hirsutum* pour lesquelles a été montrée une supériorité de l'efficacité de la transpiration par rapport à celle de variétés modernes (Quisenberry et al., 1981 ; Quisenberry et Mc Michael, 1991). Ce programme a développé des populations par sélection en se basant sur les caractères de conservation de l'eau : faible conductance stomatique, température de couvert élevée (Hatfield et al., 1987). Un autre exemple d'approche de l'adaptation à la sécheresse est donné par les travaux conduits au Brésil. Les cotonniers pérennes cultivés dans ce pays sont apparentés à l'espèce *G. hirsutum*, et pourraient constituer une source d'introgession de caractères intéressants pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse des cotonniers annuels : contrôle stomatique de la transpiration, vitesse initiale d'enracinement, capacité de mobilisation de substances

de réserves, résistance protoplasmique (Vieira da Silva, 1984 ; Souza et Vieira Da Silva, 1987)

Néanmoins les 2 programmes sur coton cités plus haut n'ont pas, à notre connaissance, encore débouché sur l'obtention de nouvelles variétés plus performantes en condition de déficit hydrique, et les exemples de mise en oeuvre de tests de criblage basés sur des critères physiologiques dans des programmes de sélection sur coton comme sur d'autres plantes restent rares.

1.3. Objectifs et démarche

Beaucoup des résultats portant sur l'analyse des effets du déficit hydrique ont été obtenus en conditions contrôlées, Il a été montré des réponses contradictoires sur certaines variables (régulation stomatique) entre des études conduites en conditions contrôlées et au champ (Radin, 1992). Les objectifs de notre étude sont d'analyser les effets d'un déficit hydrique, dans les conditions du champ, sur différentes variétés de cotonnier en vue de répondre aux questions suivantes :

- les effets d'un déficit hydrique tardif sur la production de coton peuvent-ils être interprétés à l'aide d'une combinaison de variables caractérisant :
 - la **phénologie** et en particulier la précocité:
 - la surface d'échange avec l'atmosphère (indice foliaire),
 - le contrôle des flux et
 - l'état hydrique des feuilles ?
- lesquelles de ces variables permettent de prévoir des différences inter-variétales pour la stabilité de la production en conditions sèches ?
- ces variables sont-elles utilisables dans des programmes d'amélioration variétale comme critères de sélection ?

La démarche suivie utilisera différents cadres d'analyse de la réponse des plantes au déficit hydrique mis au point sur d'autres plantes à croissance indéterminée comme les légumineuses et en les appliquant au cas du cotonnier :

- état hydrique de la plante (Wery et *al.* , 1994 ; Turner, 1998),
- croissance foliaire (Lecoeur et *al.* , 1995),
- développement reproducteur (Ney et Turc, 1993),
- composantes du rendement,
- production de biomasse (Passioura, 1977 ; Monteith, 1977).

Le cadre d'analyse de l'état hydrique est plutôt d'ordre physiologique et biochimique. Il part des mécanismes de résistance à la sécheresse pour analyser le rendement. en se

basant en particulier sur la capacité des plantes à maintenir ou non un état hydrique satisfaisant. Les caractères sont évalués en fonction de leur effet sur l'état hydrique des feuilles, et sont classiquement regroupés en 3 catégories (Turner, 1986) : les caractères d'esquive, d'évitement et de tolérance à la déshydratation.

Dans une autre approche, le rendement peut s'exprimer comme le produit de 2 termes biomasse aérienne finale et indice de récolte, et se décomposer alors en une expression de la forme :

$$\text{Rendement} = \text{Biomasse Aérienne} \times \text{Indice de récolte.}$$

L'efficacité des plantes à convertir en biomasse soit une quantité d'eau transpirée soit une quantité de rayonnement absorbé, amène à décomposer la biomasse produite à partir de modèles « eau » ou « carbone ». Dans le premier cas la biomasse produite est le résultat du produit d'une quantité d'eau transpirée (T) par une efficacité de l'eau transpirée pour produire de la matière sèche, WUE (« Water Use Efficiency ») :

$$\text{Biomasse Aérienne} = T \times \text{WUE.}$$

Dans le second cas la biomasse produite est le résultat du produit d'une quantité de rayonnement photosynthétiquement actif absorbé par le couvert (PARa) par une efficacité biologique de conversion du rayonnement en matière sèche (Eb) :

$$\text{Biomasse Aérienne} = \text{PARa} \times \text{Eb.}$$

Nous ajouterons à notre approche le cadre d'analyse des composantes du rendement, basé sur la décomposition du rendement par plante en ses composantes de nombre de fruits par plante et de poids moyen de coton par fruit :

$$\text{Rendement} = \text{Nombre de fruits} \times \text{Poids moyen par fruit.}$$

Ses différents cadres d'analyse seront utilisés dans notre étude, d'une part pour analyser les effets du déficit hydrique, et d'autre part pour interpréter les différences inter-variétales de rendement: en vue de proposer des méthodes d'analyse et des critères pour l'amélioration variétale du cotonnier en zones sèches.

Le premier cadre d'analyse portant sur l'étude des relations entre état hydrique de la plante et du sol sera développé dans le Chapitre 3. Les variables de la croissance et du développement végétatif sont essentielles à un cadre d'analyse de la production de biomasse parce qu'elles déterminent l'indice foliaire (Chapitre 4). Le développement reproducteur (Chapitre 5) détermine la production de sites fructifères, et permet d'aborder le cadre d'analyse des composantes du rendement. Le rendement est finalement le caractère le plus important pour le sélectionneur. L'analyse de sa variation sous différentes conditions

d'alimentation hydrique, sera conduite dans le Chapitre 6. Dans ce chapitre les variables entrant dans les 2 derniers cadres d'analyse, composantes du rendement et production de biomasse. et non prises en compte dans les chapitres précédents seront étudiées afin d'interpréter les effets du déficit hydrique sur le rendement.

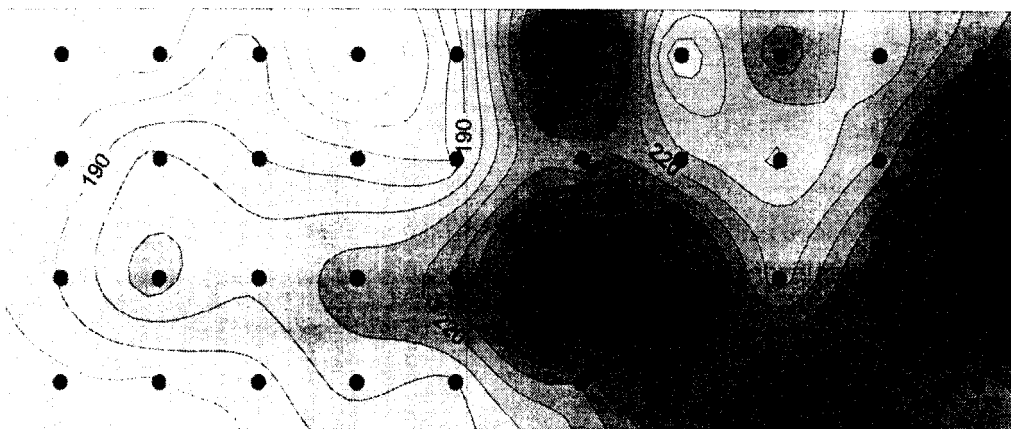
Tableau 2-1 : Caractéristiques moyennes et intervalles de confiance (P=0.05) des sols pour l'horizon O-20 cm.

(source Agetip, programme de réhabilitation des stations de l'ISRA, mai 1995).

	pH ⁽ⁱ⁾	Argiles et limons ⁽ⁱⁱ⁾ (%)	Humidité à pF 4.2 ⁽ⁱⁱⁱ⁾ (%)	C total (%)	N total (%)	C/N
1994 (10 placettes)						
Moyenne	7.7	9.5	2.8	3.6	0.34	10.7
IC 5%	0.2	0.9	0.3	0.4	0.04	1.0
1995 (8 placettes)						
Moyenne	7.0	7.7	2.1	3.1	0.32	9.7
IC 5%	0.4	0.9	0.3	0.3	0.04	0.7
1996 (8 placettes)						
Moyenne	7.0	9.4	2.6	4.1	0.37	11.0
IC 5%	0.3	1.1	0.3	0.4	0.05	0.8

⁽ⁱ⁾ pH eau, ⁽ⁱⁱ⁾ Argiles (< 2 μ) et limons (2 μ à 20 μ), ⁽ⁱⁱⁱ⁾ humidité à pF 4.2 (pression de -1.5 MPa) en % de la terre sèche

(a)



(b)

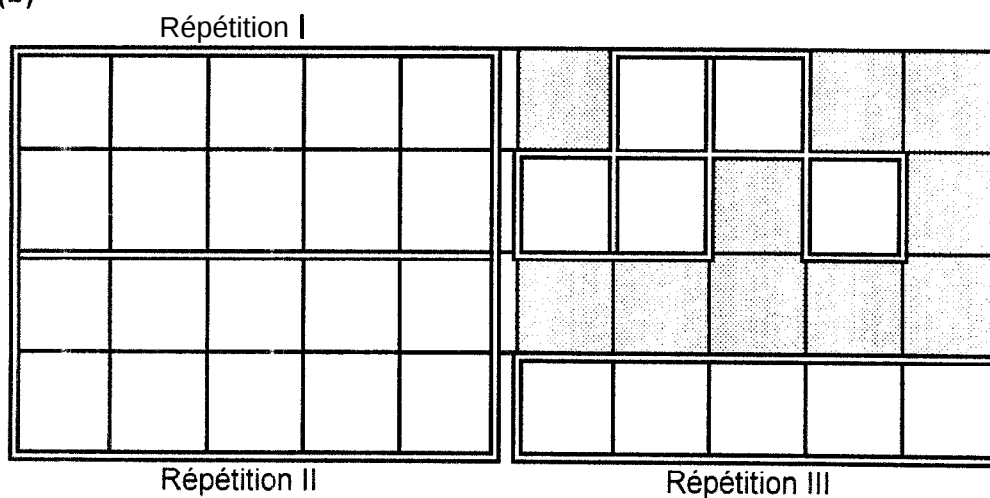


Figure 2-1 : Dispositif expérimental Essai 1996: (a) courbes d'isohumidités sur le stock d'eau total (mm) mesuré entre 0 et 2.7 m à la date de 6 jours après levée. (b) Dispositif définitif avec 3 répétitions de 10 parcelles chacune (5 variétés x 2 régimes

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Conditions de culture : sol et climat

Les 3 années d'expérimentation ont été conduites en 1994, 1995 et 1996 au Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (Annexe I-I) de Bambey au Sénégal (14.42°N, 16.28°W).

2.1.1. Les sols

Les parcelles d'essai ont été choisies dans un même bloc expérimental. Les sols d'appellation locale Dior-Deck et Dior-Modal, sont de type peu évolué constitué de dépôts successifs de matériaux sableux, à faible et très faible teneurs en argiles et limons : entre 10 et 15% pour le Dior-Deck et entre 5 et 10% pour le Dior-Modal ; et à faible teneur en matière organique : 0,3 à 0,5%. Les caractéristiques moyennes des sols dans l'horizon de surface (0 - 20 cm) sont données dans le Tableau 2-I pour les 3 années.

Il existe une variabilité, en particulier de la texture du sol, pour un même essai à la fois entre les parcelles et en fonction de la profondeur. En 1996, les mesures d'humidité du sol 6 jours après la levée (Figure 2-Ia) ont par exemple montré une variation importante du stock total en eau du sol sur la profondeur de 2.7 m (profondeur des tubes d'accès de la sonde à neutrons). Cette observation a imposé une redistribution des parcelles élémentaires et l'élimination d'une des 4 répétitions initialement semées (Figure 2-Ib). Cette variabilité de la teneur en eau du sol peut s'expliquer par la variation des caractéristiques de texture du sol, soit une variation de 10.5 à 13.2% d'argiles et limons sur une tranche de sol 0-1.2 m entre 6 emplacements de prélèvements répartis dans la parcelle d'essai. Les sols présentent également une variabilité texturale en fonction de la profondeur, caractérisée par une augmentation du taux d'argiles et limons, de 10.2% dans l'horizon 0-0.2 m à 13.3% dans l'horizon 0.8-1.2 m.

2.1.2. Données climatiques

Les données climatiques ont été recueillies sur une station météorologique installée dans le même bloc expérimental (moins de 100 m des essais). Nous avons mesuré chaque jour les températures maxima et minima, la durée d'ensoleillement et l'évaporation (bac de classe A).

Le rayonnement global (R_g en $J \cdot m^{-2}$) a été calculé à partir de la durée d'ensoleillement d'après la formule de Black (citée dans Vaksman et al., 1992) : $R_g = R_{g0} * [a + b * (h/H)]$,

Rg, rayonnement global au dessus de l'atmosphère, a et b constantes de latitude, respectivement 0.40 et 0.32, h durée d'ensoleillement et H durée astronomique du Jour. Les quantités journalières de rayonnement incident photosynthétiquement actif (PAR_0) ont été déduites des valeurs de rayonnement global en multipliant ce dernier par 0.48 valeur de l'efficience climatique (Varlet-Grancher et al. , 1989).

2.2. Itinéraire technique

Chaque année le précédent cultural était une jachère de plus de 2 ans. Les semis ont été réalisés en poquets aux écartements de 0,30 m sur la ligne et de 0.80 m entre lignes en 1994 et de 0.25 m x 1 m en 1995 et 1996. Nous avons utilisé des graines vêtues en 1994 et des graines délintées en 1995 et 1996. Les dates de semis des 3 essais étaient le 22/07/1994, 4/08/1995 et 14/08/1996.

Tous les facteurs culturaux autres que le facteur hydrique ont été optimisés, en particulier la fumure minérale, le contrôle des adventices et la protection insecticide. La fumure minérale apportée a utilisé les formulations disponibles chaque année, pour des équivalents :

- en 1994 et 1995 : de 39, 36 et 54 kg ha⁻¹ en N, P et K au semis et de 31, 18 et 27 kg ha⁻¹ à la floraison.
- en 1996 : de 55, 46 et 28 kg ha⁻¹ en N, P et K au semis et de 33, 23 et 14 kg ha⁻¹ à la floraison.

La parcelle utilisée en 1994 présentant une certaine hétérogénéité apparente sur l'aspect de la jachère précédente, un apport de fumure organique (fumier de cheval) a été effectué (dose approximative 3 t ha⁻¹) avant le labour.

Une protection insecticide renforcée par des traitements systématiques hebdomadaires combinant un produit pyréthriné et un produit organophosphoré a été mise en place dès la floraison des premières variétés et jusqu'à la récolte. La pression et les dégâts occasionnés par les insectes piqueurs-suceurs ont ainsi été mainrenus à un niveau très bas. Les attaques de chenilles ont été contrôlées de façon satisfaisante, excepté des attaques localisées de chenilles enrouleuses de feuilles (*Syllepte derogata* FAB) en période de maturation des capsules en 1994, et des attaques sur des boutons floraux (*Helicoverpa armigera* Hueb.) avant le début des traitements systématiques en 1995. En 1996 les attaques de chenilles carpophages ont été dans un premier temps insuffisamment contrôlées en raison d'une faible efficacité des formulations insecticides disponibles localement. Le seul oroblème d'ordre phytopathologique rencontré a été dû au complexe des champignons du sol *Macrophomina* et *Rhizoctonia* présent sur les sols de la station de

Bambey. Ces attaques localisées ont conduit à des morts de plantules sur une zone de 6 m de diamètre entraînant la perte de quelques parcelles élémentaires en 1994. En 1996 une dizaine de plantes isolées ont disparu pour la même raison.

2.3. Traitements étudiés et dispositifs expérimentaux

Chacune des 3 années, les dispositifs expérimentaux comparaient 2 facteurs : variétés et régimes hydriques

2.3.1. Variétés

Les variétés comparées étaient en nombre de 16 en 1994, 6 en 1995 et 5 en 1996. Leur origine géographique est donnée dans le Tableau 2-2. Le choix initial des 16 génotypes de 1994 a lui-même suivi une évaluation en petites parcelles de 64 numéros issus de la banque de génotypes du CIRAD. A partir de cette première évaluation, les 16 variétés retenues et testées en 1994 appartiennent aux 4 espèces cultivées : 13 à l'espèce *Gossypium hirsutum* et une à chacune des 3 autres espèces *G. barbadense*, *G. arboreum* et *G. herbaceum*. Ce 1^{er} groupe de variétés a été identifié de façon à conserver des génotypes de phénoïgie non extrême (élimination des génotypes photopériodiques ou très tardifs en floraison) et présentant une aptitude suffisante à produire du coton (élimination des types sauvages). La variabilité génétique, ainsi limitée aux types cultivés de comportement phénologique relativement homogène, a permis une caractérisation et une comparaison agronomiques des génotypes. Parmi les 16 cultivars semés en 1994, le génotype Moco du Brésil a été éliminé en raison de sa forte hétérogénéité.

Un nouveau choix de 6 variétés a été fait à partir du premier groupe de 16 sur la base de leurs réponses agronomiques aux différentes conditions d'alimentation hydrique de l'essai de 1994 (Chapitre 6). variétés de bon comportement sous toutes les conditions d'alimentation hydrique : Deltapine 90 (notée DEL par la suite) et Guazuncho II (GUA) variétés de bon niveau de rendement potentiel mais subissant une perte de rendement relativement plus importante : DES 119 (DES), MNH 93 (variété non conservée en 1996) et STAM F (STF) ; et variété de bas niveau de rendement potentiel : Coker 310 (COK). Ce choix a également restreint de nouveau la variabilité phénologique sur la date de floraison, afin de comparer des variétés de précocité similaire. On sait en effet que l'esquive phénologique par la précocité de floraison constitue un caractère majeur d'explication de la variation des rendements dans les zones semi-arides (Fussell *et al.*, 1991, sur le mil ; Silim et Saxena, 1993b, sur le pois chiche).

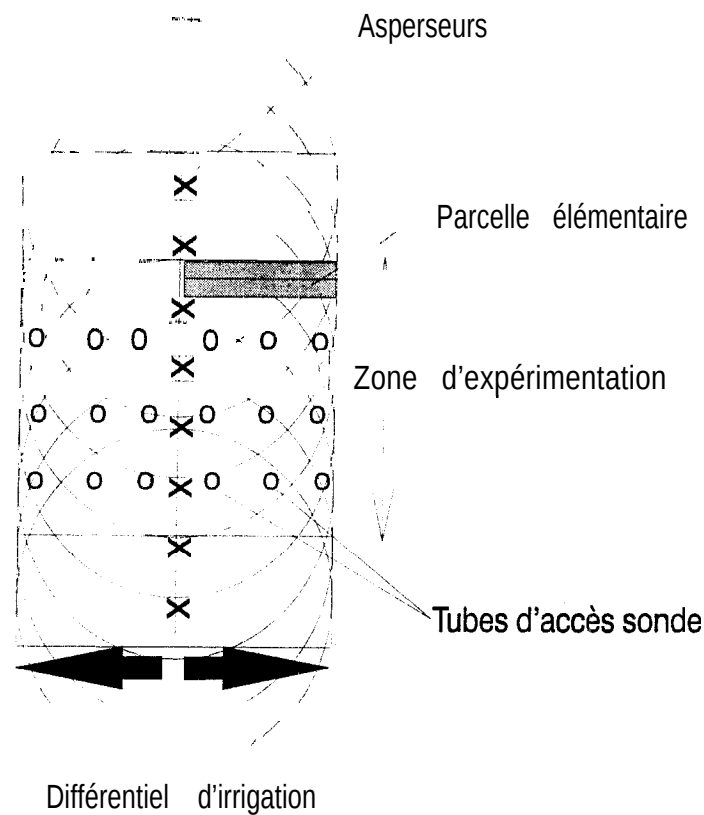


Figure 2-2: Schéma du dispositif d'irrigation différentielle utilisé en 1994.

Les asperseurs ont des rayons d'aspersion de 13 mètres. Ils sont espacés de 4.8 m, créant un gradient des apports en eau avec l'éloignement de la ligne d'asperseurs. Implantation des lignes de semis perpendiculairement à la rangée d'asperseurs (8 parcelles élémentaires de 3 lignes de 13 m chacune de part et d'autre de la ligne d'asperseurs et à l'intérieur de la zone d'expérimentation). Tubes d'accès sonde placés aux distances de 2, 7 et 12 m de la ligne d'asperseurs. Le dispositif représenté sur cette figure est répété 4 fois et permet d'identifier 4 répétitions.

Les résultats présentés dans les chapitres suivants sont principalement ceux obtenus sur les 5 variétés communes aux 3 années. Ces variétés peuvent se classer sur la base de leur précocité de floraison, depuis les plus précoces GUA et COK, jusqu'aux plus tardives STF et DEL, l'écart moyen entre ces deux groupes n'étant cependant que de 3 jours.

2.3.2. Régimes hydriques

Les pluies, éventuellement complémentées par des irrigations (2 en 1995 ; 5 en 1996) ont permis de couvrir jusqu'à la floraison les besoins en eau théoriques d'une culture de coton dans la zone. Ces besoins ont été estimés en multipliant la demande évaporative moyenne enregistrée à Bambey sur la période considérée (E_v bac) par les coefficients culturaux pour une culture de coton dans la zone adaptés de Dancette (1983).

A partir de la floraison, différents niveaux d'alimentation hydrique ont été différenciés :

- un gradient continu en 1994 grâce à un dispositif d'irrigation différentielle, depuis le niveau le plus irrigué près des asperseurs jusqu'au niveau le plus sec,
- un régime irrigué, ou IR, et un régime non irrigué, ou NI, en 1995 et 1996.

Chaque année les apports après la floraison sur les parcelles IR ont été calculés de façon à maintenir une couverture des besoins théoriques sur ces parcelles, et les irrigations ont été interrompues à l'ouverture des premières capsules.

En 1994, le système d'irrigation différentielle (Figure 2-2 et Photo 2-1) est obtenu en rapprochant suffisamment les asperseurs sur la ligne pour que leurs cercles d'aspersion se chevauchent (Hanks et al., 1976). Le dispositif d'irrigation utilisé est un dispositif permanent enterré, pour lequel l'espace entre asperseurs est de 4.8 mètres tandis que leur rayon d'arrosage est de 13 mètres (Annerose, 1990). Avec ce système l'apport en eau diminue donc avec l'éloignement de la ligne d'asperseurs. Les bandes de cultures implantées de part et d'autre de la rangée d'asperseurs permettent de semer des lignes de 13 mètres de long perpendiculairement aux lignes d'asperseurs. Quatre alignements d'asperseurs correspondant à quatre répétitions sont alimentés en eau en même temps. Six irrigations ont été conduites en fin de journée ou de nuit afin de garantir des conditions de vent minimal.

La mesure des quantités totales d'eau apportées en différents points situés le long du gradient d'aspersion a permis d'établir une relation entre l'apport reçu en 1 point et sa distance à la rangée d'asperseurs (Hanks et al., 1976) : $Q_D = Q_0 + 8.63 \cdot D + 2.17 \cdot D^2$ ($r^2 = 0.99$).

- Q_D : quantité reçue à une distance D,
- Q_0 : quantité reçue au niveau des asperseurs.

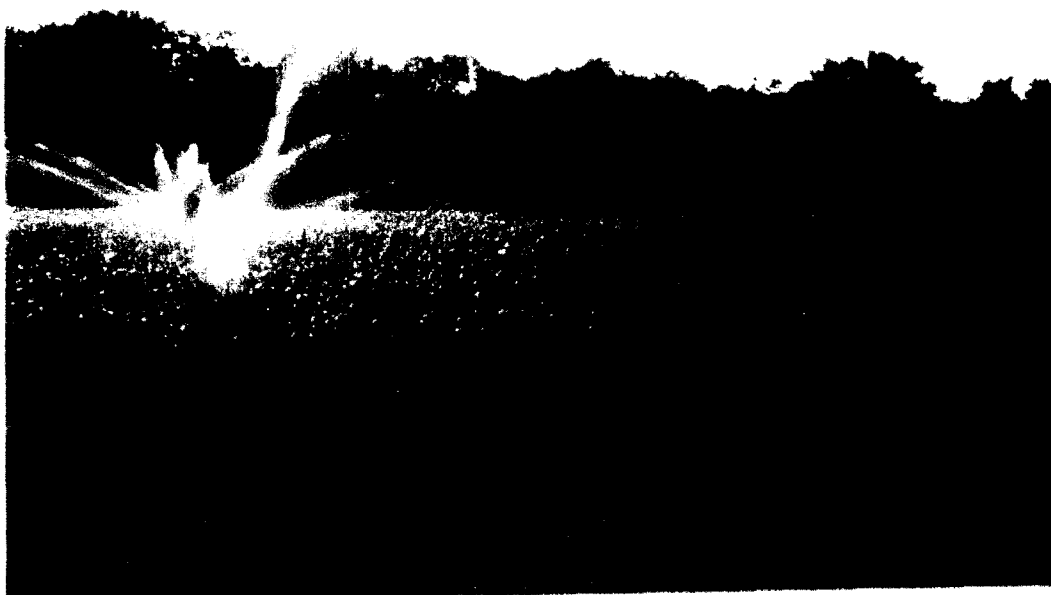


Photo 2-1 : Dispositif d'irrigation différentielle utilisé en 1994



Photo 2-2 : Irrigation à l'aide de rampes basculantes utilisées dans les essais de 1996 et de 1996 (photo). On distingue 2 bandes irriguées de 6 m de large de part et d'autre de la rampe, et une bande non irriguée sur la droite.

En 1995 et 1996, l'irrigation a été réalisée avec des rampes basculantes, permettant d'irriguer simultanément et de façon homogène des bandes de culture rectangulaires (Photo 2-2), regroupant les parcelles de même niveau de régime hydrique de chaque répétition.

2.3.3. Dispositifs expérimentaux

Les dispositifs expérimentaux à 2 facteurs (variétés et régimes hydriques) ont été adaptés et choisis en fonction des systèmes d'irrigation.

Le dispositif imposé par le système d'irrigation différentielle utilisé en 1994 est un dispositif en bandes croisées, avec **systématisation** de l'arrangement des niveaux de régime hydrique (Hanks et al., 1980) et randomisation des variétés dans un arrangement perpendiculaire au gradient des régimes d'irrigation. Les 4 rangées d'asperseurs ont permis de disposer de 4 répétitions.

Pour chaque variété une parcelle élémentaire de 3 lignes de 13 m était semée perpendiculairement à la ligne d'asperseurs et subdivisée en 2 zones :

- sur la ligne centrale : subdivision en 4 grandes sous-parcelles de 3 m de long (distances 0.5-3.5, 3.5-6.5, 6.5-9.5 et 9.5-12.5 m) sur lesquelles les 2 m centraux ont fait l'objet des différentes mesures en cours de cycle, ainsi que d'un premier protocole de récolte de coton-graine,
- sur les lignes latérales, après la fin des récoltes de lignes centrales, et sur une partie des traitements (6 des variétés dans 2 des 4 répétitions), nous avons récolté 12 petites sous-parcelles de 3 plantes consécutives chacune, sans poquets manquants et réparties tous les mètres le long du gradient (2nd protocole de récolte).

Le dispositif expérimental en 1995 et 1996 est un split-plot à 4 (en 1995) ou 3 (en 1996) répétitions. avec les régimes hydriques en sous-bloc et les variétés en parcelles élémentaires. Les parcelles élémentaires étaient de 7 lignes de 6 m (1 m entre lignes). La production de coton-graine, ainsi que les observations non destructives sur la morphologie et la phénologie. ont été réalisées sur une zone de 3 m x 3 m au centre de chaque parcelle élémentaire. Les mesures destructives (pesées de matière sèche) ont été faites sur des plantes des lignes latérales en excluant les plantes de bordure. Les parcelles élémentaires et leur zone centrale ont été entourées de diguettes antiérosives dès la levée.

2.4. Etat hydrique du sol

2.4.1. Protocole général

La teneur en eau du sol a été mesurée jusqu'à 2.7 m de profondeur à l'aide d'une sonde à neutrons (Campbell 503 en 1994 et 1995 ; Troxler 3321 en 1996), tous les 0.1 m jusqu'à 0.6 m, puis tous les 0.2 m (en 1994 et 1995) et tous les 0.3 m (en 1996).

Chaque année un étalonnage des comptages de neutrons a été réalisé à partir des humidités pondérales mesurées par gravimétrie jusqu'à 1.2 m de profondeur en sol sec: (avant semis) et à la capacité au champ (48 h après une irrigation importante). Une densité apparente de 1.5 a été utilisée pour calculer les humidités volumiques à partir des humidités pondérales (Charreau et Nicou, 1971).

En 1994, les mesures ont été réalisées dans 72 tubes d'accès de sonde à neutrons 24 alignements de 3 tubes placés aux distances de 2 m, 7 m et 12 m des rangées d'asperseurs sont répartis sur l'ensemble du dispositif (Figure 2-2). En conséquence, et en fonction de la randomisation des variétés dans les répétitions, seulement une partie des parcelles variétales a fait l'objet de mesures d'humidité du sol (24 sur 64).

En 1995, deux des quatre répétitions, soit 24 des 48 parcelles élémentaires, et en 1996 toutes les parcelles (30) ont fait l'objet d'un suivi de l'état hydrique du sol. les tubes d'accès de la sonde à neutrons étant installés avant semis au centre des parcelles élémentaires. Les mesures ont été réalisées 1 ou 2 fois par semaine depuis le semis jusqu'à la récolte.

2.4.2. Profondeur d'extraction racinaire et vitesse d'enracinement

En 1995 et 1996 la profondeur effective d'extraction racinaire, notée ERD (« effective rooting depth ») a été estimée à partir des mesures d'humidité volumique. Pour des périodes au cours desquelles aucun apport d'eau n'a été réalisé, ERD est égale à la profondeur à partir de laquelle les humidités du sol à une date donnée ne diffèrent plus de celles relevées à la date de mesure précédente (Silim et Saxena, 1993a). Seules 2 périodes en 1995 et 1 période en 1996, ont permis de réaliser cette mesure : entre les jours 26 et 33, et entre les jours 54 et 61 après levée en 1995 ; et entre les jours 44 et 48 après levée en 1996. Les valeurs moyennes d'ERD obtenues pour ces 3 périodes ont été respectivement de 1.20, 1.90 et 1.06 m, sans différences significatives entre les variétés (Annexe 2-I). Pour chacune des parcelles élémentaires, une valeur maximale ERD_{max} a été déterminée en comparant les profils les plus humides au profil obtenu à la récolte. Pour chaque essai ERD_{max} est proche

de la profondeur maximale d'humectation, elle même liée aux quantités d'eau reçues. ERD_{max} a été en effet plus élevée en 1995 (2.33 ± 0.20 m) qu'en 1996 (1.32 ± 0.26 m). En faisant l'hypothèse que ERD était de 0.2 m à la levée et qu'elle augmentait linéairement au cours du temps, nous avons calculé une vitesse de progression d'ERD de 30 mm j^{-1} en 1995 entre la levée et 33 JAL, et de 25 mm j^{-1} entre 34 et 61 JAL. En 1996 la vitesse de progression de ERC, calculée entre la levée et 48 JAL, a été de 18 mm j^{-1} . Ces vitesses d'enracinement de 23 à 30 mm j^{-1} sont en accord avec des valeurs mesurées à l'aide de p^{32} (Bassett et al., 1970 ; Marini et al., 1978). Les valeurs d'ERD ont été calculées pour chaque date de mesure d'humidité du sol à l'aide de ce modèle simple, jusqu'à la valeur maximale (ERD_{max}).

2.4.3. Calcul de la fraction d'eau transpirable du sol, *FTSW*

2.4.3.1. Bornes de calcul et quantité totale d'eau transpirable du sol (Ritchie, 1981a)

La quantité totale d'eau transpirable du sol, TTSW (« Total Transpirable Soil Water »), a été estimée à chaque date et sur chaque parcelle élémentaire en 1995 et 1996 comme étant égale au stock d'eau du sol compris entre 2 limites supérieure et inférieure, et intégré entre la surface du sol et la profondeur ERD.

La limite supérieure (MAX) a été établie pour chaque parcelle à une date à laquelle l'humidité du sol pouvait être considérée comme proche de la capacité au champ, c'est-à-dire mesurée après un apport d'eau important. Cette situation est intervenue en début de cycle soit 12 jours après levée en 1995 et 6 jours après levée en 1996, alors que 180 mm et 75 mm étaient tombés dans les quelques jours précédant les mesures. Ces quantités d'eau n'ont néanmoins pas été suffisantes pour humidifier le sol à la capacité au champ au-delà d'une profondeur de 0.3 - 0.5 m. La mesure à 0.3 m a donc été utilisée pour ajuster le profil MAX de chaque parcelle à l'évolution avec la profondeur de l'humidité à la capacité de rétention mesurée en laboratoire (pression de - 0.01 MPa). Ceci a permis de prendre en compte la variabilité de la texture avec la profondeur et en fonction des parcelles. Par exemple, l'humidité du sol à la limite MAX à 1.2 m de profondeur a varié de 0.11 à $0.16 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ en 1995 et de 0.12 à $0.18 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ en 1996, selon les parcelles élémentaires.

La limite inférieure de la TTSW (MIN) a été définie à chaque profondeur comme la valeur la plus faible relevée dans la période où les plantes ne prélevaient plus d'eau (Ratiff et al. 1983), soit pendant les 2 dernier-es semaines de mesures avant les récoltes. Les profils d'humidité volumique des 6 parcelles de 1996 sur lesquelles les mesures de pF 4.2 en laboratoire ont été réalisées sont présentés en Annexe 2.2. Sur 4 de ces 6 parcelles on

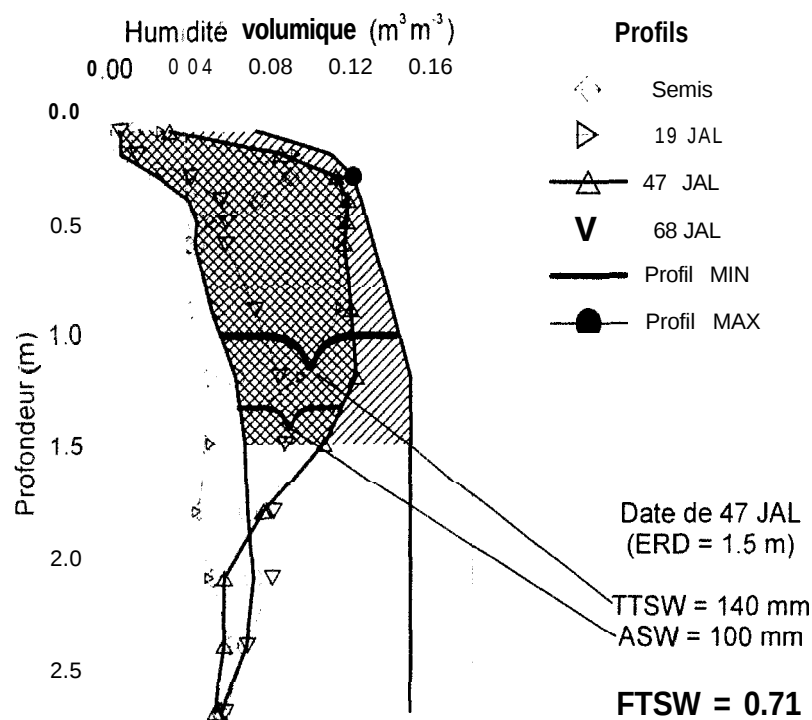


Figure 2-3 : Exemple de calcul de la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW)
("fraction of transpirable soil water")
Profil moyen d'une parcelle Non Irriguée en 1995, et valeurs de TTSW
("Total Transpirable Soil Water") et de ASW ("Available Soil Water") à
la date de 47 JAL et sur une profondeur d'extraction racinaire (ERD) de 1.5 m.

observe un écart croissant avec la profondeur entre l'humidité volumique MIN mesurée au champ en fin de cycle et l'humidité au point de flétrissement permanent mesurée en laboratoire (pression de -1.5 MPa). En moyenne les valeurs MIN obtenues en 1996 aux horizons 0.2-0.4, 0.4-0.8, et 0.8-1.2 m ont été respectivement de 0.033, 0.051, et 0.058 m³ m⁻³, comparées aux valeurs de 0.037, 0.044, et 0.045 m³ m⁻³ obtenues en laboratoire. De tels écarts croissants avec la profondeur du sol, entre les valeurs au champ et en laboratoire sur cette limite inférieure du stock d'eau du sol utilisable, ont déjà été mentionnés par Ritchie (1981 b) et Wright et Smith (1983) sur sorgho, Ratliff et al. (1983) sur blé et tournesol. Savage et al. (1996), dans leur étude en lysimètre sur coton et sorgho, trouvent par contre peu d'écart entre les limites inférieures des humidités volumiques du sol mesurées en laboratoire (pression de -1.5 MPa) et au champ. D'après Maertens et al. (1974) et sur différentes cultures, l'utilisation de l'eau, estimée par le profil de dessèchement maximal sous couvert végétal, dans les horizons superficiels est plus importante que dans les horizons plus profonds. Cette différence s'explique par le fait que dans les horizons de profondeur, l'accès à l'eau est limité par la densité racinaire. Des prélèvements de carottes de sol et des observations de densités racinaires sur 8 emplacements dans l'essai de 1996 au moment de la récolte, ont montré que 87% de la longueur totale racinaire était concentrée dans les 60 premiers centimètres et que pratiquement aucune racine n'était observée en dessous de 1.2 m. Maertens et al. (1974), sur luzerne et soja ; et Chopart (1996) sur maïs, associent la diminution avec la profondeur de la quantité d'eau consommée entre capacité au champ et dessiccation maximale, à la diminution avec la profondeur de la densité racinaire.

Pour chaque date de mesure, la quantité totale d'eau transpirable du sol, TTSW_t est égale à la différence entre les limites MAX et MIN intégrée sur la profondeur d'extraction estimée ERD, (Figure 2-3). En raison de la plus forte valeur d'ERD_{max} en 1995 qu'en 1996, les quantités maximales de TTSW de 1995 ont été supérieures (187 mm) à celles de 1996 (124 mm).

2.4.3.2. Calcul de la F TSW (Sinclair et Ludlow, 1986)

La fraction d'eau transpirable du sol à une date donnée, FTSW_t, ou « Fraction of Transpirable Soil Water », et à la profondeur d'extraction ERD_t ; est le rapport entre la quantité transpirable à cette date (ASW_t, « Available Soil Water ») et la quantité totale, TTSW_t. ASW_t est égale à la différence entre le stock existant et la valeur MIN, intégrée sur ERD_t (Figure 2-3).

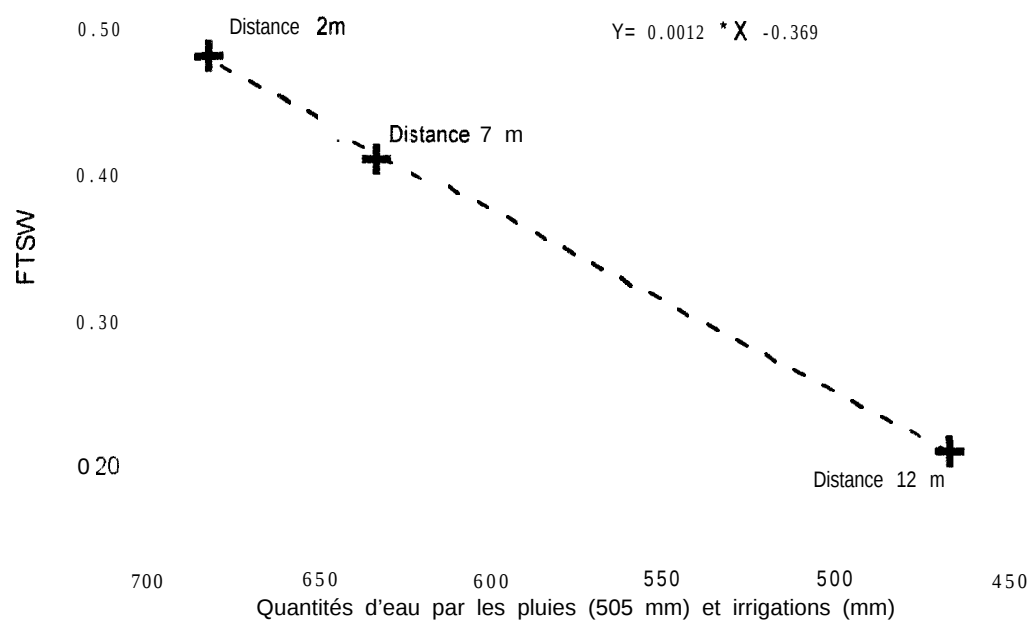


Figure 2-4 : Relation entre la FTSW mesurée à 88 JAL en 3 positions le long du gradient d'irrigation différentielle (essai 1994) et la quantité cumulée d'eau reçue par les irrigations et les pluies à cette position.

2.4.3.3. Cas de 1994

Pour l'année 1994, les 3 dates de mesures n'ont pas permis de caractériser de façon précise les bornes de la TTSW. Compte tenu de la proximité du site d'essai de celui de 1995, et en raison de la similitude des apports d'eau entre les 2 années, les bornes MAX et MIN moyennes obtenues en 1995 ont été utilisées. Les stocks d'eau mesurés aux dates de 40 et 88 JAL en 1994 sur chaque tube ont été rapportés à ces bornes communes et intégrés sur la profondeur ERD. A 40 JAL, ERD_{40} a été fixée à 1.2 m à partir des résultats de 1995 (progression de 30 mm j^{-1}). A 88 JAL, ERD_{88} mesurée par différence avec les profils hydriques à 40 JAL, a varié de 1.8 à 2.7 m en fonction des tubes

Une estimation des FTSW aux mêmes dates a été réalisée pour les 12 sous-parcelles de recolte réparties le long du gradient d'aspersion. Nous avons utilisé pour cela les 2 relations suivantes : - relation linéaire de la FTSW à 88 JAL avec la quantité totale d'eau reçue au même point à cette date (Figure 2-4), - et relation polynomiale entre la quantité reçue en un point et sa distance aux asperseurs (§2-3-2).

24.4. Consommation en eau

Pour les 2 années 1995 et 1996, les mesures d'humidité volumique à la sonde à neutrons ont permis de calculer les variations de stock d'eau du sol entre dates de mesure (D_{stock}). L'évapotranspiration réelle (ETR) a été calculée à partir de D_{stock} et de la somme des apports par les pluies (P) et les irrigations (I), selon la formule:

$$ETR = P + I - D_{stock} \quad (D_{stock} = Stock_t - Stock_{t-1})$$

Cette analyse du bilan hydrique est simplifiée car elle suppose que les remontées capillaires, le ruissellement et le drainage sont nuls. Chaque année, l'humidité du sol en début de saison des pluies est proche du point de flétrissement permanent. et on peut considérer les remontées capillaires comme négligeables dans ces conditions. Les parcelles ont été entourées de diguettes dès la levée de façon à réduire le ruissellement hors des parcelles lors des pluies importantes. Compte tenu de la profondeur des mesures (2.7 m) et de la profondeur moyenne d'humectation en 1996 (1.3 m), on peut considérer que le drainage était nul. En 1995 les apports en eau plus importants et une descente du front d'humectation en dessous de la profondeur maximale des mesures ont pu entraîner un drainage sur certaines parcelles. Il peut donc y avoir sur ces parcelles une surestimation des ETR pour les dates de mesure postérieures au moment où le front d'humectation est passé au-delà de 2.7 m, ce qui ne concerne qu'une petite partie de l'ensemble des mesures,

2.5. Variables d'état hydrique de la plante et température de couvert

2.5.1. Etat hydrique des feuilles et conductance stomatique

La teneur en eau relative (TER), le potentiel hydrique foliaire (ψ_f), le potentiel osmotique (π) et la conductance stomatique (g_s) ont été mesurés en 1995 et 1996. Les mesures ont débuté peu avant le début de la floraison et de la différenciation des régimes hydriques. Elles ont été réalisées chaque semaine entre 39 et 68 JAL en 1995, et 1 ou 2 fois par semaine entre 37 et 86 JAL en 1996. En 1996 les mesures ont été arrêtées plus tôt sur les parcelles non irriguées en raison de l'arrêt d'émission de feuilles sur ces plantes. Les mesures ont été faites entre 12h30 et 14h30, heure solaire, sur 4 (1995) et 3 (1996) plantes par parcelle, sauf pour le potentiel hydrique de base, mesuré dans les 2 heures précédant le lever du jour. Ce dernier a été mesuré à une date (69 JAL) sur les 5 variétés et 3 plantes par parcelle et dans 2 répétitions en 1995 ; et sur 2 variétés (DEL et DES), 3 plantes par parcelle et à 4 dates (entre 44 et 65 JAL) en 1996.

Les dates des mesures ont toujours coïncidé avec les jours de mesures d'état hydrique du sol à la sonde à neutrons, et sont le plus souvent intervenu les lendemains de jours d'irrigation (traitements irrigués).

Pour chaque plante mesurée, la seconde feuille complètement étalée de la tige principale a d'abord été utilisée pour la mesure de g_s , puis pour les prélèvements de 2 échantillons pour la détermination de la TER et de π . La feuille immédiatement supérieure (première feuille complètement étalée de la tige principale) a ensuite été excisée pour la mesure de ψ_f .

2.5.1.1. Potentiel hydrique xylémien

Le potentiel hydrique a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression (Soil Moisture PWSC3000, Santa Barbara, CA, USA). Chaque feuille excisée à la base du pétiole est placée entre 2 feuilles de papier aluminium dans une poche en plastique humectée de façon à garder à l'humidité la partie coupée du pétiole (Meron *et al.*, 1987). Pour les mesures au midi solaire, la feuille est rapidement transportée jusqu'à la chambre à pression, et la durée entre l'excision et la mise sous pression de la chambre est toujours inférieure à 20 secondes (Turner 1981). Pour les mesures de potentiel foliaire de base les feuilles sont excisées et mesurées par séries de 6 ou de 8.

2.5.1.2. Potentiel osmotique tissulaire

Un échantillon d'environ 2 cm² découpé sur un des lobes foliaires latéraux est placé dans un pilulier hermétiquement clos puis mis sous congélation à -80°C jusqu'au moment de la mesure. Après 30 minutes de décongélation à température ambiante, 10 µl de sève sont extraits au travers d'une seringue hypodermique, sur un disque de papier filtre placé dans la chambre de mesure d'un osmomètre à pression de vapeur Wescor 5500XR (Logan, Utah, USA). L'appareil est régulièrement calibré avec différentes solutions de NaCl.

2.5.1.3. Teneur en eau relative

Un échantillon d'environ 2 cm² découpé sur un des lobes foliaires latéraux de la feuille, est rapidement placé dans un pilulier hermétiquement clos et conservé dans une glacière jusqu'au moment de la pesée. On détermine pour chaque échantillon : le poids frais (PF), le poids à turgescence maximale (PT) et le poids sec (PS). Le poids à turgescence maximale est obtenu après bain de 3 h ½ à 4 h dans de l'eau distillée (Weatherley, 1950, cité par Oosterhuis et Wullschleger, 1987 ; Van Iersel et Oosterhuis, 1995), et le poids sec après passage à l'étuve à 80°C pendant 24 h. La teneur en eau relative en % est calculée par la

formule
$$TER = \frac{(PF - PS) * 100}{(PT - PS)}$$

2.5.1.4. Conductance stomatique

La conductance stomatique (g_s) de la face supérieure de la feuille a été mesurée à l'aide d'un poromètre Licor 1600 (Lincoln, NE, USA). Compte tenu de la forte influence du rayonnement sur la réponse des stomates (Petersen et al., 1991), seules les mesures de g_s faites aux dates auxquelles le PAR était supérieur à 1100 µmol m⁻² s⁻¹ ont été prises en compte.

2.5.2. Température de couvert et CWSI

Les mesures de température de couvert par radiothermométrie infrarouge et de déficit de pression de vapeur (VPD) entre 13h et 14h ont été réalisées une ou 2 fois par semaine sur les périodes de 56 à 84 JAL en 1995 et de 45 à 94 JAL en 1996.

Le VPD est déterminé à l'aide d'un psychromètre ventilé placé à environ 50 cm au-dessus de la culture, et déplacé dans le champ d'essai en même temps que les mesures de température de couvert. Les températures de thermomètre humide et de thermomètre sec permettent de calculer l'humidité relative et le VPD. La température de thermomètre sec est utilisée comme référence commune pour la température de l'air (T_a), de préférence à celle

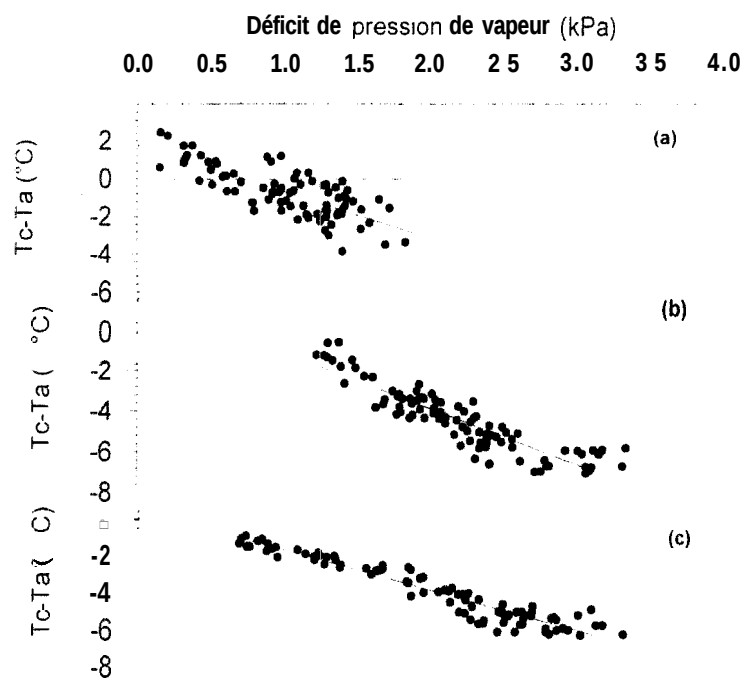


Figure 2-5 : Relation entre la différence de température entre le couvert et l'air ($T_c - T_a$) et le déficit de pression de vapeur de l'air (VPD) en 1995, Mesures à 3 dates en 1995, à l'échelle d'une journée entière (toutes les 15- 20 min) entre 9h et 17h sur des parcelles bien irriguées et sans distinction des variétés. Equations des lignes de base :

(a) 41 JAL : $T^\circ C - T^\circ a = - 2.47 * VPD + 1.77$, $r^2 = 0.59$

(b) 56 JAL : $T^\circ C - T^\circ a = - 2.77 * VPD + 1.71$, $r^2 = 0.81$

(c) 67 JAL : $T^\circ C - T^\circ a = - 2.15 * VPD + 0.49$, $r^2 = 0.92$

donnée par le radiothermomètre, en vue de calculer la différence de température entre le couvert et l'air (Jackson *et al.*, 1977 ; Gardner *et al.*, 1981).

La température du couvert (T_c) a été mesurée avec un radiothermomètre infrarouge portable (Telatemp AG42, Fullerton, CA, USA), avec un champ de visée de 4° , et une émissivité fixée à 0.99. Pour chaque parcelle élémentaire, la partie centrale est visée à une distance de 3 à 4 m selon un angle de visée de $30''$ à 40° , et 4 mesures sont faites à partir de chacun des coins de la parcelle. Une vérification de la température donnée par le radiothermomètre est faite régulièrement avec un thermomètre à mercure sur de la glace fondante. À la date à laquelle les mesures sont initiées, le taux de couverture du sol par les plantes permet de ne pas intégrer de sol nu dans le champ de visée.

À la base du calcul du CWSI se trouve la relation existant entre le différentiel de température entre le couvert et l'air ($T_c - T_a$) et le VPD. Selon l'approche empirique introduite par Idso *et al.* (1981b), la température d'un couvert est déterminée en partie par sa transpiration. À un VPD donné de l'air la différence de température entre le couvert d'une culture et l'air, mesurée au midi solaire varie entre 2 limites inférieure et supérieure. Ces limites sont déterminées par les valeurs minimale et maximale que prendrait $T_c - T_a$ à ce VPD : valeur minimale généralement négative de $T_c - T_a$ dans le cas d'une culture transpirant à son taux maximal (culture à ETM) ; et valeur maximale dans le cas d'une culture en état de stress hydrique sévère et en absence de transpiration. Idso *et al.* (1981 b) et Idso (1982) ont montré sur de nombreuses espèces que dans le cas d'une culture à ETM, $T_c - T_a$ variait linéairement avec le VPD. Afin d'établir cette ligne de base inférieure dans une gamme large de VPD, des mesures sont généralement faites au cours d'une ou de plusieurs journées. Dans la situation d'une culture ne transpirant plus (limite supérieure), la chaleur n'est plus dissipée que par radiations thermiques et convection. Il s'ensuit une élévation de la température des feuilles qui devient généralement supérieure à celle de l'air ($T_c - T_a$ positif). Cette limite supérieure est indépendante de l'humidité de l'air, mais est fonction de la température de l'air (Idso *et al.*, 1981 b).

Des lignes de bases inférieures ont été établies chacune des 2 années à différentes dates (3 en 1995 et 2 en 1996) par des mesures toutes les 15 ou 20 minutes entre 9h00 et 17h00 sur des parcelles irriguées (lendemain d'une irrigation ou d'une pluie). En 1995, ces lignes établies pour chaque variété n'ont montré de différence entre les variétés ni dans les pentes ni dans les intersections à l'origine. Des équations communes ont donc été appliquées aux différents génotypes. Nos résultats, pour 1995 (Figure 2-5) et 1996 (non montré), sont dans la gamme des valeurs de pente et d'intersection à l'origine trouvées dans

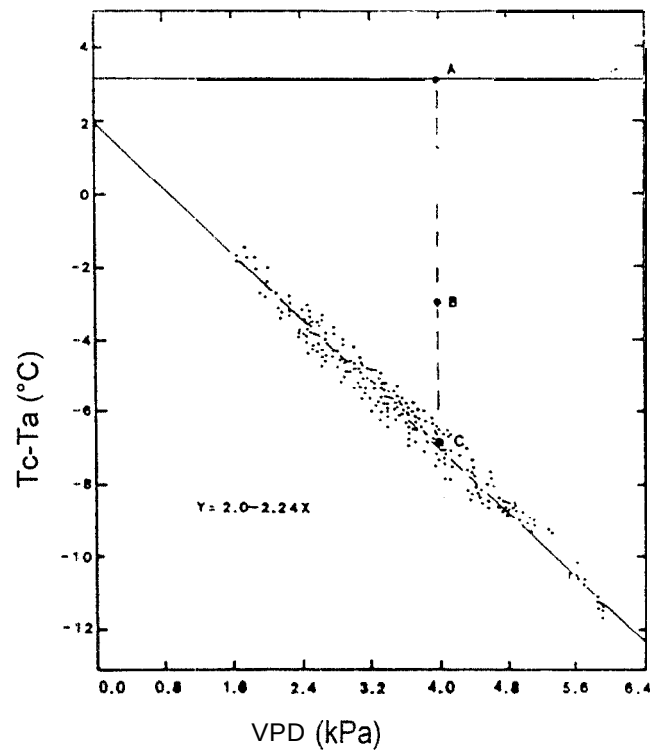


Figure 2-6: Calcul du Crop Water Stress index, CWSI (d'après Reginato, 1983).

Le nuage de points et l'ajustement linéaire entre la différence de température entre le couvert et l'air ($T_c - T_a$) et le déficit de pression de vapeur de l'air (VPD), ont été établis sur une culture transpirant à son taux potentiel (non water stress baseline). La limite supérieure (upper baseline) de $T_c - T_a$ à une température de l'air de 30°C est de $+3.2^\circ\text{C}$. Elle est indépendante du VPD.

Pour le cas d'une culture dont $T_c - T_a$ serait égal à -3°C à un VPD de 4 kPa (point B), le CWSI ou rapport BC/AC , est égal à 0.4 . BC est la distance verticale au dessus de la limite inférieure, et AC est la distance verticale entre les 2 limites.

la littérature (Wanjura et al., 1984). Nos résultats montrent également que les paramètres de l'équation reliant $T_c - T_a$ au VPD peuvent varier avec le développement de la culture (Jackson, 1991).

La limite supérieure de $T_c - T_a$ a été fixée à partir des valeurs maximales mesurées en fin de cycle sur les parcelles les plus stressées en 1996, et avant défoliation importante, soit une valeur de $+3.8^\circ\text{C}$, alors que la température de l'air était en moyenne de 40°C .

A partir d'un couple de mesures ($T_c - T_a$, VPD), le calcul du crop water stress index (CWSI) est effectué en positionnant ce point expérimental relativement aux 2 limites établies ci-dessus (Figure 2-6), soit le rapport de la distance verticale (en $^\circ\text{C}$) au-dessus de la limite inférieure, sur la distance totale entre les 2 limites à la valeur de VPD considérée (Idso et al., 1981 b). Cet index varie donc entre 0 (absence de stress) et 1 (stress extrême). Compte tenu des variations sur les mesures, la précision de cet index est moins bonne lorsqu'on se situe dans une gamme de faibles VPD. Ceci explique l'obtention de valeurs négatives de CWSI sur certaines parcelles bien irriguées.

Pour les années 1995 et 1996, les évolutions au cours du cycle des différences de température entre le couvert et l'air à midi ont été utilisées pour interpoler les valeurs de températures de couvert à midi aux dates non mesurées (Annexe 3-2), et pour calculer les sommes de températures de couvert en degrés-jour depuis levée (Chapitre 4).

2.6. Croissance et développement du phytomère et de la plante

2.6.1. Développement végétatif

Chacune des 3 années la hauteur de la tige et le nombre de phytomères émis sur la tige ont été déterminés tout au long du cycle sur 5 plantes par parcelle une fois par semaine. Un phytomère est compté lorsque son entre-nœud dépasse une taille de 5 à 8 mm.

La surface d'une feuille (SF_i) a été estimée à partir de la mesure de la longueur de la nervure centrale (LN_c) par une relation du type $SF_i = a * LN_c^2$. Ces corrélations ont été établies sur chacune des variétés à partir de la récolte à la date de 38 JAL en 1996, de toutes les feuilles de 3 plantes, soit un total de plus de 100 feuilles par variété. Les coefficients de détermination des 5 régressions sont supérieurs à 0.94 (non montré).

A la date de 78 JAL en 1996, deux plantes sur chacune des parcelles ont été coupées et ont fait l'objet d'une mesure de longueur de tous les entre-nœuds de la tige depuis le premier entre-nœud au-dessus des cotylédons jusqu'au dernier entre-nœud émis par l'extrémité apicale.

La corrélation entre la surface foliaire individuelle (SF_i), mesurée avec un planimètre

(Delta T), et la longueur de l'entre-noeud du même phytomère de la tige, a été faite à partir de mesures faites à 78 JAL en 1996, sur les parcelles irriguées et sur 4 plantes par parcelle.

2.6.2. Développement reproducteur

La date de début de la floraison (DF) a été déterminée à partir de comptages journaliers, comme la date à laquelle le cumul de fleurs ouvertes atteint le nombre de plantes présentes sur la zone centrale des parcelles élémentaires. En 1995 et 1996 ces comptages journaliers de nombre de fleurs par plante ont été poursuivis sur toute la durée du cycle de floraison.

Le nombre de noeuds « à fleurir » de taille supérieure à 5 mm, ou noeuds au-dessus de la dernière fleur blanche (NAWF, Chapitre 4) de la tige ont été comptés 2 fois par semaine depuis le début de la floraison jusqu'à une date à laquelle la majorité des plantes avaient atteint une valeur NAWF de 3 noeuds.

Une date d'ouverture moyenne de la première capsule (DC) a été déterminée, comme la date à laquelle le nombre de capsules ouvertes par parcelle était égal ou supérieur au nombre de plantes présentes.

2.6.3. Production à l'échelle de la plante

Après maturation complète des capsules, 3 plantes de bordure par parcelle (sur toutes les parcelles en 1995 et 1996. et sur une partie de celles-ci en 1994 : § 2.3.3) ont fait l'objet d'une analyse de cartographie des sites reproducteurs sur la plante. Les capsules ont été récoltées séparément en 3 catégories, en fonction de leur position nodale sur les branches fructifères : • positions de 1er entre-noeud, • positions de 2nd entre-noeud, et • toutes les autres positions incluant les capsules présentes sur les branches végétatives. Pour chaque position nous avons noté soit la présence d'une capsule avec du coton, soit celle d'un organe reproducteur avorté: soit l'absence de l'organe reproducteur, dont la cicatrice du pédoncule est reconnaissable. Les taux d'abscission et d'avortement, ainsi que le poids moyen de coton par capsule, sont estimés pour chaque catégorie de positions, et leurs contributions respectives au rendement final par plante sont calculées.

2.7. Développement du couvert et production à l'échelle de la parcelle

2.7.1. Indice foliaire

L'indice foliaire a été mesuré en 1996 à l'aide d'un Li-Cor LAI-2000 (Lincoln, NE, USA), 2 fois par semaine entre 28 et 98 JAL, en suivant le protocole de Hicks et Lascano (1995)

mesures réalisées autour du midi solaire pendant des périodes de temps stable, en ombrant avec un parasol l'appareil ainsi que la zone visée. Sur 2 placettes par parcelle nous avons réalisé une mesure de la quantité de lumière au-dessus du couvert, suivie d'un transect de 4 mesures au niveau du sol (près des tiges, puis à 25%, 50% et 75% de la distance entre deux lignes de semis). Pour chaque transect nous avons réalisé deux séries de lecture, en orientant la fenêtre de visée (choix du cache ménageant une ouverture de 45°) selon les directions parallèle (1^{ère} série) puis perpendiculaire (2^{ème} série vers l'Est sur le 1^{er} transect et vers l'Ouest sur le 2^{ème} transect) à la ligne de semis.

Le paramètre DIFN ("diffusive non interceptance") donné par l'appareil est la fraction de ciel visible sous le couvert. C'est une valeur instantanée de la quantité relative de lumière arrivant au niveau du sol. Cette fraction est égale à $(1-E_i)$, E_i étant la fraction de rayonnement interceptée par le couvert. Le calcul des valeurs de E_i à l'échelle de la journée a été fait d'après Charles-Edwards et Lawn (1984), selon la formule : $Q = 2 * Q_n / (1 + Q_n)$, avec Q_n , fraction de rayonnement interceptée instantanée mesurée au midi solaire, et Q , fraction de rayonnement interceptée à l'échelle de la journée

En faisant l'hypothèse que les quantités de rayonnement réfléchi par le sol et par le couvert sont faibles ou se compensent, l'appareil LAI-2000 donne une mesure approchée de E_a , efficacité d'absorption du rayonnement qui est un déterminant essentiel de la production de biomasse et de la transpiration (Chapitre 6). Le calcul du LAI par l'appareil est basé sur le fait que le LAI est proportionnel au logarithme de la fraction de ciel visible à chacune des positions de visée (Welles et Norman, 1991). La relation entre les valeurs de LAI et de DIFN données par l'appareil est la suivante : $DIFN = 1.03 * \exp(-0.86 * LAI)$. Constable (1986), et Sadras et Wilson (1997a), trouvent une valeur du coefficient k de 0.87 [relation $E_i = \exp(-k * LAI)$], pour une culture de coton à faible densité de peuplement (5 plants m^{-2}), comme dans notre cas.

2.7.2. Production de biomasse

La production de biomasse sèche aérienne et sa répartition par type d'organes (tiges, feuilles, et organes reproducteurs) ont été suivies toutes les 2 ou 3 semaines, soit à 6 (1995) et 9 (1996) dates de mesure entre la levée et la récolte. Les plantes ont été prélevées sur les lignes de bordure en évitant les plantes isolées et les plantes extérieures. Le nombre de plantes prélevées par parcelle a varié en fonction de la date, depuis 10 plantes dans le cas des mesures précoces jusqu'à une (1995) ou 2 plantes (1996) lors des prélèvements tardifs. Par ailleurs après la fin des récoltes de coton sur la zone centrale de chaque parcelle

élémentaire, les tiges (en 1994), et les tiges et feuilles (en 1995), ont été pesées après un séjour au champ de plusieurs semaines. En 1996, l'estimation de la biomasse totale aérienne a été plus précise car les feuilles et les boutons floraux tombés sur les parcelles utiles centrales ont été régulièrement balayés.

Les pesées en cours cycle ont été faites après passage en étuve à 80°C pendant 48 à 72 h lorsque le volume des échantillons le permettait. Dans le cas des échantillons plus importants les pesées ont été faites après un séchage prolongé au champ ou en serre, et les poids secs obtenus ont été corrigés après une estimation de l'humidité résiduelle encore présente à partir de la pesée d'échantillons représentatifs des différents types d'organes.

L'indice de fructification a été calculé, à chaque prélèvement à partir de l'apparition des premières capsules, comme le rapport entre la biomasse des organes reproducteurs et la biomasse totale aérienne. L'indice de récolte, HI (harvest index), a été calculé à la fin des récoltes comme le rapport entre le poids de coton-graine et la biomasse totale aérienne.

2.7.3. Rendement

En 1994 deux protocoles de récolte ont été distingués sur les sous-parcelles définies au § 2-3-3. Dans le 1^{er} protocole les 2 mètres centraux de chacune des 4 grandes sous-parcelles (définies par 4 niveaux d'alimentation hydrique) des 64 parcelles variétales (256 parcelles élémentaires) ont été récoltés en 8 passages hebdomadaires. Les 12 parcelles variétales (6 variétés et 2 répétitions) subdivisées en 12 petites sous-parcelles (définies par 12 niveaux d'alimentation hydrique) de 3 plantes consécutives chacune (244 parcelles élémentaires) ont été récoltées après la fin des récoltes des lignes centrales. A partir du premier protocole, seuls les niveaux 1 (0.5-3.5 m), 3 (6.5-9.5 m) et 4 (9.5-12.5 m) d'alimentation hydrique ont été conservés, en raison de la perte de 3 parcelles dans le niveau 2 (3 5-6.5 m). L'analyse des apports en eau le long du gradient d'irrigation différentielle a montré que le niveau 2 différait peu du niveau 1. Par la suite, dans les analyses portant sur les 3 années, seuls les niveaux extrêmes 1 et 4 seront mentionnés. Ces niveaux seront généralement notés IR, pour Irrigué, et NI, pour Non Irrigué, conformément à la dénomination des niveaux d'irrigation en 1995 et 1996.

En 1995 et 1996, le poids de coton-graine et le nombre de capsules ont été déterminés à partir des récoltes cumulées (5 récoltes échelonnées chaque semaine) de la zone centrale (3 m x 3 m) de chaque parcelle élémentaire.

Chaque année, le rendement en coton graine à l'hectare a été calculé à partir du poids total de coton graine récolté et de la surface des parcelles récoltées. Le poids moyen de

coton par capsule (PMC) est calculé en divisant le poids de coton graine récolté par le nombre de capsules.

Bien que n'entrant pas dans le cadre de la présente étude, et non commentés ici, les caractéristiques technologiques de la fibre (chaîne de mesures HVI) des 15 variétés étudiées en 1994 sous 3 régimes d'irrigation ont été déterminées par le laboratoire de technologie cotonnière du CIRAD-CA (Annexe 2-3).

2.8. Analyses statistiques

Les analyses statistiques des variables mesurées aux différentes dates ont été faites sur les logiciels STAT-ITCF (Gouet et Phillippeau, 1992) et SAS (SAS Institute, 1988). En 1994 l'analyse de variance du dispositif en bandes croisées a été assimilée à celle d'un dispositif criss-cross dans lequel seuls les effets des variétés et l'interaction variétés x régimes hydriques ont été testés statistiquement (Hanks *et al.*, 1980 ; Phillippeau, 1985). Les essais de 1995 et 1996 en blocs aléatoires avec parcelles divisées (split-plot) ont fait l'objet d'une analyse de variance en 2 étapes, en testant successivement l'effet des régimes hydriques comparativement à l'erreur liée à l'interaction entre régimes et répétitions, puis l'effet des variétés ainsi que l'interaction variétés x régimes comparativement à l'erreur résiduelle totale.

La méthode de comparaison multiple des moyennes utilisée est celle de Newman-Keuls, et les seuils de signification de ce test sont figurés sous la forme *, ** et *** correspondant aux seuils de probabilité à $P=0.05$, $P=0.01$ et $P=0.001$; et NS pour l'absence de différence significative. Les intervalles de confiance et ppds sur les graphes sont toujours donnés au seuil de probabilité de 5%.

Les ajustements non linéaires réalisés sur les points mesurés entre une variable mesurée sur la plante et la FTSW ont été réalisés avec le logiciel Table Curve 2D (Jandel Sc, San Rafael, CA, USA). Les équations des régressions reliant chacune des variables à la FTSW ont été choisies à partir d'une bibliothèque d'équations logistiques, sur la base d'une minimisation du nombre de paramètres et du coefficient de variation de l'erreur. La comparaison des ajustements obtenus sur les différentes variétés a été faite par un test du rapport de vraisemblance, en comparant (test F de Snedecor) le modèle unique regroupant l'ensemble des points (5 variétés), soit aux 5 modèles individuels des variétés soit à des sous-groupes de ceux-ci.

3. RELATIONS ENTRE LES ETATS HYDRIQUES DE LA PLANTE ET DU SOL

Ce chapitre a fait l'objet d'un article (résumé en Annexe 3-I) dans la revue Field Crops Research (Lacape et al., 1998a, sous presse)

3.1. Introduction

3.1.1 Réponses des différents processus physiologiques à un déficit hydrique

Le rendement est un caractère complexe déterminé par de nombreux processus physiologiques. Parmi ces processus, ceux qui sont impliqués dans les échanges d'eau et permettent le maintien d'un état hydrique favorable dans les différents organes de la plante, sont souvent à l'origine de la variabilité de la réponse du rendement à la sécheresse. Ce cadre d'analyse rappelé par Turner (1998) a conduit à distinguer les différents mécanismes de réponses à la sécheresse sur la base du maintien ou non d'un état hydrique satisfaisant des feuilles matures.

Différents travaux conduits en conditions contrôlées ou au champ ont mis en évidence des relations entre une variable mesurant la quantité d'eau du sol transpirable par la plante (rapportée le plus souvent à une quantité maximale), et une variable caractérisant l'état hydrique de la plante, l'expansion foliaire, ou la conductance stomatique (Al Khafaf *et al.*, 1978, sur coton ; Wright et Smith, 1983, sur sorgho ; Rosenthal *et al.*, 1987, sur coton et sorgho ; Sinclair et Ludlow, 1986, sur légumineuses ; Muchow et Sinclair, 1991, sur maïs ; Lecoeur et Sinclair, 1996, sur pois ; et revue de Sadras et Milroy, 1996).

Ces différentes relations empiriques ont le plus souvent un formalisme similaire rappelé par Sadras et Milroy dans leur revue (1996), avec des modèles de réponse non linéaire de la forme :

$$R = \frac{1}{1 + a * \exp(b * FTSW)} \quad (\text{Eq. 3-1})$$

- R : rapport entre les valeurs de la variable mesurée sur des plantes stressées et des plantes bien alimentées en eau.
- FTSW (« Fraction of Transpirable Soil Water ») : rapport entre la quantité d'eau utilisable par la plante et la quantité d'eau maximale utilisable dans la zone racinaire.
- a et b : paramètres du modèle spécifique d'un génotype et d'une situation agronomique (sol-climat) pour chaque variable.

Des relations du même type ont été obtenues en utilisant le potentiel hydrique de base (potentiel hydrique de la plante mesuré avant l'aube) comme variable de caractérisation du potentiel hydrique moyen du sol dans la zone racinaire (Tardieu et al., 1996 ; Wery et al., 1997). Ces relations empiriques peuvent être expliquées à partir des connaissances acquises sur les relations entre l'état hydrique du sol, la teneur en acide abscissique (ABA) de la sève du xylème, et la conductance stomatique (Tardieu, 1996).

3.1.2. Comparaison de plusieurs génotypes pour leur réponse au déficit hydrique

Compte tenu de ces relations entre les états hydriques de la plante et du sol, il est difficile d'analyser les différences génotypiques sur des variables mesurées sur la plante indépendamment d'une quantification du niveau de contrainte hydrique du sol (Wery et al., 1997). Des différences d'état hydrique du sol à un moment donné pour différentes variétés peuvent en effet fausser l'interprétation des variables mesurées sur les plantes à cette date. Afin de s'assurer que les génotypes comparés sont effectivement placés dans la même situation de contrainte hydrique du sol, il est nécessaire dans la plupart des cas de dissocier dans la réponse d'une variété à un déficit hydrique :

(i) la part liée à une différence d'état hydrique du sol à un moment donné par rapport à d'autres plantes. Cette différence peut être expliquée par des différences de consommation en eau du sol dans les jours précédant la mesure. Des différences d'indice foliaire entre génotypes peuvent par exemple induire de tels écarts dans l'état hydrique du sol, compte tenu des relations entre indice foliaire et évapotranspiration. Combaud (1996) montre par exemple que la consommation en eau d'une variété de pois de type *afila* est plus faible que celle d'une variété à feuilles normales, mais cette différence est expliquée par la réduction d'indice foliaire liée au gène *afila*.

(ii) la part effectivement liée à la réponse du génotype à l'état hydrique du sol, que l'on peut par exemple caractériser par la teneur en ABA de la sève du xylème ou par la conductance stomatique pour un potentiel hydrique de base donné (Tardieu et al., 1996 sur tournesol ; Borel et al., 1997 sur orge).

Blum (1974) sur 14 variétés de sorgho a relié la variabilité des réponses de différentes variables physiologiques (potentiel hydrique foliaire et conductance stomatique) à des différences entre les variétés sur les quantités d'eau extraites. Ray et al. (1997) ont montré que les différences entre 2 hybrides de maïs sur différentes caractéristiques mesurées en période végétative (photosynthèse, LAI et taux d'accumulation de biomasse) pouvaient s'expliquer par des différences de croissance pendant les stades précoces et par leurs conséquences sur la conservation de l'eau. Sur tournesol, en conditions de champ

comme en conditions contrôlées, Wery et *al.* (1997) ont associé les différences génotypiques observées de taux de photosynthèse nette et de contenu relatif en eau foliaire entre variétés, à des différences de potentiel hydrique foliaire de base.

Dans ces différents cas, il ne peut pas être conclu à des différences de sensibilité génotypique au déficit hydrique, mais bien plutôt à des différences de consommation en eau.

Cependant cette approche d'étude des réponses des variétés au déficit hydrique, sur la base des relations entre l'état hydrique de la plante et l'état hydrique du sol, a rarement été mise en oeuvre au champ (Wright et Smith, 1983, sur sorgho ; Erickson et *al.*, 1991, sur arachide ; Wery et *al.*, 1997 sur tournesol).

3.1.3. Objectifs

Les objectifs de ce chapitre sont :

- de calculer, à partir de la teneur en eau du sol mesurée à la sonde à neutrons, une variable de quantification de la contrainte hydrique du sol subie par chaque génotype, la FTSW,
- d'utiliser la FTSW pour analyser les réponses de variables à pas de temps court mesurées sur les plantes (conductance stomatique et variables d'état hydrique) et le couvert (température, CSWI et transpiration) à l'état hydrique du sol sous différents régimes d'irrigation postflorale,
- d'étudier, sur notre groupe de variétés, la variabilité génotypique existant dans les réponses de ces variables à la FTSW, selon un cadre d'analyse d'état hydrique [Chapitre Introduction et Turner (1998)],
- d'identifier des variables d'état hydrique utilisables comme indicateurs de stress hydrique dans des criblages de génotypes.

La FTSW calculée le jour des mesures d'état hydrique du sol sera utilisée ici pour analyser les réponses des variables d'état hydrique de la plante (pas de temps inférieur à l'heure) à l'état hydrique du sol. Une valeur moyenne de FTSW ($\overline{FTSW}$) sur une période du cycle sera également utilisée dans les chapitres suivants pour interpréter les réponses des variables à pas de temps plus long (plusieurs jours) caractérisant la croissance et le développement de la plante.

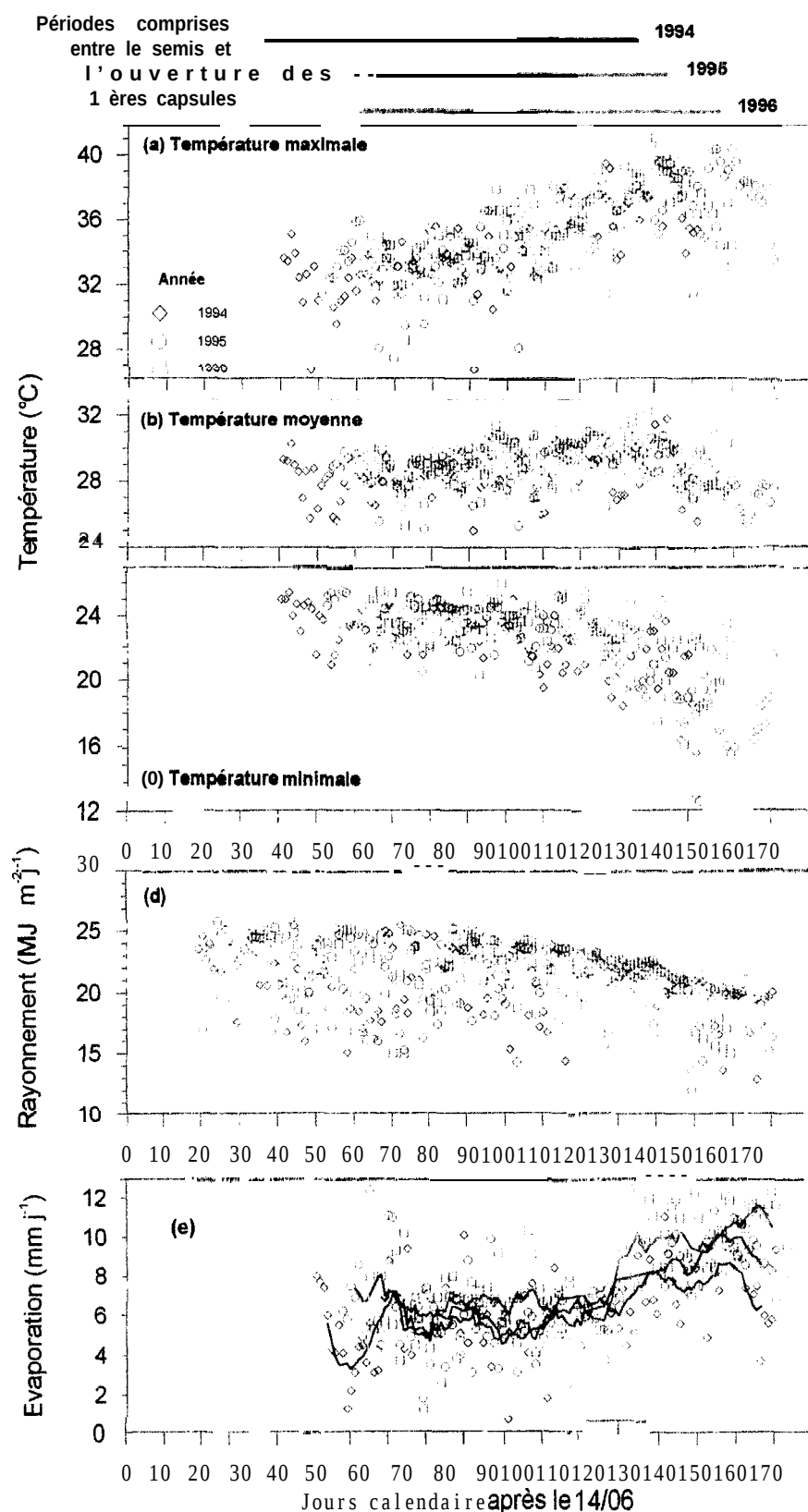


Figure 3-1 : Evolution des températures maximale (a), moyenne (b) et minimale (c) journalières sous abri, du rayonnement global journalier (d), et des évaporations bac classe A : moyennes glissantes par périodes de 7 jours (e). Données des 3 années 1994 (symboles et trait noir), 1995 (rouge) et 1996 (bleu).

3.2. Climat et apports en eau

3.2.1 , Données climatiques

Les variations des variables climatiques au cours des expérimentations en 1994 1995 et 1996. sont présentées sur la Figure 3-1 : températures de l'air sous abri, rayonnement global, et évaporation journalière mesurée avec un bac Classe A.

La température moyenne de l'air à Bambey varie peu au cours de chaque expérimentation et entre les années (Figure 3-1b). Elle varie entre 25 et 32°C entre le 1^{er} août et le 30 octobre. Les maxima et les minima évoluent de façon similaire entre les 3 années augmentation régulière des maxima (de 32-33°C à 38-39°C) et diminution des minima (de 24-25°C à 19-20°C) pendant la période de croissance des cotonniers.

Le rayonnement solaire global (Rg) varie de 15 à 26 MJ m⁻² j⁻¹ du fait des conditions d'ensoleillement fluctuantes d'une journée à l'autre (Figure 3-1d). Sur les 3 années, Rg est stable en moyenne à l'échelle de la période des essais, avec une moyenne journalière de 22 MJ m⁻² j⁻¹ sur la période comprise entre la levée et l'arrêt de croissance.

La demande évaporative journalière (Ev bac Classe A) a été dans l'ensemble légèrement plus élevée en 1996 qu'en 1995 (Figure 3-1e). Ev bac fluctue au cours de la saison de culture en relation avec le régime des pluies, avec des valeurs de 5 à 7 mm j⁻¹ (moyenne glissante sur des périodes de 7 jours) jusqu'à la fin du mois d'août c'est-à-dire pendant la saison des pluies. E v bac augmente à partir du mois de septembre jusqu'à des valeurs qui atteignent 12 mm j⁻¹ mi-octobre certaines journées de fort vent d'harmattan. Les mesures de déficit de pression de vapeur (VPD, "Vapor Pressure Deficit") atmosphérique effectuées en 1995 et '1996 au-dessus des cultures pendant la période des mesures de radrothermométrie infrarouge (Annexe 3-2) ont montré une évolution du VPD parallèle à celle de Ev bac. Une valeur de 2 à 3 kPa est relevée pendant la période des pluies, suivie d'une augmentation jusqu'à 6 kPa en fin de cycle des cultures.

3.2.2. Quantités d'eau reçue pour les différents régimes hydriques

Les apports en eau sur les cultures sont en partie issus des apports par les pluies, et en partie issus des Irrigations (Figure 3-2). On retrouve entre les 3 années, une grande variabilité dans le volume et la répartition des pluies, ce qui constitue une caractéristique générale des conditions pluviométriques des zones sahéliennes et sub-sahéliennes. Les totaux de pluies enregistrés sur la saison de culture ont été de 492 mm en 1994. 575 mm en 1995 et 355 mm en 1996.

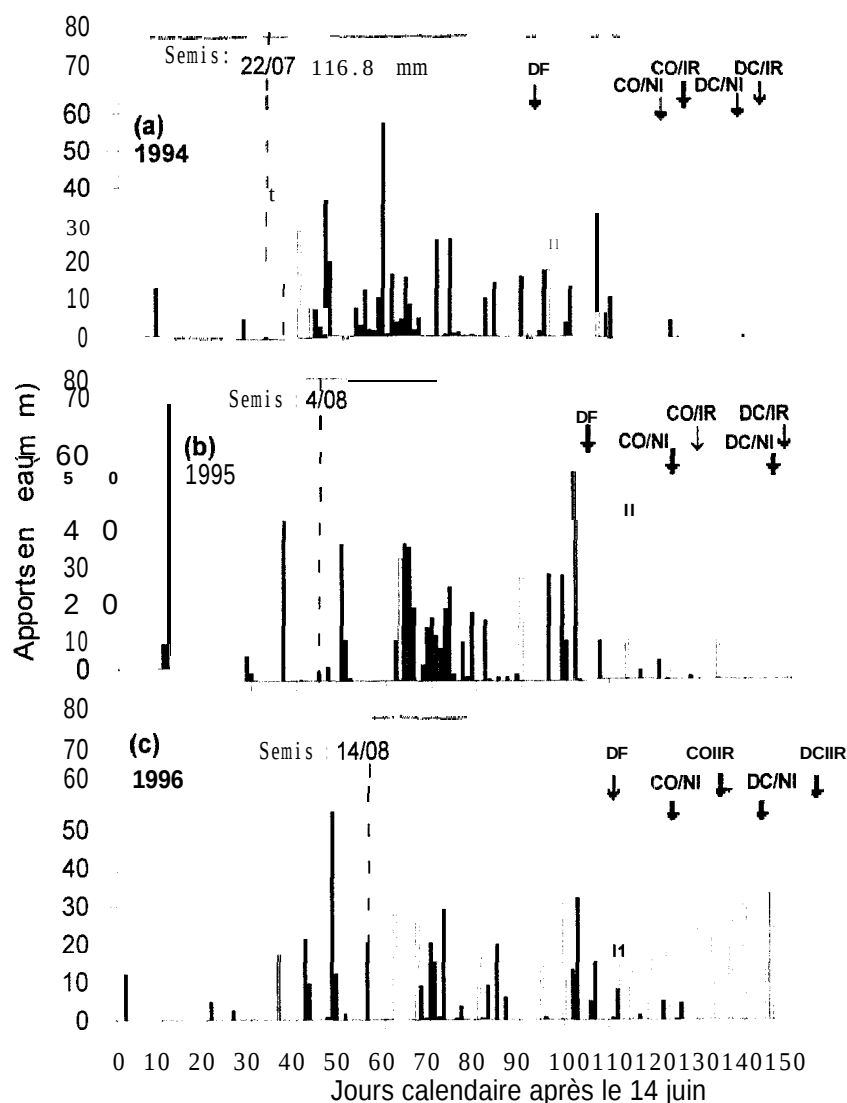


Figure 3-2 : Apports en eau au cours des années 1994 (a), 1995 (b) et 1996 (c).

Apports en eau par les pluies (barres pleines) et les irrigations (barres évidées).
 Pour 1994 les apports des irrigations sont ceux enregistrés à 2 m des asperseurs.
 Date de la première irrigation sur les parcelles irriguées indiquée (II).
 Date de semis figurée par un trait vertical pointillé. Date de début de floraison (DF),
 de "cutout" (CO) et d'ouverture de la première capsule (DC) indiquées par des
 flèches pour les traitements irrigué (IR) et non irrigué (NI).

Tableau 3-1 : Apports en eau dans les expérimentations de 1994, 1995 et 1996.
 Apports avant semis incluant la pluie ou l'irrigation de présemis. Niveaux IR et NI de 1994 définis
 comme les niveaux les plus proches et les plus éloignés des lignes d'asperseurs : niveau IR :
 distance 0.5-3.5 m, et niveau NI : distance 9.5-12.5 m).

Phase du cycle	Quantité d'eau reçue (mm)					
	1994		1995		1996	
	IR	NI	IR	NI	IR	NI
avant semis	28	28	50	50	49	49
entre semis et floraison	373	373	439	439	244	244
entre floraison et récolte	327	152	129	8	310	11
Total général	728	553	618	497	603	304

En 1994, une pluie importante de 117 mm est tombée le 29 juillet, 7 jours après le semis. Les 6 irrigations différentielles ont débuté à 46 jours après levée (JAL) et se sont terminées à 89 JAL. Les sous-parcelles les plus éloignées dans le dispositif d'irrigation différentielle (parcelles NI) se sont trouvées en situation de déficit hydrique à partir de la dernière pluie de 13 mm reçue à la date de 59 JAL. Les totaux, pluies et irrigations, enregistrés aux 4 positions définies par leur distance par rapport aux rangées d'asperseurs ont été de 728 mm (entre 0.5 et 3.5 m de distance des asperseurs, parcelles IR), 710 mm (entre 3.5 et 6.5 m) 649 mm (entre 6.5 et 9.5 m) et de 553 mm (entre 9.5 et 12.5 m parcelles NI) (Tableau 3-1).

Les quantités de pluies reçues et leur répartition dans le cycle ne sont pas les mêmes en 1995 et 1996 (Figure 3-2b et c, Tableau 3-I). Les irrigations sur les parcelles IR ont permis de compenser des différences de hauteur de précipitations entre les deux années, et les totaux des apports sur ces parcelles ont été de 618 (en 1995) et 603 mm (en 1996) répartis entre l'apport de pré-semis et une date d'arrêt (75 et 77 JAL) située peu avant le début d'ouverture des capsules. La répartition de ces totaux entre les périodes pré- et postflorale n'est cependant pas la même. La période préflorale a bénéficié en 1995 de conditions plus favorables comparativement à 1996 (489 mm contre 293 mm). Cette différence interannuelle se retrouve pour les parcelles NI qui n'ont pratiquement pas reçu d'apport d'eau à partir de la floraison des cotonniers (Figure 3-2b et c).

Les régimes hydriques (IR et NI) se distinguent donc chaque année par la quantité d'eau reçue à partir du début de la floraison, mais le volume d'eau total reçu pour chacun d'entre eux est différent d'une année à l'autre compte tenu principalement de la variabilité interannuelle de la pluviométrie de début de cycle.

3.3. Etat hydrique du sol

A partir des étalonnages des comptages neutroniques selon les humidités mesurées par gravimétrie, les profils d'humidité volumique ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) en fonction de la profondeur ont été établis pour chacune des parcelles élémentaires. En 1995 et 1996, les mesures neutroniques ont été effectuées 1 ou 2 fois par semaine entre le semis et la récolte. Les profils hydriques donnés sur la Figure 3-3 sont les profils moyens par régime hydrique des humidités volumiques correspondant à chacune des 2 bornes, MAX et MIN, de calcul de la quantité totale transpirable (TTSW), et les profils obtenus à certaines dates du cycle, semis, début d'émission des boutons floraux, début de floraison et «cutout» des plantes irriguées. Pour l'année 1994, les mesures neutroniques n'ont été réalisées qu'à 3 dates et ont été exploitées à partir des mesures d'enracinement et de stock d'eau maximal réalisées

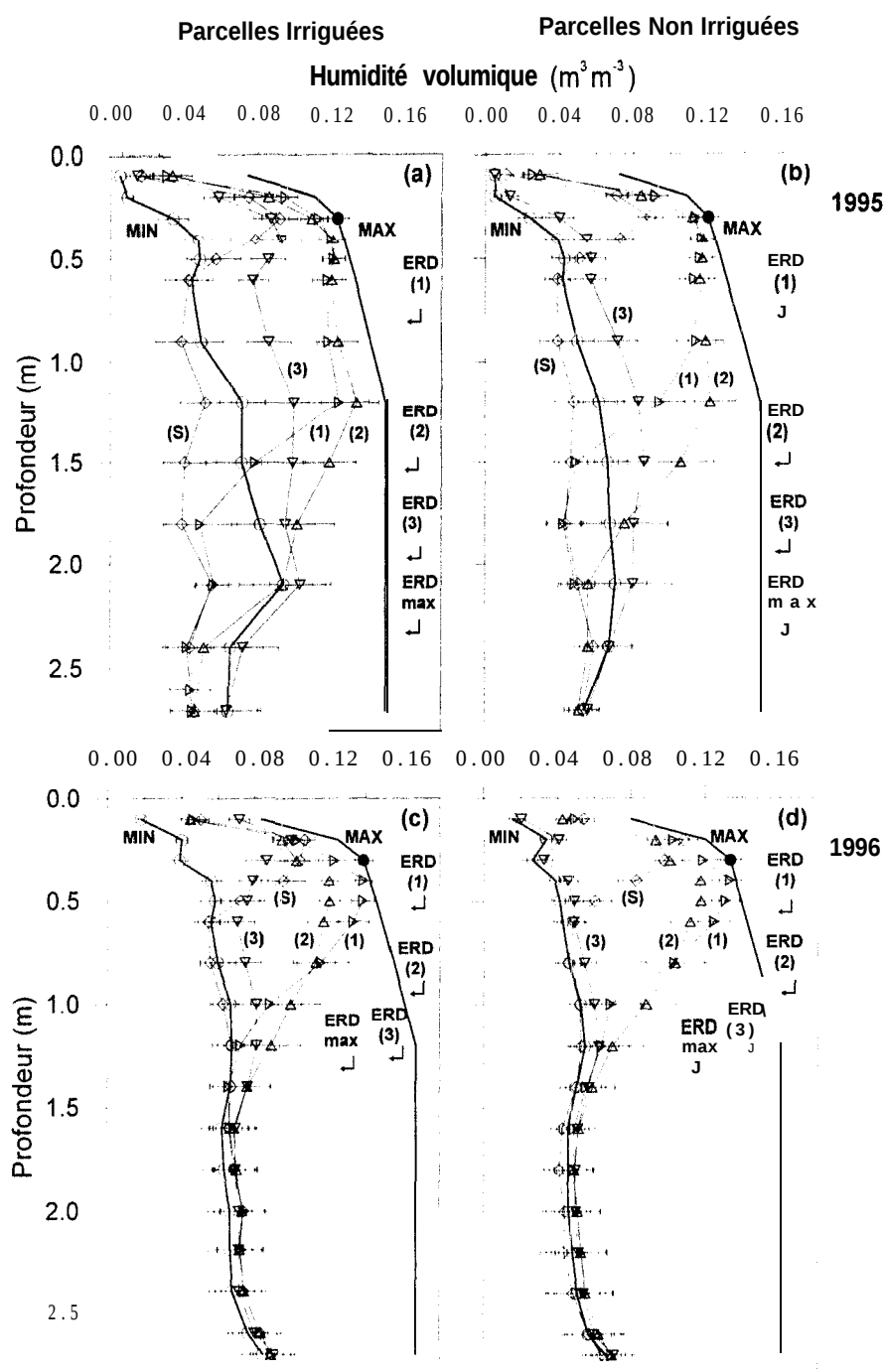


Figure 3-3 : Variation avec la profondeur de l'humidité volumique du soi sur les parcelles irriguées et non irriguées en 1995 et 1996.

Profils moyens au moment du semis (S) et à différentes dates en jours après le levée (JAL):

(1) date proche de l'émission des lers boutons floraux (20 JAL en 1995 et 1996), (2) à la différenciation des régimes hydriques (47 et 41 JAL), (3) date proche du "cutout" des parcelles IR (69 JAL). Chaque point est la moyenne de 10 (1995) et 15 (1996) mesures. Les barres horizontales donnent les intervalles de confiance à $P=0.05$. Les flèches horizontales montrent les valeurs estimées de profondeur effective d'enracinement (ERD) aux dates (1), (2), (3) et sa valeur maximale (ERDmax). MIN: profil des humidités minimales estimées à chaque profondeur pendant les 2 dernières semaines avant la récolte. MAX: profil des humidités maximales à capacité au champ mesurée à 0.3 m et extrapolées pour les autres horizons à partir du profil des points mesurés en laboratoire d'humidité à la capacité au champ.

en 1995 (§ 2.4.3.3).

3.3.1. *Profils d'humidité volumique et bornes de la TTSW*

Les profils au semis se caractérisent par une humectation du sol sur une profondeur d'environ 50 cm, et une humidité proche du point de flétrissement permanent en dessous de cette profondeur. Dans les conditions climatiques de Bambey les cultures sont en effet semées après une période de sécheresse de 8 à 9 mois.

Excepté après des périodes fortement arrosées, la teneur en eau du sol n'a pratiquement jamais atteint la valeur de la capacité au champ (MAX sur la Figure 3-3). La différence marquée entre les répartitions des apports de 1995 et 1996, s'est traduite par des profils d'humidité du sol différents entre les deux années. En comparaison avec le profil au moment du semis, la profondeur d'humectation a atteint le fond des tubes d'accès de sonde à neutrons (2.7 m) sur la plupart des tubes des parcelles IR en 1995, alors que cette profondeur d'humectation était en moyenne de 1.8 m en 1996.

La borne inférieure d'humidité aux différentes profondeurs (MIN sur la Figure 3-3) a été déterminée alors que les plantes IR avaient un développement végétatif maximal, et à un moment où la variation de stock observée après cette date était minimale. Ce profil MIN se caractérise en 1995 par des valeurs d'humidité supérieures aux valeurs observées au semis, indiquant qu'une partie des apports d'eau reçus pendant le cycle n'a pas été utilisée par la culture, même sur les parcelles NI.

3.3.2. *Profondeur maximale d'extraction racinaire et calcul du stock total transpirable*

La profondeur maximale d'extraction racinaire (ERD_{max}) a été déterminée à partir de la comparaison, pour chacune des parcelles, du profil MIN et de la série des profils postérieurs au «cutout» (date 3 sur la Figure 3-3) pour lesquels le stock d'eau du sol n'a plus varié (Annexe Z-2). En 1995 ERD_{max} était en moyenne de 2.3 m, ce qui peut être considéré comme une valeur proche du potentiel d'enracinement des cotonniers annuels (Hearn, 1995). En 1996, ERD_{max} était beaucoup plus faible (1.3 m en moyenne), probablement en raison d'une limitation de la croissance racinaire par l'absence d'eau disponible dans le sol au-delà de cette profondeur. En 1996, année à plus faible pluviométrie le front d'humectation est en effet beaucoup moins profond qu'en 1995 (Figure 3-3). En conséquence, les stocks totaux d'eau transpirable (TTSW) des 2 années, étant calculés sur des profondeurs différentes, ont été de 187 mm en 1995 et 124 mm en 1996. Sur le premier mètre de sol ces stocks d'eau sont cependant très proches : 81 et 94 mm respectivement pour les années 1995 et 1996.

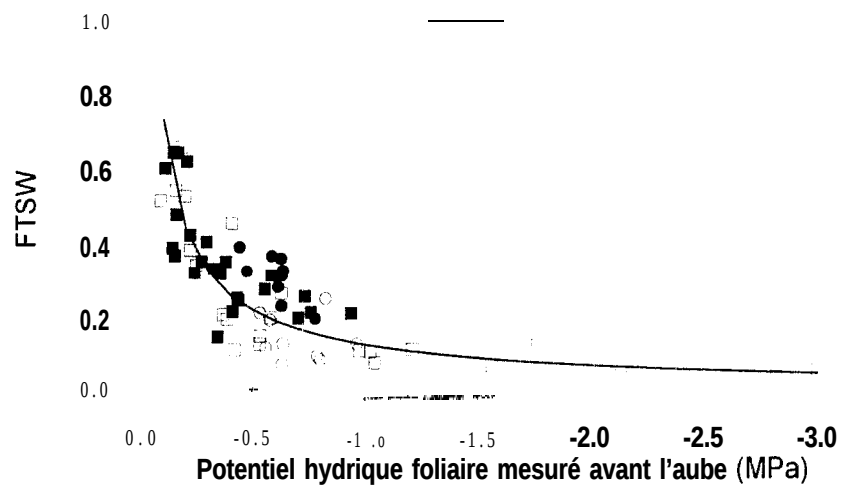


Figure 3-4 : Relation entre la FTSW et le potentiel hydrique foliaire de base
Mesures sur les parcelles irriguées (symboles pleins) et non irriguées (symboles évidés)
en 1995 (cercles) et 1996 (carrés). Chaque point est la moyenne de 2 à 3 mesures de
potentiel hydrique. En 1995 les mesures sont faites sur 5 variétés à 1 date, en 1996
les mesures sont faites sur 5 variétés à 5 dates.
Ajustement: $FTSW = 0.14 * (-Pot.base)^{-0.72}$, (CVe = 18%)

Les profils de teneur en eau du sol des parcelles IR et NI étaient similaires jusqu'à la floraison (comparer les dates 1 et 2 en IR et NI sur la Figure 3-3). La baisse des niveaux d'humidité sur les parcelles NI, après l'arrêt des apports en eau, comparativement aux profils des parcelles IR, a été plus rapide en 1996 qu'en 1995. Ce déficit hydrique a épuisé plus rapidement les réserves hydriques des horizons de surface (jusqu'à 1 m) que des horizons plus profonds (comparer les dates 3 en IR et NI sur la Figure 3-3).

3.3.3, Calcul de la FTSW et relation avec le potentiel hydrique foliaire de base

La fraction d'eau transpirable du sol, FTSW, calculée à partir des mesures d'humidité volumique du sol à différentes profondeurs et de l'estimation de la profondeur d'extraction racinaire (ERD), a été utilisée pour quantifier le niveau de contrainte hydrique subi par la culture (Sinclair et Ludlow, 1986).

La Figure 3-4 montre que la FTSW est reliée au potentiel hydrique foliaire (Ψ_f) de base qui est lui-même représentatif du potentiel hydrique moyen du sol dans la zone racinaire (Dwyer et Stewart, 1984). Sur la Figure 3-4, les 6 plus faibles valeurs de Ψ_f de base comprises entre -1.5 et -3.0 MPa correspondent à la date de mesure de 65 JAL des parcelles NI en 1996 (date proche de la date 3 de la Figure 3-3) qui se situe après une longue période de déficit hydrique (22 jours sans apport d'eau).

Dans le cas des espèces anisohydriques comme le tournesol (Tardieu *et al.*, 1996) et le cotonnier (Guo *et al.*, 1994), le potentiel hydrique foliaire de base peut être utilisé pour quantifier le niveau de déficit hydrique du sol, tel qu'il est perçu par les plantes (Ritchie, 1981a). Il existe une relation linéaire entre Ψ_f de base et la teneur en acide abscissique du xylème, qui est elle-même reliée à la conductance stomatique et au taux de photosynthèse nette (Tardieu *et al.*, 1996 ; et Wery *et al.*, 1997, sur tournesol).

A partir de cette relation de la FTSW avec Ψ_f de base, également trouvée sur pois par Combaud (1996), on peut conclure que la FTSW apporte, pour chaque variété dans chaque régime hydrique, une bonne estimation du niveau du déficit hydrique subi par la plante. Les différences entre années de vitesse et de profondeur maximale d'enracinement (liées aux différences d'apports d'eau), et les différences de TTSW entre parcelles (liées principalement aux différences de texture du sol), sont prises en compte dans le calcul de la FTSW. Ce calcul considéré comme une expression relative du stock d'eau du sol, peut donc par exemple conduire à des valeurs identiques de FTSW, dans le cas de sols différents par la profondeur d'intégration pour les calculs, et par les bornes de la TTSW.

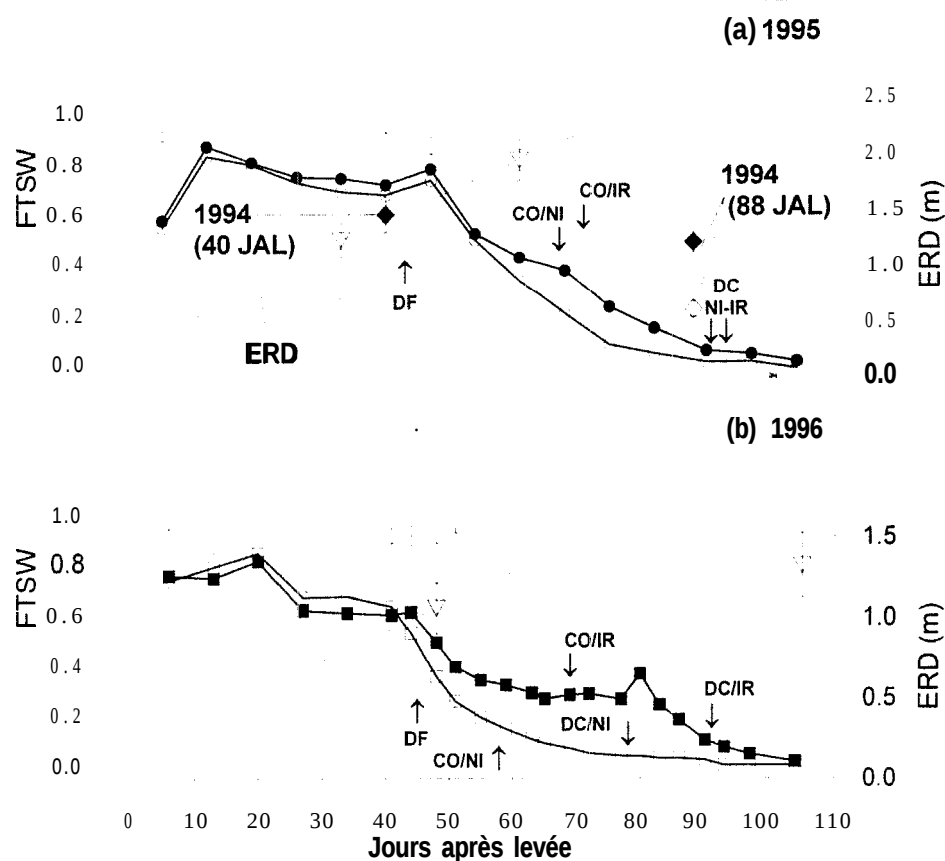


Figure 3-5 : Evolution au cours du cycle de la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW) et de la profondeur effective d'enracinement (ERD) en 1995 (a) et 1996 (b). Valeurs de FTSW en 1994 aux 2 dates de 40 et 88 JAL

Moyennes et ppds ($P=0.05$) des régimes irrigué (IR, symboles pleins) et non irrigué (NI, symboles évidés), sur 10 (1995) et 15 (1996) parcelles.

En 1994 les 2 dates de mesures correspondent au début de la floraison (40 JAL) et 9 jours après le cutout des parcelles irriguées (88 JAL)

La courbe en trait pointillé donne l'évolution de la profondeur effective d'enracinement (ERD) estimée à 3 dates sur les 20 parcelles de 1995 et 2 dates sur les 30 parcelles de 1996. Les flèches indiquent les dates de début de floraison (DF), de cutout (CO) et d'ouverture de la lère capsule (DC).

Les irrigations ont été arrêtées à la date de DF sur les parcelles NI et environ une semaine après le cutout sur les parcelles IR.

3.3.4. Evolution de la FTSW au COUPS du cycle

3.3.4.1. Comparaison des régimes d'irrigation entre les années

Les apports d'eau par les pluies et les irrigations pendant la période préflorale ont maintenu la FTSW sur l'ensemble des parcelles entre 0.7 et 0.8 en 1995 et entre 0.6 et 0.7 en 1996. En 1994 les valeurs de FTSW au semis (sur une profondeur de 0.3 m) et à la floraison (sur une profondeur de 1.5 m) étaient de 0.6 (Figure 3-5). Cette gamme de valeurs (0.6 - 0.8) est généralement considérée comme optimale pour l'état hydrique foliaire, la transpiration et l'expansion foliaire (Lecoeur et Sinclair, 1996 ; Sadras et Milroy, 1996).

Après le début de la floraison, la FTSW baisse rapidement, y compris sur les parcelles irriguées. A la fin de la période d'irrigation, la FTSW des parcelles IR est de 0.48 en 1994, 0.22 en 1995 et de 0.26 en 1996. En 1994 la baisse de FTSW est plus faible que pour les 2 autres années, en raison d'apports d'eau plus importants (§ 3.2.2). La réduction de la FTSW des parcelles irriguées après le début de la floraison résulte de la prospection par les racines d'horizons de sols dont la teneur en eau est faible (comparer ERD aux dates 2 et 3 et les profils correspondant sur la Figure 3-3). Une valeur de FTSW de 0.3 est souvent citée comme une limite en dessous de laquelle le rendement d'une culture de coton commence à être affecté par un déficit hydrique (Cull et al., 1981). Doorenbos et Kassam (1987) proposent pour différentes cultures le calcul d'une fraction « p » de tarissement de la réserve utile d'eau du sol, définie comme étant la limite des prélèvements par la culture dans la réserve hydrique du sol avant que le rapport ETR/ETM ne devienne inférieur à 1. Cette valeur p est fonction de la culture, de la demande évaporative et du sol. Ces auteurs observent que chez le cotonnier, comme chez le sorgho, cette valeur p peut prendre des valeurs assez élevées, avec un chiffre de 0.60 à 0.70 (correspondant à une FTSW de 0.4 à 0.3), pour des ETM de 5 à 6 mm j⁻¹. Après l'arrêt des irrigations, vers 76 JAL, la FTSW des parcelles IR décroît jusqu'à une valeur presque nulle au stade d'ouverture des premières capsules.

On peut donc conclure que les parcelles IR ont subi un déficit hydrique notable pendant la période de floraison, mais qui est conforme aux préconisations d'irrigation sur une plante à croissance indéterminée (Wery, 1996).

L'arrêt des irrigations au début de la floraison sur les parcelles NI, se traduit par une baisse de la FTSW plus rapide en 1996 qu'en 1995, en raison du stock d'eau du sol plus faible à cette date en 1996 (§3.3.1).

En 1994, année à plus forte pluviométrie, la FTSW des parcelles IR (0.48 à la date de 88 JAL), comme celle des parcelles NI (0.21 à la date de 88 JAL), reste plus élevée que

Tableau 3-2 : FTSW moyennes ($\overline{FTSW}$) pendant la période comprise entre le début de la floraison et l'arrêt d'émission de boutons floraux

En 1995 et 1996 les valeurs sont les moyennes des différentes dates de mesure (entre 4 et 7 dates) comprises entre début de floraison et date à laquelle NAWF prend la valeur 5 (arrêt d'émission de feuilles, de boutons floraux et de fleurs utiles). En 1994, les valeurs sont les moyennes des 2 dates de mesures à 40 et 88 JAL

Année	$\overline{FTSW}$	
	Parcelles Irriguées	Parcelles non irriguées
1994	0.54	0.40
1995	0.48	0.42
1996	0.43	0.33

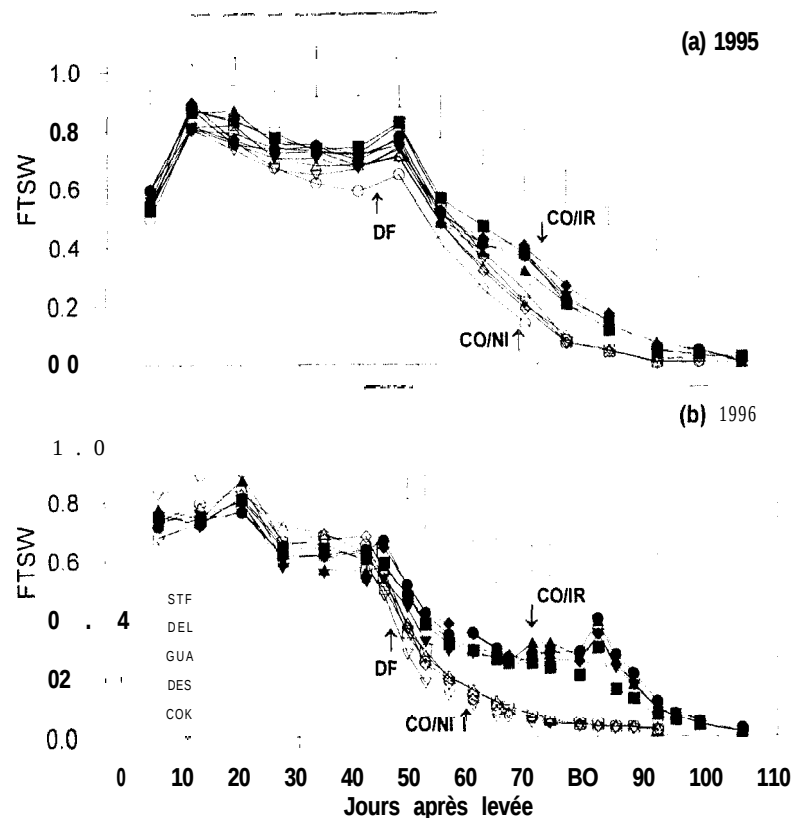


Figure 3-6 : Comparaison des 5 variétés pour l'évolution de la FTSW au cours du cycle en 1995 (a) et 1996 (b)

Moyennes et ppds (P-0.05) sur 2 (1995) et 3 (1996) parcelles sous les régimes irrigué (IR, symboles pleins) et non irrigué (NI, symboles évidés). Les flèches indiquent les dates moyennes de début de floraison (DF) et de cutout (CO).

celle des deux années suivantes (Figure 3-5a).

3.3.4.2. Valeurs moyennes de FTSW pendant la période de floraison utile

La période comprise entre le début de la floraison et l'arrêt d'émission des phytomères (« cutouf »), parfois appelée « période de floraison utile » (Hearn et Constable, 1984a), constitue une période importante pour la détermination du rendement par plante. C'est en effet au cours de cette période que se forment la plupart des sites reproducteurs et que se réalise la plus grande part de l'assimilation du carbone nécessaire à leur développement et à leur remplissage. Dans toutes les situations analysées (variété x régime x année) la FTSW décroît de façon régulière au cours de cette période, ce qui permet de caractériser le niveau de déficit hydrique subi par la plante par la valeur de FTSW moyenne ($\overline{FTSW}$) entre le début de la floraison et l'arrêt d'émission de boutons floraux (Tableau 3-2). Ces valeurs moyennes, calculées pour chaque parcelle élémentaire, seront utilisées dans les chapitres suivants pour analyser les variables indicatives de processus intervenant à une échelle de temps plus longue que la journée.

3.3.4.3. Différences variétales

Bien que des différences significatives de FTSW entre les génotypes aient été trouvées à certaines dates de mesure (2 dates chacune des 2 années, résultats non montrés), l'évolution de la FTSW est identique chez les 5 variétés, en régime IR comme en régime NI (Figure 3-6). En 1995, la variété COK a eu sur les parcelles NI une FTSW régulièrement inférieure à celle des autres variétés (écart non significatif). Sur les parcelles NI en 1996 la variété DES a par contre maintenu une FTSW supérieure aux autres variétés au début de la saison et inférieure en fin de saison après l'arrêt des irrigations.

On peut donc conclure que les génotypes révèlent des différences sur leurs cinétiques de consommation de l'eau du sol. Ce même type de conclusion avait été faite par Wery et al. (1997) en mesurant le Ψ_f de base sur 5 hybrides de tournesol.

3.4. Variables d'état hydrique des plantes et CWSI

L'analyse de la réponse des plantes au déficit hydrique a été conduite à partir des mesures au midi solaire du potentiel hydrique foliaire (Ψ_f), de la teneur en eau relative des feuilles (TER), du potentiel osmotique (π), de la conductance stomatique (g,) et du "Crop Water Stress Index" (CWSI). Le CWSI est principalement relié à la régulation stomatique de la transpiration et à ses effets sur les échanges thermiques du couvert (Jackson, 1982). En raison de son mode de calcul (voir Chapitre 2, §2.5.3), CWSI peut également s'assimiler à

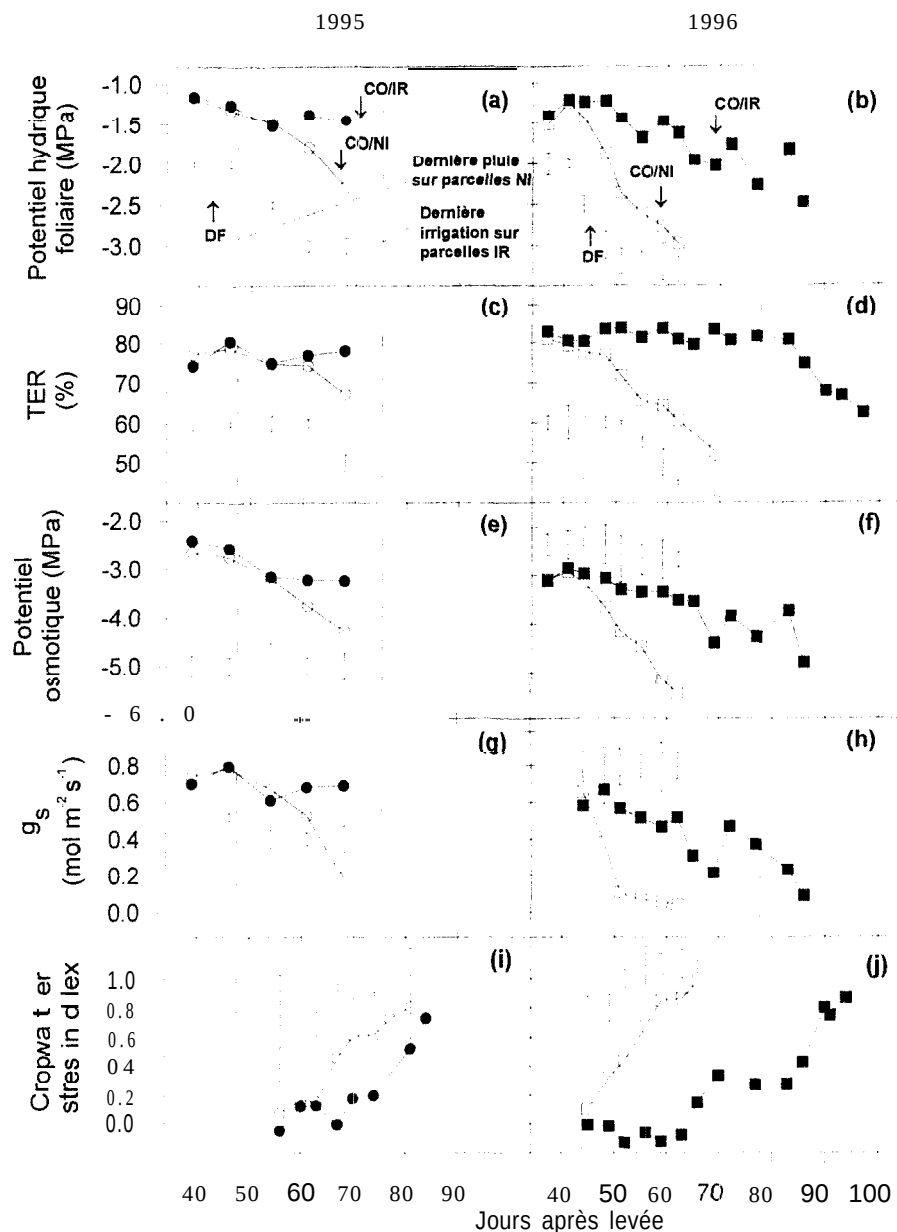


Figure 3-7 : Evolution en fonction du temps du potentiel hydrique foliaire (a et b), de la teneur en eau relative (TER, c et d), du potentiel osmotique (e et f), de la conductance stomatique (g_s , g et h) et du crop water stress index (CWSI, i et j).

Moyennes des régimes irrigué (IR, symboles pleins) et non irrigué (NI, symboles évidés).

Chaque valeur de potentiel, TER et g_s est la moyenne de 40 (1995) ou 45 (1996) mesures (plante x variété x répétition). Chaque valeur de CWSI est la moyenne issue de 4 lectures de température par radiothermométrie sur chacune des 10 (1995) ou 15 (1996) parcelles par régime. Les ppds sont données à $P=0.05$. Les flèches indiquent les dates moyennes de début de floraison (DF) et de cutout (CO). Les traits verticaux pointillés indiquent les dates de dernière pluie sur les parcelles NI et de dernière irrigation sur les parcelles IR.

un indice de satisfaction de besoins en eau de la culture, tel qu'il est classiquement calculé par la formule $(1 - ETR/ETM)$ (Jackson *et al.*, 1981). On a représenté sur la Figure 3-7 les évolutions en fonction du temps (JAL) des valeurs moyennes par régime hydrique de ces 5 variables en 1995 et 1996. Bien que des différences génotypiques significatives aient été mises en évidence pour certaines des variables à certaines dates de mesures (cas en 1996 de Ψ_f aux dates 41, 44, 65 et 86 JAL, de la TER aux dates 59, 62 et 82 et 86 JAL, et de π aux dates 41, 44 et 51 JAL, et cas en 1995 de Ψ_f à la date 39 JAL, résultats non montrés), les évolutions en fonction du temps sont similaires entre les 5 variétés, et aucune interaction entre génotype et régime hydrique n'a été mise en évidence (non montré).

3.4.1. Analyse des variables en conditions irriguées

En 1995 les plantes IR ont maintenu un Ψ_f supérieur à -1.5 MPa jusqu'au stade d'arrêt d'émission des phytomères (CO, Figure 3-7a). Sur cette période le CWSI est maintenu en dessous d'une valeur de 0.3 (Figure 3-7i). Cette valeur de CWSI de 0.3 a été retenue comme un indicateur de stress hydrique et est utilisée comme une valeur seuil pour le pilotage des irrigations (Reginato, 1983; Husman et Garrot, 1992, sur coton, Garrott *et al.*, sur blé, 1994).

En 1996, les plantes IR, ont subi pendant la période des irrigations un certain niveau de contrainte hydrique comme le montrent les baisses de Ψ_f (Figure 3-7b) et de g_s (Figure 3-7h). Ces baisses se font de manière plus ou moins parallèle avec la baisse de FTSW (Figure 3-5). A peu près au même moment dans la saison la FTSW baisse en dessous de 0.4, les E_v augmentent (Figure 3-1), et Ψ_f passe (Figure 3-7b) sous des niveaux généralement considérés comme des niveaux indicateurs de stress hydrique : -1.8 à -2 MPa (Grimes et Yamada, 1982).

Sur ces mêmes parcelles (IR-1996) on constate que la teneur en eau relative se maintient à un niveau inchangé autour de 80% jusqu'à la date de 85 JAL (Figure 3-7d). Le maintien de TER (traduisant un maintien du volume cellulaire) en conditions de baisse de Ψ_f est habituellement associé à un maintien de potentiel de turgescence résultant d'un ajustement osmotique (Sinclair et Ludlow, 1986; Lecoeur *et al.*, 1992). Néanmoins cette analyse n'est justifiée que si l'élasticité des parois cellulaires reste constante ce qui n'est pas toujours vérifié dans notre cas car les mesures peuvent avoir été faites sur des feuilles n'ayant pas complètement achevé leur expansion.

Sur les plantes irriguées, et dans la période où la TER se maintient malgré la baisse de Ψ_f l'ajustement osmotique peut ainsi être calculé par la variation de potentiel hydrique total (Lecoeur *et al.*, 1992). On trouve ainsi un ajustement osmotique de 0.5 à 1 MPa,

légèrement supérieur aux valeurs obtenues par Oosterhuis et Wulschleger (1987) et Turner *et al.* (1986). Le potentiel osmotique suit chacune des 2 années une variation exactement comparable à celle de Ψ_f (Figure 3-7e et f), ce que montre la corrélation étroite ($r^2 = 0.90$) entre ces 2 variables (Annexe 3-3). Nos mesures de potentiel hydrique et de potentiel osmotique ne permettent cependant pas de calculer un potentiel de turgescence car le potentiel osmotique est mesuré sur l'eau contenue dans les feuilles après destruction des tissus, alors que le potentiel hydrique est mesuré, à la chambre à pression, sur l'eau contenue dans le xylème.

L'ajustement osmotique, et le maintien de la TER qui en résulte, est reconnu comme un mécanisme important pour le maintien des activités métaboliques dans les racines et dans les feuilles (Sinclair et Ludlow, 1986), particulièrement pour les plantes anisohydriques comme le cotonnier qui sont soumises à de fortes baisses du potentiel hydrique total (Oosterhuis et Wulschleger, 1987).

Entre 65 et 70 JAL en 1996 Ev bac et le VPD augmentent de façon importante (§3.2.1). Après cette date on observe une baisse de g_s et CWSI devient supérieur à 0.3. Les effets liés au déficit hydrique du sol (estimé par la FTSW) sont alors probablement accentués. après cette date, par les effets liés à une plus forte demande évaporative.

3.42. Variation en régime non irrigué

Sur les parcelles NI en 1996, l'arrêt des irrigations a induit une variation rapide de chacune des variables, comparativement aux parcelles IR. En moins de 15 jours, g_s baisse jusqu'à 10% de sa valeur initiale (Figure 3-7h) et CWSI (Figure 3-7j) augmente de près de 10 fois, indiquant que les plantes subissent un stress hydrique sévère. Sur ces plantes la transpiration a pratiquement cessé et le couvert a une température de 3°C supérieure à celle de l'air (Annexe 3-2), alors que les couverts des plantes IR sont à la même date de 6°C en dessous de la température de l'air. Compte tenu de la relation entre la conductance stomatique et la photosynthèse (Ephraïm *et al.*, 1990 ; Katerji et Bethenod, 1997) et des effets négatifs des hautes températures sur la photosynthèse (Guilioni, 1997) il est probable que le gain net journalier de carbone devient rapidement nul sur les plantes non irriguées.

En 1995, la différence entre les plantes IR et NI est moins marquée qu'en 1996, pour les 5 variables (Figure 3-7a, c, e, g et i), ce qui est en accord avec la plus faible différence observée entre les FTSW des régimes IR et NI en 1995 par rapport à 1996 (Figure 3-5).

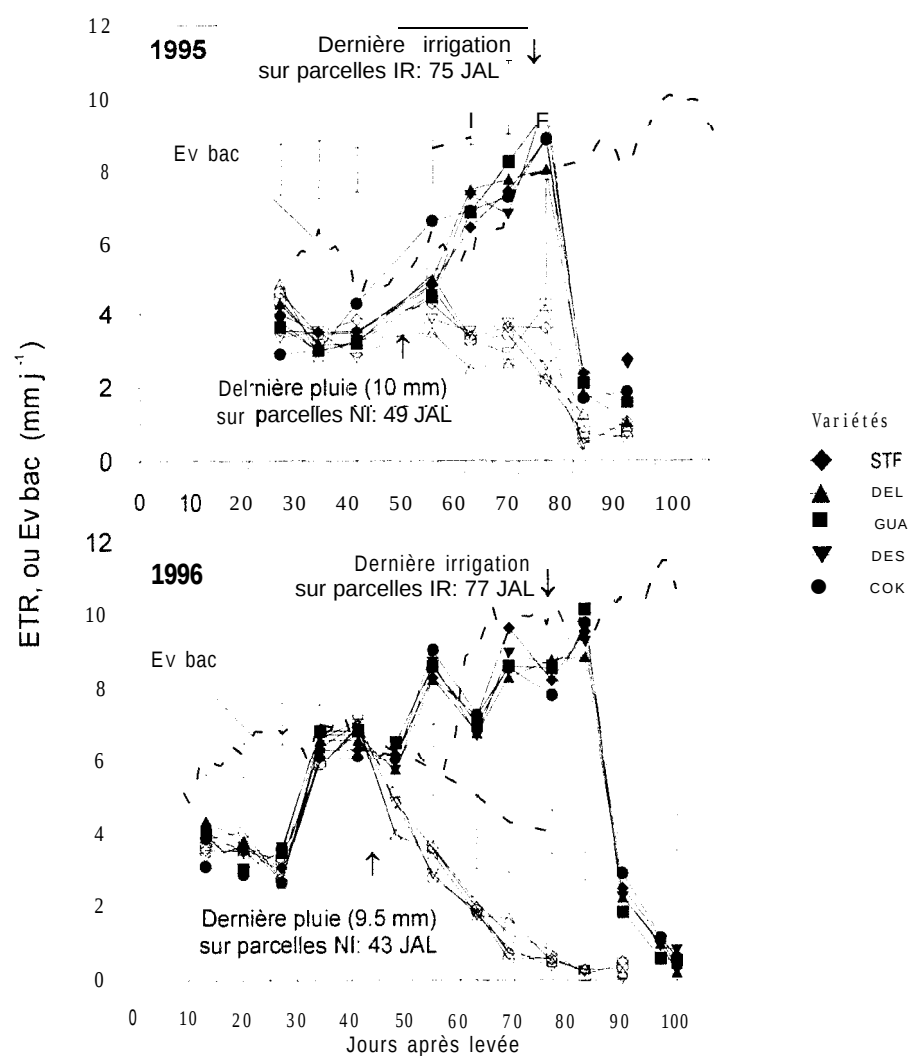


Figure 3-8 : Variation par variété et régime hydrique des ETR journalières en 1995 et 1996, calculées sur des périodes de 7 jours. Evaporation en bac classe A: moyenne glissante par périodes de 7 jours (trait pointillé). Moyennes et ppds ($P=0.05$) sur 2 (1995) et 3 (1996) parcelles sous les régimes irrigué (IR, symboles pleins) et non irrigué (NI, symboles évidés). Les flèches indiquent les dates des dernières pluie ou irrigation.

3.5. Evapotranspiration journalière du couvert

L'évapotranspiration réelle (ETR) du couvert a été calculée à pas de temps journalier par bilan hydrique à partir des variations de stock en eau du sol. L'ETR représente le cumul sur la journée des pertes d'eau par transpiration de la plante et évaporation à la surface du sol. Sur les parcelles IR, les ETR peuvent être assimilées à l'évapotranspiration maximale du couvert (ETM), du moins jusqu'au début de la floraison, puisque la culture ne subit pas de déficit hydrique important avant ce stade. Ces valeurs d'ETM sont d'abord inférieures aux valeurs d'Ev bac, puis les dépassent à environ 50 JAL (Figure 3-8). On retrouve ainsi l'augmentation, au cours du cycle, du coefficient cultural k (rapport ETM/ET_0 , ET_0 étant l'évapotranspiration de référence mesurée dans nos conditions par Ev bac). L'évolution de ce rapport au cours du cycle est principalement liée à l'évolution de l'indice foliaire, comme le montrent par exemple les travaux de Combaud (1996) sur pois. Une valeur légèrement supérieure à 1 est atteinte entre 54 et 61 JAL en 1995 et entre 48 et 55 JAL en 1996, soit à une date proche de la date à laquelle le LAI prend sa valeur maximale. En fonction des conditions de mesure et des variétés, la valeur maximale du coefficient cultural chez le cotonnier est de 1.1 à 1.25 (Dancette, 1983 ; Doorenbos et Kassam, 1987 ; Phene et al., 1992). Pour l'année 1996, les ETR des parcelles IR ne dépassent les Ev bac qu'au cours d'une des semaines de mesures, ce qui traduit l'existence d'un certain niveau de contrainte hydrique sur ces parcelles, comme l'avait montré la variation de la FTSW (§ 3.3.4).

Sur les parcelles NI, l'ETR baisse rapidement après l'arrêt des apports d'eau (Figure 3-8). Le rapport ETR/ETM , qui traduit le niveau de satisfaction des besoins en eau de la culture, a été calculé à partir des mesures d'ETR et d'une estimation de l'ETM (§ 3.6), l'ETR des cultures irriguées ne pouvant servir de référence d'évapotranspiration maximale au-delà du début floraison puisque ces cultures subissent un déficit hydrique (§ 3.3.4). Les évapotranspirations maximales (ETM) ont été estimées pour les parcelles IR et NI à partir du produit des valeurs d'Ev bac mesurées sur les mêmes périodes par des valeurs de coefficients culturaux modifiés (Dancette, 1983). Les coefficients culturaux servant à calculer les ETM sont modifiés de façon à (i) tenir compte de la décroissance rapide de l'indice foliaire en fin de cycle sur les parcelles IR, et (ii) estimer les ETM des parcelles NI en tenant compte de la différence de surface foliaire par rapport à celle de parcelles bien irriguées. Les ETM utilisées dans le cas des parcelles NI pour calculer le rapport ETR/ETM (§ 3.6.1.2 et Figure 3-10), sont basées sur le calcul d'un coefficient cultural corrigé par le rapport des efficacités d'interception du rayonnement des parcelles NI et IR (mesurées en 1996, Chapitre 4, § 4.4, et estimées en 1995).

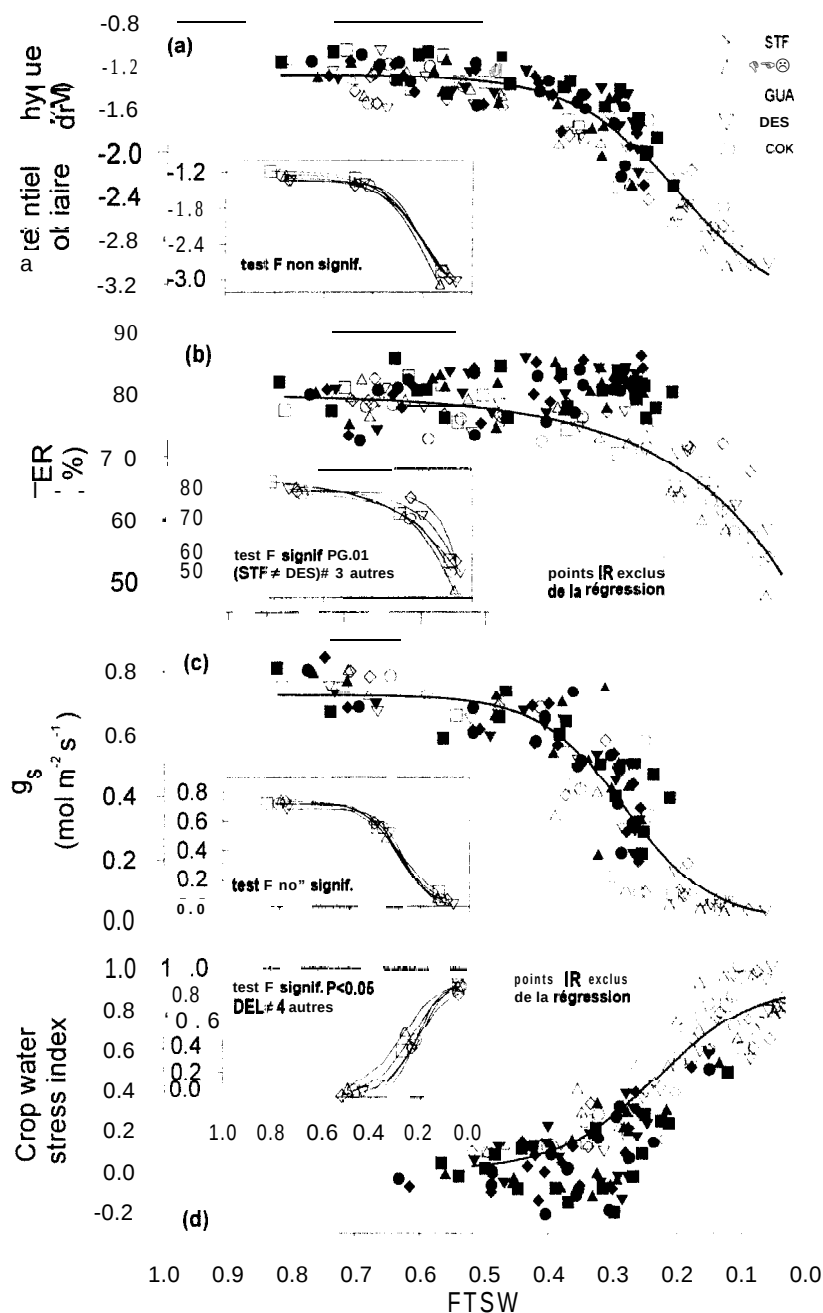


Figure 3-9 : Relation entre le fraction d'eau transpirable du sol (FTSW) et le potentiel hydrique à midi (a), la teneur en eau relative des feuilles (TER, b), la conductance stomatique (gs, c) et le crop water stress index (CWSI, d).

Moyennes par variété en régime Irrigué (symboles pleins) et Non Irrigué (symboles évidés) en 1995 et 1996. Chaque point de pot.hyd., TER et gs est la moyenne de 8 (1995) ou 9 (1996) mesures faites sur chaque variété. Chaque point de CWSI est la moyenne de 4 lectures de température par radiothermométrie sur chacune des 2 (1995) ou 3 (1996) parcelles par variété x régime. La FTSW correspondante est la moyenne de 2 (1995) ou 3 (1996) parcelles. Les ajustements ont utilisés différents modèles de régression non linéaire:

$$\begin{aligned} \text{Pot.hyd} &= -3.46 + 2.20 / (1 + \exp(-(FTSW - 0.2) / 0.085)) \quad (\text{CVe} = 11.0\%) \\ \text{TER} &= 43.46 + 36.21 * (1 - \exp(-(FTSW * 5.62))) \quad (\text{CVe} = 4.4\%) \\ \text{gs} &= 0.72 / (1 + \exp(-(FTSW - 0.28) / 0.07)) \quad (\text{CVe} = 21.6\%) \\ \text{CWSI} &= 0.92 / (1 + \exp(-(FTSW - 0.23) / -0.07)) \quad (\text{CVe} = 23.5\%) \end{aligned}$$

Les figures en insert donnent les régressions par variable obtenues sur chacune des variétés en utilisant le même type d'équation. Les modèles regroupant l'ensemble des points ont été comparés (Test F de Snedecor) soit aux 5 modèles individuels des variétés soit à des sous groupes de ceux-ci.

3.6. Réponses des variables d'état hydrique et de l'évapotranspiration journalière à l'état hydrique du sol (FTSW)

3.6.1. Réponses globales des variables

3.6.1.1. Variables d'état hydrique des plantes

Bien que l'état hydrique du sol (profondeur d'humectation et profondeur d'extraction racinaire) et la vitesse de dessèchement du sol soient différentes entre années, entre régimes d'irrigation, et entre parcelles élémentaires, la FTSW permet d'analyser de façon globale l'ensemble des résultats obtenus pour une variable mesurée sur la plante. Pour chacune de ces variables nous avons représenté la valeur moyenne de chaque combinaison de date de mesure, de variété et de régime hydrique, en fonction de la FTSW mesurée le même jour. On peut en effet faire l'hypothèse que le stock d'eau du sol (et donc la FTSW) ne varie pas au cours des quelques heures séparant la mesure d'humidité du sol et les mesures réalisées sur la plante. Dans le cas de CWSI les deux types de mesures n'étaient pas toujours faites le même jour, et la FTSW a été calculée par interpolation linéaire entre les mesures des 2 dates encadrant la date des mesures de température de couvert,

Dans le cas de Ψ_f (Figure 3-9a) et de g_s (Figure 3-9c), les points des parcelles IR et NI ont été inclus dans la régression non linéaire, car les différentes dates de mesures de toutes ces parcelles pouvaient s'analyser dans une relation commune. Pour la TER (Figure 3-9b) nous avons vu dans le paragraphe précédent que le déficit hydrique modéré et progressif des parcelles IR en 1996, et dans une moindre mesure en 1995, a conduit à la mise en place d'un ajustement osmotique assurant un maintien de la TER. En conséquence les valeurs de TER sont supérieures pour des plantes IR, par rapport à des plantes NI soumises au même niveau de dessèchement du sol le jour de la mesure (même valeur de FTSW) mais pour lesquelles ce déficit hydrique s'est établi plus rapidement. On sait en effet que l'ajustement osmotique n'est vraiment efficace pour assurer un évitement de la déshydratation (maintien de la TER) que si le dessèchement du sol est modéré et lent (Lecoeur *et al.*, 1992). Les points de ces parcelles NI n'ont donc pas été inclus dans la régression entre la TER et la FTSW. Dans le cas du CWSI (Figure 3-9d), seuls les points des parcelles NI ont également été pris en considération en raison de la dispersion importante des valeurs autour des faibles valeurs de CWSI. Une telle dispersion liée à une moindre précision de la mesure de CWSI dans la gamme des faibles VPD a été signalée par Idso *et al.* (1981a).

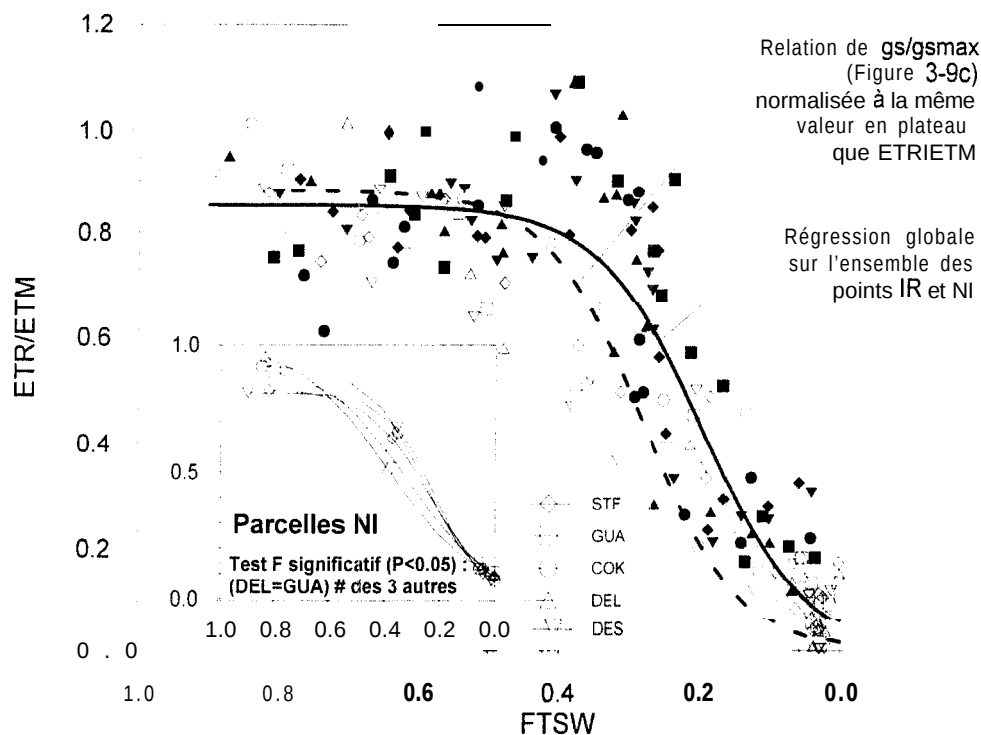


Figure 3-10 : Relation entre ETR/ETM et la FTSW. Parcelles irriguées (symboles pleins) et parcelles non irriguées (symboles évidés) en 1995 (noir) et 1996 (rouge).

Mesures à 6 dates à partir de 26 JAL en 1995 et à 13 dates à partir de 20 JAL en 1996.

La régression globale (en trait plein) figurant la relation globale de ETR/ETM avec la FTSW est la suivante : $ETR/ETM = 0.85 / (1 + \exp(-(FTSW - 0.195) / 0.075))$, $CVe = 23\%$, et l'écart entre variétés est non significatif.

La régression obtenue dans le cas de la conductance stomatique, gs (Figure 3-9c) est reportée en normalisant les valeurs de gs à une valeur maximale (trait pointillé).
Insert: La figure en insert présente les régressions obtenues sur les parcelles NI pour chacune des variétés (Test F significatif à $P < 0.05$). La régression obtenue sur ces seules parcelles NI est la suivante: $ETR/ETM = 0.89 / (1 + \exp(-(FTSW - 0.28) / 0.13))$, $CVe = 20\%$.

Les ajustements logistiques ont permis de générer des équations comparables à celles obtenues sur différentes espèces de légumineuses (Sinclair et Ludlow, 1986 ; Lecoœur et Sinclair, 1996), sur le riz (Wopereis et al., 1996) et sur d'autres cultures (Sadras et Milroy 1996). Sur cotonnier Rosenthal et al. (1987) ont relié le niveau de transpiration de plantes cultivées en pots à la FTSW. Dans ce cas l'ajustement proposé comprend un plateau suivi d'une phase de décroissance linéaire, avec un seuil à une valeur de FTSW de 0.25. A l'inverse, Hearn et Constable (1984b), trouvent que Ψ_f et le taux de photosynthèse nette baissent de façon graduelle avec la FTSW sans qu'une valeur seuil puisse être définie. Dans notre cas, chaque variable se maintient à un niveau à peu près constant jusqu'à un niveau de FTSW de 0.4 à 0.5, à partir duquel la baisse est rapide. Cette valeur seuil de FTSW ne peut cependant pas être généralisée à des conditions pédoclimatiques différentes car elle dépend probablement de l'enracinement de la plante, du type de sol et de la demande évaporative (Hearn, 1995 ; Sadras et Milroy, 1996). Si les deux premiers éléments sont pris en compte, au moins en partie, dans le calcul de la FTSW, le troisième ne peut pas y être intégré.

3.6.1.2. Evapotranspiration journalière relative (ETR/ETM)

Comme précédemment la FTSW permet d'analyser de façon globale l'ensemble des résultats des 2 années 1995 et 1996 (Figure 3-10). Malgré un ajustement satisfaisant pour l'ensemble des parcelles, les parcelles NI et IR se distinguent à certaines dates. Les parcelles IR maintiennent un niveau de transpiration relative plus élevé que les parcelles NI lorsque FTSW baisse. Cette différence entre régimes hydriques, déjà mentionnée pour la TER et le CWSI (Figure 3-9) peut s'expliquer par le fait que la contrainte hydrique subie par ces 2 groupes de parcelles ne s'établit pas avec la même vitesse. L'ajustement reliant le rapport ETR/ETM à la FTSW (Figure 3-10) est du même type que celui appliqué dans le cas du CWSI (Figure 3-9d), et les paramètres des équations sont peu différents :

$$\text{CWSI} = 0.92 / (1 + \exp(-(FTSW - 0.23) / -0.07))$$

$$\text{ETR/ETM} = 0.85 / (1 + \exp(-(FTSW - 0.20) / 0.08))$$

Ceci confirme que le CWSI est un bon indicateur du niveau de satisfaction des besoins en eau (§ 3.4).

Le niveau de transpiration moyenne relative décroît de façon importante à partir d'un niveau de FTSW de 0.3-0.4, c'est-à-dire un peu plus tard que la conductance stomatique (Figure 3-10). Cela peut résulter du fait que l'ETR est le cumul des pertes d'eau sur la Journée alors que la mesure de conductance est une mesure instantanée réalisée au midi

solaire. La conductance stomatique peut donc être réduite au midi solaire, sans que l'effet sur l'ETR journalière soit notable. Plus le déficit hydrique est important plus la régulation stomatique opère sur une plus grande partie de la journée

3.6.2. Comparaison des variétés pour leurs réponses au dessèchement du sol

La Figure 3-9 et la Figure 3-10 offrent un cadre d'analyse pour la comparaison des réponses génotypiques au déficit hydrique, en séparant l'analyse liée à la vitesse de dessèchement du sol (estimée par la variation sur l'axe des X ; FTSW) et l'analyse de la réponse au dessèchement du sol (estimée par l'équation de la courbe d'ajustement).

Les analyses de variance aux différentes dates ont permis de mettre en évidence des différences génotypiques à différentes dates pour la TER et ψ_f . Chez le cotonnier, plusieurs auteurs ont mis en évidence des différences entre variétés pour g_s (Leidi et al., 1993), le taux de photosynthèse nette (Pettigrew et al., 1993 ; Pettigrew et Meredith, 1994 ; Leidi et al., 1993), ou la température de couvert (Hatfield et al., 1987). Ces différences un jour donne sont néanmoins difficiles à interpréter car elles peuvent résulter à la fois de différences de consommation en eau du sol et de différences de réponse au dessèchement du sol (Ray et al., 1997 ; Wery et al., 1997). Par exemple le maintien d'un meilleur état hydrique foliaire chez certains génotypes (notamment par ajustement osmotique) n'est pas nécessairement le reflet d'une meilleure tolérance à la déshydratation, mais peut être le résultat d'une transpiration plus faible dans la période précédant la mesure (Wery et al., 1997).

Les régressions des Figures 3-9 et 3-10 précédemment établies sur l'ensemble des points ont été reprises pour chacune des variables en testant l'existence de modèles uniques ou distincts entre les variétés (Chapitre 2, § 2.8). Aucune différence significative n'a été trouvée entre les variétés pour les relations entre Ψ_f ou g_s et la FTSW. Dans le cas de la TER (test F significatif à $P=0.01$), du CWSI ($P=0.05$) et de ETR/ETM des parcelles NI, les réponses individuelles de 1 ou 2 des variétés diffèrent significativement des autres (Figures 3-9b et 3-9d, et Figure 3-10). La relation entre TER et FTSW permet de classer les variétés pour leur capacité d'évitement de la déshydratation (maintien de l'état hydrique foliaire) STF>DES>DEL, COK. et GUA. La supériorité de la variété STF pour ce caractère ne résulte pas d'une plus grande sensibilité des stomates au dessèchement du sol (la relation de g_s avec la FTSW ne diffère pas entre les variétés, Figure 3-9c), ni d'une baisse plus importante de transpiration chez cette variété (Figure 3-10). Elle pourrait par contre s'expliquer par une plus forte capacité d'ajustement osmotique chez cette variété (ce que nous n'avons pas pu vérifier à partir de nos mesures) ou par une plus grande capacité d'absorption d'eau.

Pour la variété DEL, on observe une augmentation significativement plus rapide du

CWSI en fonction du dessèchement du sol (FTSW), par rapport aux autres variétés (Figure 3-9d). Cette variété est par ailleurs la plus sensible au dessèchement du sol en ce qui concerne l'état hydrique foliaire (TER, Figure 3-9b et Ψ_f , Figure 3-9d). La sensibilité plus grande des indicateurs mesurés au midi solaire de la variété DEL à la FTSW, est confirmée par la baisse plus rapide du rapport ETR/ETM (Figure 3-10). La variété GUA suit, mais à un degré moins marqué. les mêmes cinétiques de réponse à la FTSW que celles de DEL.

3.7. Conclusion

- Les mesures d'humidité du sol et le calcul de la FTSW ont permis de prendre en compte l'hétérogénéité des conditions d'état hydrique du sol rencontrées dans nos essais :
 - hétérogénéité de la texture du sol entre parcelles et en fonction de la profondeur (§ 2.1.1). Cette variabilité de texture explique en partie la variabilité observée pour une même année sur les bornes inférieure et supérieure de calcul de la TTSW.
 - conditions d'alimentation hydrique non reproduites entre années, le même traitement hydrique (IR ou NI) ne produisant pas le même niveau de déficit hydrique, compte rendu des différences de pluviométrie entre années. A l'extrême les plantes du traitement NI de 1994 (année la plus pluvieuse) ont subi un état hydrique du sol plus favorable que celui des plantes du traitement IR des deux années suivantes (Figure 3-5, date 88 JAL de 1994).
 - profondeur effective d'extraction racinaire différente d'une année à l'autre en fonction de la profondeur d'humectation du sol, elle-même dépendante de la pluviométrie (Figure 3-3).
 - quantités d'eau consommée et état hydrique du sol différents à une date donnée, selon les géotypes. Dans notre étude ces différences étaient minimisées par le choix de variétés très proches pour la phénologie (début floraison) et pour la morphologie foliaire, mais des différences plus fortes existeraient probablement si l'on comparait des espèces différentes ou des géotypes très contrastés au niveau morphologie et phénologie (voir par exemple les travaux de Ray et al., 1997, sur maïs, et de Serena, 1997, sur riz).
- La relation de la FTSW avec le potentiel hydrique foliaire de base, montre que la variable FTSW apporte une indication du /potentiel hydrique moyen du sol dans la zone prospectée par les racines, et permet d'estimer le niveau de contrainte hydrique subie sur chacune des parcelles.

- Les variations, au cours du cycle, et les différences entre régimes hydriques et génotypes pour les variables d'état hydrique de la plante, s'interprètent principalement à partir du niveau de dessèchement du sol et d'une relation entre la FTSW et chacune des variables (Figures 3-9 et 3-10). Pour la conductance stomatique ou le potentiel hydrique foliaire, la même relation peut être appliquée aux 5 génotypes étudiés. Ceci confirme les résultats obtenus par Wery et al. (1997) sur tournesol et Borel et al. (1997) sur orge qui concluaient à l'absence de variabilité génétique pour la réponse des stomates au dessèchement du sol. Cette analyse de covariance en fonction de la FTSW met par contre en évidence des différences significatives entre variétés pour la réponse au dessèchement du sol de variables caractérisant la TER, le CWSI et le rapport ETR/ETM. Le calcul de la FTSW ou la mesure du potentiel de base et les relations du type de celles des Figures 3-9 et 3-10 fournissent ainsi un cadre d'analyse des réponses de différents génotypes à un déficit hydrique du sol. Ce cadre peut être utilisé aussi bien dans des expérimentations en conditions contrôlées (exemple de Ray et Sinclair, 1997, sur 2 hybrides de maïs), que dans des études en plein champ, avec des conditions d'alimentation hydrique très difficiles à contrôler.
- Nos résultats confirment l'intérêt de la TER dans le cadre de programmes de sélection pour l'adaptation au déficit hydrique. Cette variable est en effet reliée à l'activité métabolique des feuilles matures (Sinclair et Ludlow, 1985), notamment l'assimilation du CO₂. Elle est mesurable sur un nombre important de génotypes et nous avons pu mettre en évidence des différences génotypiques dans sa relation avec l'état hydrique du sol. Schonfeld et al. (1988), dans une étude génétique sur blé, mettent en évidence un contrôle génétique de la TER par des gènes à effets essentiellement additifs, et trouvent une héritabilité élevée de 0.64 en situation de déficit hydrique croissant. Teulat et al. (1997) ont par ailleurs identifié, chez l'orge, des QTL associés à la TER mesurée sur des plantes soumises à un niveau identique de dessèchement du sol.
- Les mesures de température de couvert par téléthermométrie infrarouge, et le calcul d'un CWSI, offrent également des perspectives d'utilisation en sélection. Comme pour la TER, la méthodologie est en effet suffisamment simple de mise en oeuvre, pour permettre de compenser la forte sensibilité de ces mesures aux conditions climatiques. Il y a, d'après nos résultats, une similitude des réponses à la contrainte hydrique du sol du CWSI avec les autres variables mesurées au midi solaire, ou avec un indice de transpiration relative estimé à l'échelle de la journée (rapport ETR/ETM). Différents auteurs ont mis en évidence des relations entre le CWSI et d'autres indicateurs de stress hydrique comme le

potentiel hydrique foliaire (Jackson, 1982; Reginato 1983; Howell et *al.*; 1984a, Jackson 1991), ou la conductance stomatique (Reginato, 1983). Des relations (corrélations négatives) ont aussi été trouvées entre le CWSI, ou une valeur moyenne de CWSI sur le cycle, et le rendement (Howell et *al.*, 1984a ; Wanjura et *al.*, 1990a). Cook et El Zik (1988) ont expliqué la variabilité du rendement de 6 variétés de coton à partir des températures de couvert à une date donnée pendant la floraison. Une approche plus adaptée au criblage d'un grand nombre de lignées a été proposée par Blum (1988) sur blé. Elle consiste à juger des lignées en grand nombre (jusqu'à 500 lignées par heure) sur le critère de **température** de couvert et sur une base comparative, en intercalant de façon régulière un témoin pendant les mesures. Avec le CWSI, on prend en compte une partie de la variation environnementale au **travers** du VPD, mais l'utilisation du CWSI nécessite l'établissement préalable de la relation en conditions optimales (« non water stress base line ») à différents stades de la culture, et éventuellement pour chaque génotype, entre la différence de température couvert-air et le VPD.

4. CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT VEGETATIF

4.1. Introduction

4.1.1. Contribution de la surface foliaire au comportement d'un génotype en conditions sèches

L'absorption du rayonnement solaire par la surface foliaire d'un couvert végétal est l'élément essentiel de l'évolution de la production de biomasse au cours du cycle (Monteith, 1977 ; et Chapitre 6) :

$$\sum MS_j = \sum Eb * (Ea * PAR_0) \quad (\text{Eq. 4-1})$$

- MS, matière sèche totale aérienne produite le jour j (g m^{-2}).
- Eb efficacité biologique ou efficacité de la conversion du rayonnement absorbé en matière sèche (g de MS par MJ de PAR absorbé), ou « Radiation Use Efficiency » (RUE). Eb dépend de l'espèce et varie avec le stade de développement. Eb prend une valeur maximale ($Eb_{\max}$) de 2 à 3 chez les plantes en C3.
- PAR_0 rayonnement solaire journalier incident utile à la photosynthèse.
- Ea efficacité d'absorption du rayonnement, fonction de l'indice foliaire et du type de feuille :

$$Ea = Ea_{\max} * (1 - \exp(-k * LAI)) \quad (\text{Eq. 4-2})$$

- $Ea_{\max}$ efficacité d'absorption maximale, fonction de la réflectance du couvert.
- k coefficient d'extinction moyen journalier, fonction des propriétés optiques et géométriques des feuilles (k varie avec l'espèce et avec le stade de développement), de 0.60 à 0.87 chez le cotonnier.
- LAI, "Leaf Area Index", ou indice foliaire, en m^2 de feuilles par m^2 de sol

L'indice foliaire trouve ainsi sa place dans plusieurs cadres d'analyse présentés dans le chapitre d'introduction (Turner, 1998). Une stratégie d'évitement de la déshydratation (Turner, 1986). peut s'opérer par la réduction des pertes en eau en réponse à un déficit hydrique (cadre d'analyse « état hydrique »). Le contrôle stomatique ainsi que l'ajustement des surfaces transpirantes (ralentissement de la croissance foliaire ou sénescence accélérée), permettent ainsi à une plante de maintenir un état hydrique des feuilles favorable en conditions de dessèchement du sol. En dehors de leur caractère irréversible, ces ajustements morphologiques, sont donc analysés comme des mécanismes contre-productifs car ils interagissent directement avec l'assimilation du carbone (De Raïssac, 1992). Le LAI intervient en effet comme un des termes important d'un modèle de production de biomasse

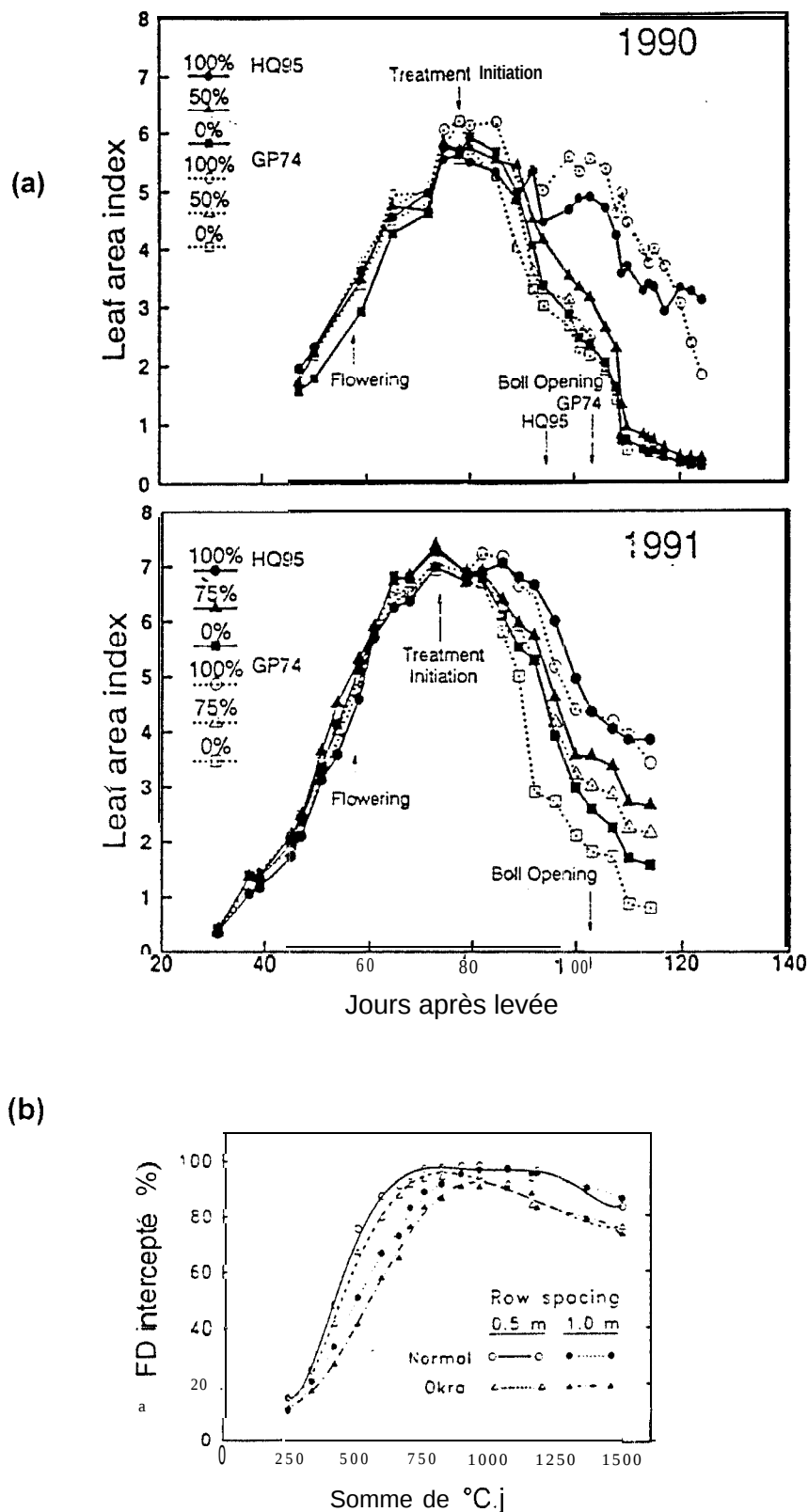


Figure 4-1: Exemples d'évolution au cours du cycle de l'indice foliaire: (a) d'après Gerik et al (1996a), et de l'efficacité journalière d'interception du rayonnement, PPFD : (b) d'après Heitholt et al (1992), sous différentes conditions chez le cotonnier.

Figure 4-1a : variation en fonction des jours après levée du LAI (Leaf area index) de 2 variétés de cotonnier, HQ95 et GP74 cultivées en lysimètres sous trois régimes d'irrigation en 1990 et 1991. Régimes d'irrigation différenciés environ 20 jours après la floraison en remplaçant lors d'arrosages bihebdomadaires: 0% (stress rapide et sévère), 50% (stress modéré) et 100% (témoin à capacité au champ) de la consommation en eau estimée par pesée.

Figure 4-1b : PPFD, Photosynthetic Photon Flux Density, intercepté par le couvert en fonction des sommes de températures accumulées depuis levée (base 15.5°C), de 2 variétés: Normal et Okra (feuilles à limbe lacinié), sous 2 peuplements de semis: écartements entre lignes de 0.5 m (écartement dit narrow-row) et 1 m (écartement normal).

(Eq. 4-2 et cadre d'analyse « production de biomasse » de Turner, 1998) par sa relation avec l'efficacité d'absorption du rayonnement (E_a).

4.1.2. Evolution de l'indice foliaire au cours du cycle

L'évolution de l'indice foliaire au cours du cycle chez le cotonnier suit une cinétique similaire aux autres espèces à croissance indéterminée (Figure 4-1a), qui comprend une phase d'accroissement lent suivie d'une phase d'accroissement rapide, puis d'une période de stabilisation autour d'une valeur maximale, et enfin une phase de décroissance. Dans la phase initiale, le LAI est déterminé principalement par la croissance et le développement végétatif, et se construit par l'empilement de feuilles dont le nombre est lié à la somme de températures et dont la taille dépend des conditions du milieu depuis leur initiation. Dans le même temps, compte tenu du type de la relation entre l'efficacité d'absorption (ou d'interception) du rayonnement (E_a) et le LAI (Eq. 4-2), E_i augmente de façon exponentielle (Figure 4-1b) et atteint une valeur maximale (0.95) à un LAI de 3 (Ludwig et al., 1965). A l'échelle de la journée et en conditions non limitantes, l'inclinaison des feuilles de cotonnier (modifiant la valeur de k dans l'Equation 4-2) suit le mouvement du soleil (Thanisawanyangkura et al., 1997). En conditions de sécheresse ce comportement peut être inversé et les feuilles peuvent au contraire présenter une opposition au mouvement du soleil, ou parahéliotropisme (Hearn et Constable, 1984a). Le plus faible accroissement du LAI en réponse au déficit hydrique (Figure 4-1a, repris de Gerik et al., 1996a ; et aussi Hearn, 1969b ; Turner et al., 1986) résulte de l'intégration des effets du déficit hydrique sur le nombre de feuilles (vitesse et durée d'émission) et sur la taille individuelle des feuilles (vitesse et durée d'expansion). A l'échelle de la plante entière, la baisse du taux de photosynthèse globale observée en conditions de déficit hydrique résulte à la fois d'une baisse de surface foliaire et d'une baisse du taux de photosynthèse par feuille (Krieg, 1983). La baisse de P_N intervient cependant plus tard dans une période de dessèchement du sol, comparativement à la baisse d'expansion foliaire (Hearn et Constable, 1984a).

Progressivement et à partir du début de la floraison, la charge en capsules des plantes augmente, et la compétition exercée par ces capsules sur les feuilles en croissance induit le ralentissement puis le plafonnement du LAI. Ce dernier atteint son maximum (jusqu'à 6 en culture irriguée) 3 à 5 semaines après le début de la floraison. La baisse du LAI en fin de cycle résulte d'une remobilisation importante d'assimilats des feuilles matures en direction des fruits en croissance, qui conduit à une sénescence accélérée et à la chute des feuilles de la tige puis des branches. Cette sénescence foliaire est en général accélérée par le

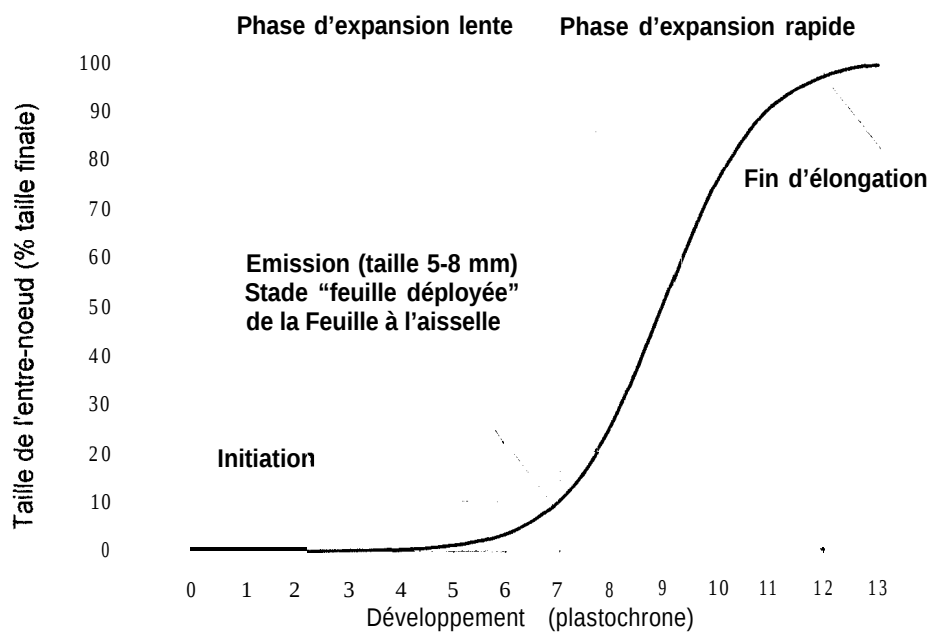


Figure 4-2 : Schéma simplifié reconstitué de l'élongation d'un entre-noeud de la tige. Ce schéma est construit sur le modèle d'expansion foliaire défini par Lecoeur et al. (1995) sur dicotylédones, en utilisant des données bibliographiques sur cotonnier. (Mauney, 1984 ; Reddy et al, 1997).

La taille de l'entre-noeud est exprimée en % de sa taille maximale. Au moins 7 phytomères (entre 7 et 11) sont initiés par l'extrémité **apicale** au moment du déploiement de la feuille. Les phytomères comptés comme émis sont ceux dont l'entre-noeud mesure 5 à 8 mm, ce qui correspond à environ 10% de sa taille finale. La durée d'expansion d'un entre-noeud entre son émission et sa fin d'élongation est d'environ 5 plastochrones.

déficit hydrique (Baker et Acock, 1986, sur coton ; Do et *al.*, 1996, sur mil).

Des différences génotypiques de LAI ont été mises en évidence chez le cotonnier (Hearn, 1969b ; Wells et Meredith, 1984a), mais leur analyse a rarement été conduite en relation à la capacité de production des variétés ou à leur consommation en eau. Wells et Meredith (1984a) ont observé que la plupart des cultivars produisent plus de surface foliaire que nécessaire pour l'interception du rayonnement. Ces auteurs trouvent, sur un groupe de 12 variétés, une corrélation négative entre l'indice foliaire et le nombre de capsules : la variété la plus productive est celle ayant le plus faible indice foliaire. Au-delà d'une valeur de LAI de 3 (LAI optimal), l'efficacité d'absorption du rayonnement est maximale et la quantité d'assimilats disponible peut être considérée comme constante. Dans ce cas la production de feuilles supplémentaires augmente la taille du puits végétatif et limite le rayonnement et les assimilats disponibles pour les premiers fruits (Wery, 1996).

4.1.3. Croissance foliaire à l'échelle du phytomère

Sur le coton les comptages de noeuds de la tige s'arrêtent au dernier noeud émis, ou encore au phytomère' portant la dernière feuille déployée et dont l'entre-noeud mesure 5 à 8 mm (environ 10% de sa taille finale). Ce stade de déploiement de la feuille correspond au moment où les nervures principales de la feuille deviennent visibles, et peut être considéré comme un stade particulier de la croissance foliaire (Reddy et *al.*, 1997).

La croissance en taille de la feuille ou de l'entre-noeud d'un phytomère de la tige (Figure 4-2) suit, depuis son initiation jusqu'à sa taille finale, une courbe sigmoïde. (Marani et *al.* 1992) que l'on retrouve chez différentes espèces dicotylédones (Lecoeur et *al.* 1995a) L'augmentation de taille des organes est faible entre l'initiation du phytomère et son émission hors de l'extrémité apicale. Lecoeur et *al.* (1995b) rappellent que cette phase de croissance lente correspond à une phase de division cellulaire. La phase suivante, avec une augmentation rapide de taille des organes du phytomère, correspond à une phase d'expansion des cellules. Au-dessus de la dernière feuille émise hors de l'extrémité apicale, on trouve chez le cotonnier entre 7 et 11 phytomères initiés (Mauney, 1986), mais non visibles car inclus dans l'extrémité apicale. On peut donc en déduire que, pendant la phase

. Le phytomère végétatif, comme unité fonctionnelle de la tige principale et des branches végétatives (monopodes), est constitué d'une préfeuille, d'un entre-noeud, d'une feuille, et de 2 méristèmes axillaires (à l'aisselle de la feuille et de la préfeuille). Le phytomère reproducteur, comme unité fonctionnelle des branches fructifères (sympodes) est constitué d'une préfeuille, d'un entre-noeud, d'une feuille, d'un bouton floral et de 2 méristèmes axillaires. Le bouton floral termine la croissance du méristème et le phytomère reproducteur suivant est initié à partir d'un bourgeon axillaire à l'aisselle de la feuille du phytomère précédent, induisant une croissance en zigzag des branches fructifères (Mauney, 1984)

végétative où l'extrémité apicale fonctionne en régime permanent (autant de phytomères initiés par le méristème apical que de phytomères émis hors de l'extrémité apicale. Belaygue *et al.*, 1996), il faut 7 à 11 plastochrones" à un phytomère pour passer du stade initiation au stade émission (Figure 4-2). La majeure partie de la croissance des organes du phytomère (entre-noeud, feuille) se fait dans les 5 plastochrones qui suivent son émission. Une feuille atteint ainsi sa surface maximale 2 à 3 semaines après son émission (Hesketh *et al.*, 1972 ; Mutsaers, 1983 ; Constable, 1986). L'entre-noeud achève sa croissance un peu plus tôt (Reddy *et al.*, 1997). La taille maximale de ces organes est fonction de la position du phytomère sur la plante et du génotype (Constable, 1986 ; Marani *et al.*, 1992).

La croissance des organes végétatifs est parmi les processus les plus sensibles au déficit hydrique (Hsiao *et al.*, 1985). Un déficit hydrique survenant pendant la phase d'expansion lente (Figure 4-2) réduit le nombre final de cellules, alors que s'il intervient pendant la phase d'expansion rapide il réduit la taille finale des cellules (Lecoeur *et al.*, 1995b). Sur le cotonnier, Wadleigh (1948) a mis en évidence une relation entre l'élongation de la feuille et le niveau de déficit hydrique. Les vitesses d'expansion foliaire de différentes espèces ont été mises en relation avec l'état hydrique du sol (Rosenthal *et al.*, 1987, sur coton Lecoeur et Sinclair, 1996, sur pois ; et revue récente de Sadras et Milroy, 1996), ou avec le potentiel hydrique foliaire de base (Cutler et Rains, 1977, sur coton). Cette sensibilité de l'expansion foliaire au déficit hydrique est reliée à l'incidence de l'état hydrique sur la turgescence des feuilles et à la sensibilité des processus de division et d'expansion cellulaire aux signaux de stress émis par les racines et transportés jusqu'aux feuilles (Spollen *et al.*, 1993).

Un déficit hydrique en fin de cycle de la plante induit une accélération de la sénescence et une abscission accrue des feuilles (Mc Michael *et al.*, 1973 ; Cutler et Rains, 1977, Baker et Acock, 1986). Une abscission de feuilles peut également être observée après un retour à des conditions normales suivant une période de déficit hydrique (Mc Michael *et al.*, 1973).

Il existe une variabilité génotypique importante de la taille et de la forme individuelle des organes végétatifs (limbe, pétiole, entre-noeud) parmi les cotonniers cultivés et sauvages (Fryxell, 1984). Les différences génotypiques sur la surface individuelle par feuille

" Le plastochrone est l'intervalle de temps, généralement exprimé en degrés.jour (°C.j), entre la formation des phytomères successifs (Rickman et Klepper, 1995). Le plastochrone vertical est celui des phytomères de la tige principale, des branches végétatives, ou des mêmes noeuds des branches fructifères successives. le plastochrone horizontal est celui des phytomères des branches fructifères. Le rapport des 2 plastochrones (horizontal/vertical) est d'environ 2.7 d'après Hesketh *et al.* (1972).

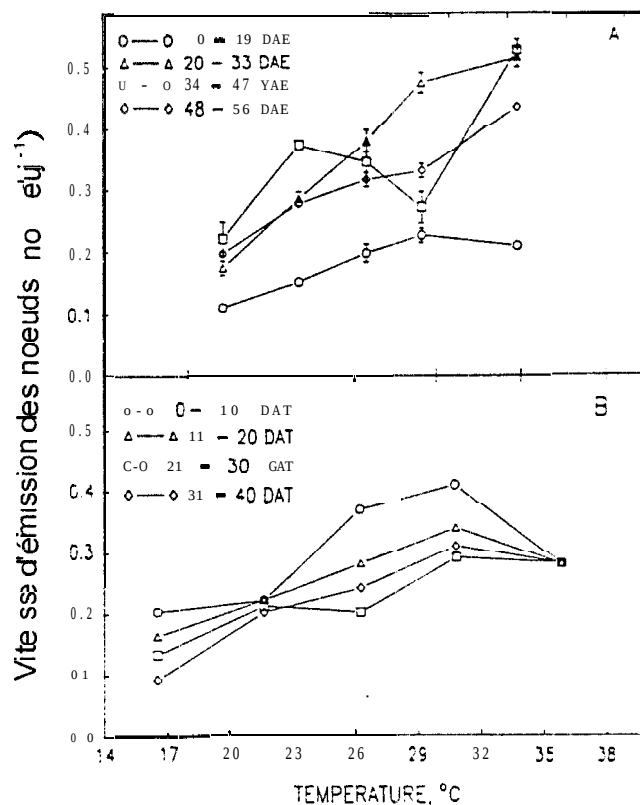


Figure 4-3 : Effets de la température moyenne journalière et de l'âge des plantes sur la vitesse d'émission des noeuds de la tige principale : (A) variété DES 119 pour des traitements thermiques induits depuis la levée (jours après levée, DAE) ; et (B) variété ST 825, pour des traitements thermiques induits à partir de la floraison (jours après traitement, DAT). (d'après Hodges et al., 1993).

Les traitements thermiques ont fait varier les valeurs de températures de jour et de nuit : plantes en conditions naturelles jusqu'à la floraison, puis soumises à différents régimes de températures jour/nuit.

(ou sur le LAI), n'ont cependant pas été analysées en fonction de leur incidence sur le comportement des génotypes face à un déficit hydrique.

La série allélique du gène okra induit une forme de feuille plus ou moins laciniée et une réduction de la taille individuelle des feuilles et du LAI de 5 à 70% en fonction des allèles. Ce caractère a été introduit dans certains cultivars pour des raisons phytosanitaires, car il favorise la circulation de l'air, entraînant une dessiccation des formes larvaires, et une meilleure pénétration des insecticides (Vaissayre et al., 1995). Bien que ce caractère soit généralement associé à une plus grande précocité, et dans certains cas sans perte de rendement potentiel (Meredith et al., 1996), son intérêt pour l'adaptation au déficit hydrique par rapport au phénotype normal n'a jamais été démontré. Les types intermédiaires, issus de l'allèle sub-okra, sont probablement les plus intéressants car l'expression du caractère okra est modulée en fonction du développement de la plante (stade juvénile à feuilles normales), et serait associée à une activité photosynthétique par plante plus élevée par rapport au phénotype normal (Meredith et al., 1984a ; Wells et al., 1986).

D'autres caractères foliaires pouvant avoir une incidence sur la réponse au déficit hydrique présentent une variabilité génétique : la pilosité du limbe, l'épaisseur de la cuticule, la masse surfacique (Morey et al., 1974 ; Mc Michael et al., 1984 ; Meredith et al., 1996)

4.7.4, Nombre de feuilles par plante.

Le développement des feuilles sur la tige peut être caractérisé par une vitesse d'émission des feuilles (inverse du phyllochrone^{'''}) et une durée de la période d'émission. Le nombre de branches sur la plante dépend par ailleurs du nombre de feuilles émises sur la tige principale.

La vitesse de développement de la plante, estimée par le phyllochrone, est essentiellement sous le contrôle de la température (Hodges et al., 1993 ; Rickman et Klepper, 1995). La vitesse d'émission des noeuds sur la tige principale augmente avec la température moyenne journalière (Figure 4-3), et atteint un maximum autour de 30°C (Hodges et al., 1993 ; Reddy et al., 1997). Il faut par exemple 2.2 jours pour produire une nouvelle feuille sur la tige à 30°C et 5 jours à 20°C. Cette réponse à la température s'ajuste en général à une relation de type quadratique (Cognée, 1988 ; Reddy et al., 1993 ; Unruh et Silvertooth, 1996), mais dans une certaine gamme de température, une relation linéaire suffit à rendre compte de l'effet de la température sur le développement. Le nombre de

^{'''} - Le phyllochrone est l'intervalle de temps, généralement exprimé en degrés-jour (°C.j), séparant l'apparition des feuilles hors de l'extrémité apicale sur les phytomères successifs de la tige,

feuilles émises par la tige est alors proportionnel à la somme des températures journalières depuis le semis ou la levée. En fonction des auteurs, la température seuil inférieure utilisée chez le cotonnier varie de 10°C à 155°C (Mc Mahon et Low, 1972 ; Constable, 1976 ; Mauney, 1986 ; Unruh et Silvertooth, 1996). Dans nos conditions, les calculs de sommes de température ont été réalisés avec une température seuil de 12°C, utilisée par plusieurs auteurs ayant travaillé dans des conditions climatiques proches des nôtres (Mc Mahon et Low, 1972 ; Constable, 1976 ; Hearn et Constable, 1984a). La formule de calcul des sommes de température est donc la suivante :

$$\text{Somme de } ^\circ\text{C.j} : \sum \left(\frac{T_{\max} + T_{\min}}{2} - 12 \right) \quad (\text{Eq. 4-3})$$

- $T_{\max}$ et $T_{\min}$ sont les maxima et minima journaliers sous abri.

Les effets de la température sur le développement sont modulés par le facteur hydrique et la nutrition, en particulier la nutrition azotée (Hodges et *al.*, 1993). Le stade phénologique semble également modifier la réponse à la température de la vitesse d'émission des noeuds de la tige (Reddy et *al.*, 1992). Le phyllochrone sur la tige, en fonction des sommes de température, est stable jusqu'à l'initiation des boutons floraux. Le rythme de production des feuilles peut ralentir ensuite (Mauney, 1986 ; Hodges et *al.*, 1993), puis s'annule au « cutout » que l'on peut définir comme la fin d'émission des feuilles. Le rapport entre la vitesse d'émission des feuilles des branches fructifères (« intervalle horizontal ») et celui des feuilles de la tige principale (« intervalle vertical ») est une caractéristique stable sous différentes conditions environnementales, mais peut varier avec le génotype (Hesketh et *al.*, 1972). L'arrêt d'émission des feuilles intervient même en conditions hydriques non limitantes car son déterminant principal est la constitution d'une charge en fruits sur la plante (Guinn, 1985a et 1985b).

La variabilité génétique des types d'architecture des variétés cultivées, types plus ou moins élancés, rend compte de différences de hauteur des plantes liées principalement à des différences de nombre et de taille moyenne des phytomères sur la tige principale. Cette variabilité du nombre de phytomères pourrait être analysée à partir de la vitesse et de la durée de la période d'émission.

Bien que le développement du cotonnier soit par nature de type indéterminé, il existe une variation sur ce caractère parmi les cultivars (Quisenberry et Roark, 1976). Chez les variétés plus déterminées, en général plus précoces, l'arrêt du développement végétatif résultant de l'annulation de la vitesse d'émission des feuilles intervient plus tôt dans le cycle

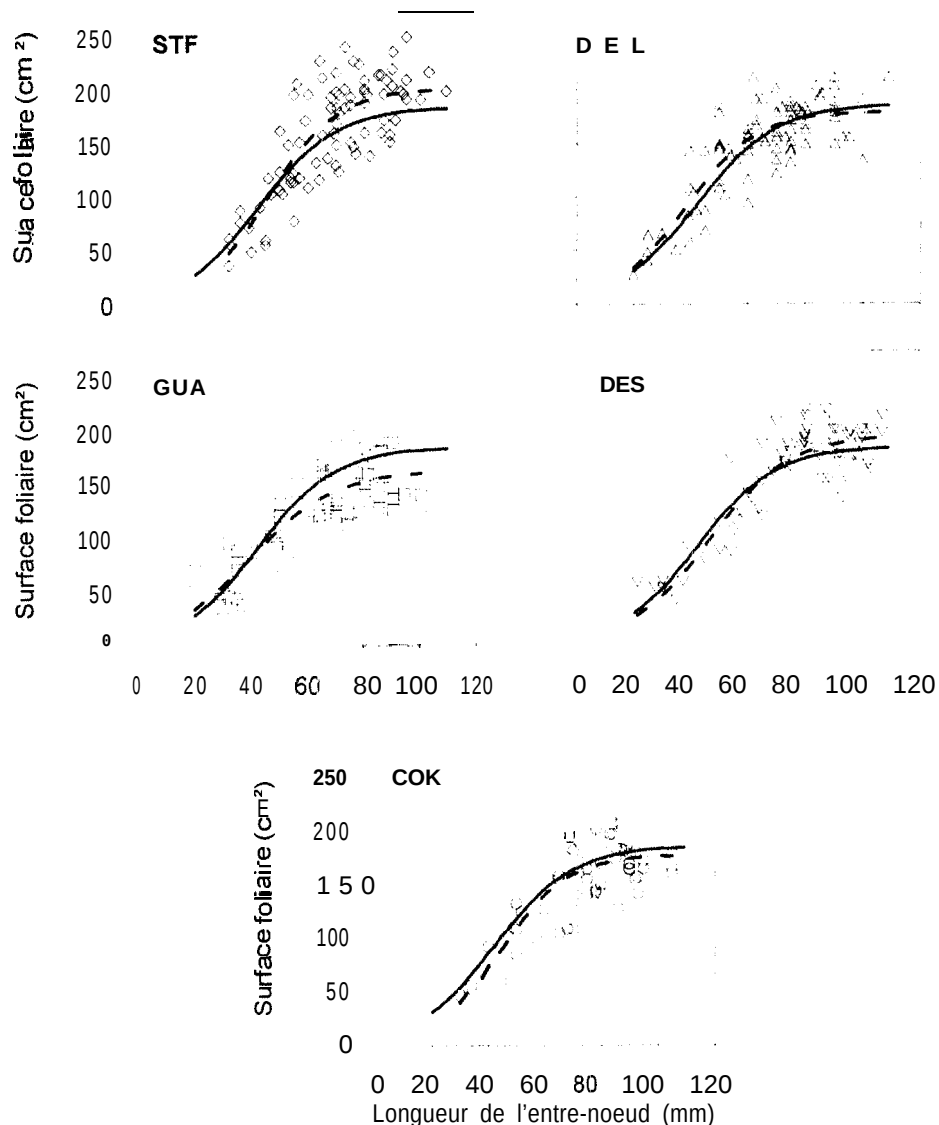


Figure 4-4 : Relation par variété entre la surface d'une feuille et la longueur de l'entre-noeud du même phytomère de la tige.

Mesures faites sur toutes les feuilles présentes sur la tige de 8 plants par variété (régression par variété en trait pointillé) sous régime IR à la date de 78 JAL en 1996. Régression globale (trait plein) : $SFi = 186 / (1 + \exp(-(LN - 42; 3) / 13.8))$, 376 feuilles, $r^2 = 0.65$.

SFi : surface foliaire mesurée au planimètre, LN : longueur de l'entre-noeud

4.1.5. Objectifs

Les variations de la croissance et du développement végétatif en réponse au déficit hydrique peuvent être décrits, dans l'optique d'une analyse de la mise en place de l'indice foliaire, comme le produit d'un nombre de feuilles (lui même produit d'une vitesse et d'une durée d'émission) et d'une taille moyenne par feuille (produit d'une vitesse et d'une durée d'expansion) (Lecoeur et *al.*, 1996). L'analyse et la prévision des effets du déficit hydrique sur le LAI nécessitent une approche à l'échelle du phytomère. pour expliquer la surface individuelle des feuilles, et à l'échelle de la plante entière, pour expliquer le nombre de feuilles (Lecoeur et *al.*, 1996 sur pois ; Belaygue et *al.*, 1996 sur trèfle).

Cependant le LAI et les variables de la croissance et du développement végétatif liées à celui-ci sont rarement utilisés en sélection bien qu'ils constituent des variables essentielles dans les modèles de production de biomasse et de rendement.

Les objectifs de ce chapitre sont donc :

- d'analyser les différences génotypiques de LAI, et de les relier à des différences éventuelles de croissance foliaire à l'échelle du phytomère ou de la plante,
- d'analyser, pour chacune des composantes entrant dans la détermination de l'indice foliaire, son niveau d'expression maximale (en conditions irriguées) pour les différentes variétés et sa réponse au déficit hydrique.

4.2. Analyse de la croissance foliaire à l'échelle du phytomère

4.2.1. Choix d'une variable de caractérisation de la croissance foliaire

Bien que la surface foliaire de la plante reste la seule variable pertinente par rapport à l'interception du rayonnement, la mesure de l'indice foliaire sur un grand nombre de génotypes est difficile. Nous avons donc suivi la croissance des entre-nœuds (dont la longueur permet d'accéder à une variable caractéristique de la taille du phytomère) et l'émission des nœuds (dont le nombre permet d'accéder à la vitesse d'émission des phytomeres) de la tige principale. La longueur et le nombre des entre-nœuds sont donc utilisés ici comme des indicateurs de l'effet de l'alimentation hydrique sur la croissance foliaire Cette approche se justifie, dans la mesure où l'entre-nœud et la feuille du même phytomère végétatif se développent en même temps et répondent de la même façon aux facteurs du milieu. Reddy et *al.* (1997) ont montré que la feuille et l'entre-nœud d'un même phytomère avaient une réponse similaire à la température de l'air, avec néanmoins une légère différence sur la durée de la phase d'expansion rapide (un peu plus longue pour la

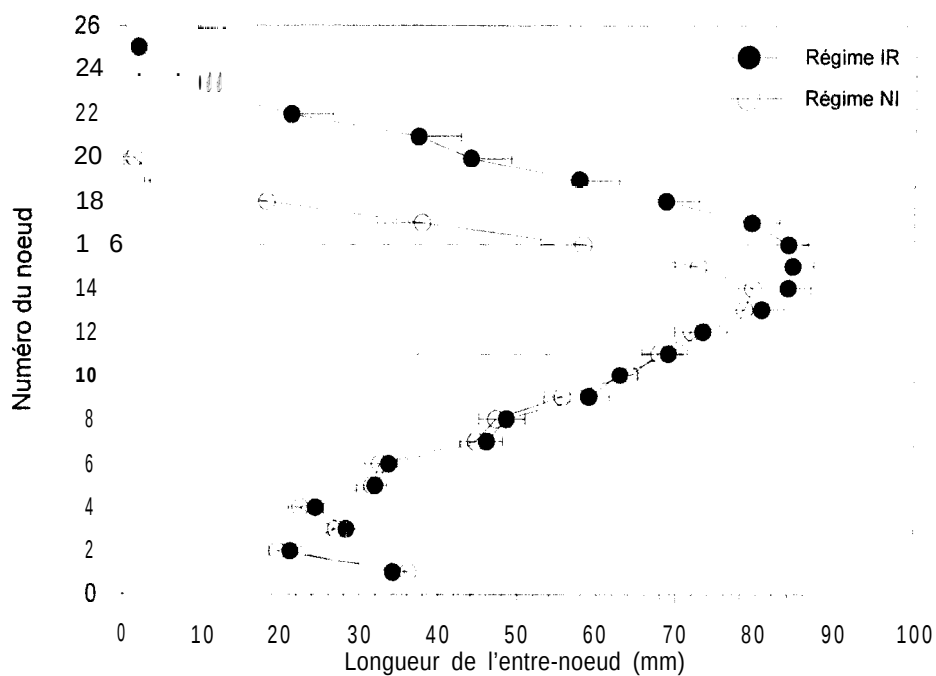


Figure 4-5 : Profils par régime hydrique des longueurs des entre-noeuds émis hors de l'extrémité apicale, à partir du noeud 1 au dessus des cotylédons.

Mesures à 78 JAL en 1996. Moyennes et intervalles de confiance 5% par régime hydrique (5 variétés X 3 répétitions X 2 plants). Les 2 niveaux de noeud indiqués par un trait pointillé figurent les nombres de noeuds totaux émis au moment de la différenciation des régimes hydrique (16 en moyenne sur les 5 variétés), et de noeuds ayant terminé leur élongation (11) à cette date.

feuille), Nos résultats (comparaison de la surface de la feuille mesurée au planimètre avec la longueur de l'entre-noeud du même phytomère) montrent également que la longueur d'un entre-noeud est corrélée à la surface de la feuille du même phytomère, avec une relation spécifique à chacune des variétés (Figure 4-4).

4.2.2. Effets du déficit hydrique

La Figure 4-5 présente les profils moyens par régime d'irrigation des longueurs des entre-noeuds de la tige depuis le premier entre-noeud au-dessus des cotylédons jusqu'à l'entre-noeud de la dernière feuille émise hors de l'extrémité apicale. Les mesures ont été réalisées en 1996 à la date de 78 JAL, soit 8 jours après l'arrêt de croissance en hauteur des plantes irriguées, et à une date à laquelle on peut donc considérer que tous les entre-noeuds avaient terminé leur **élongation**

En moyenne, les plantes se caractérisent par l'existence à leur base de 2 ou 3 noeuds dont les bourgeons axillaires restent dormants, puis de 2 ou 3 noeuds ayant initié une branche végétative. La 1ère branche fructifère apparaît en moyenne au noeud 6. La longueur des entre-noeuds des plantes IR augmente de façon régulière avec le numéro du noeud jusqu'au 16ème, c'est à dire celui émis au début de la floraison, puis décroît ensuite conformément aux résultats obtenus sur cotonnier (Mutsaers. 1983 ; Reddy et al., 1997) et sur légumineuses (Lecoeur. 1994). La taille maximale d'entre-noeud vers le milieu de la tige correspond pour la feuille du même phytomère à une taille maximale de 160 (GUA) à 200 cm² (COK), chiffres habituels chez les cotonniers *G. hirsutum* (Hearn et Constable, 1984a).

Parmi les 16 entre-noeuds comptés au moment de la date de différenciation des régimes hydriques, les premiers avaient déjà atteint leur taille maximale et les 5 entre-noeuds supérieurs (numéros 11 à 16) étaient en cours d'élongation (Figure 4-5). La réduction de taille des entre-noeuds entre régime IR et NI est significative sur les phytomères les plus jeunes (à partir du noeud 15) qui étaient encore dans l'extrémité apicale au début de la période de contrainte hydrique et qui ont donc réalisé l'ensemble de leur développement dans des conditions de contrainte hydrique. Chez les dicotylédones, la réduction de surface foliaire finale d'une plante en situation de déficit hydrique par rapport à une plante bien alimentée en eau, est en effet fonction de la part relative d'expansion de la feuille réalisée en conditions de déficit hydrique (Lecoeur et al. 1995b, sur pois ; Belaygue et al., 1996, sur trèfle). Cette réduction est également dépendante du niveau de dessèchement du sol (Lecoeur et al., 1996), qui va en croissant après le début floraison (Figure 3-5) ce qui explique que la réduction de surface foliaire aille en augmentant avec le numéro du phytomère. Pour les derniers entre-noeuds la réduction est accentuée par l'effet

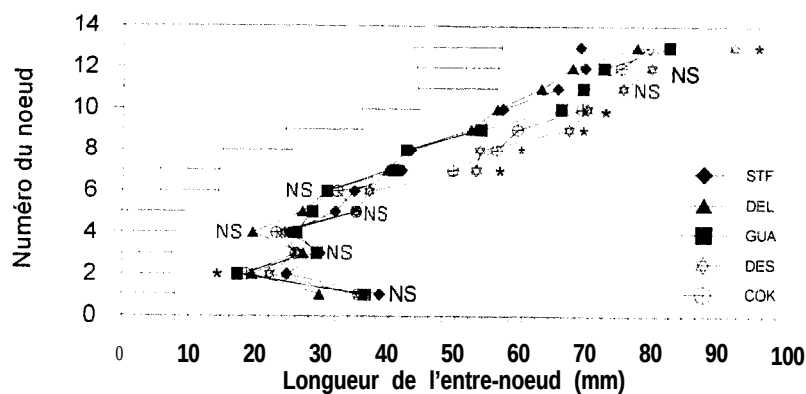


Figure 4-6 : Profils par variété des longueurs des entre-noeuds des phytomères émis avant la contrainte hydrique et ayant atteint ou dépassé 75% de leur expansion totale.

Moyennes sur 6 parcelles et 6 plants par parcelle. Ppds à 5% et résultat du test F de comparaison des moyennes (NS pour non significatif et * pour significatif à $P=0.05$).

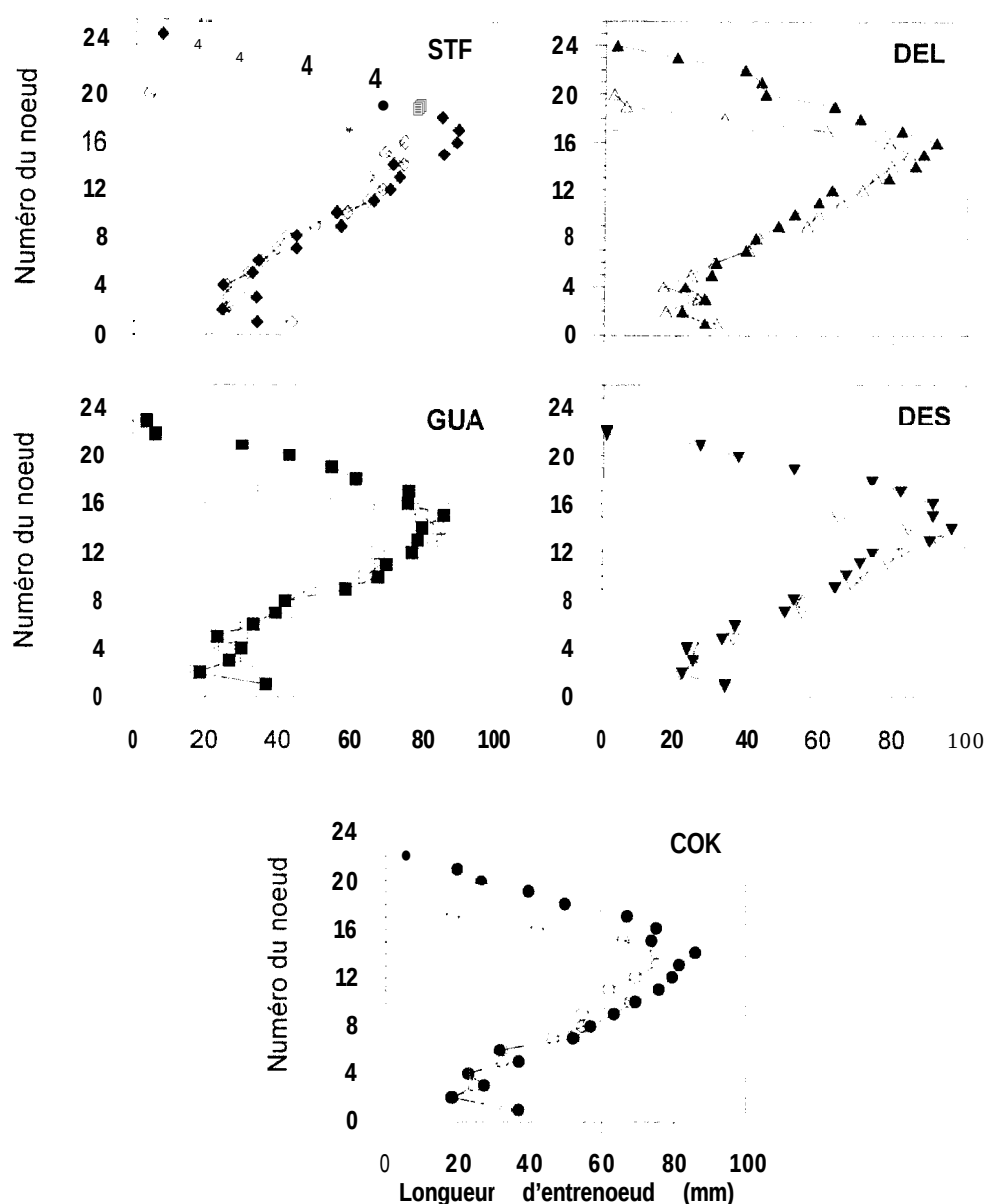


Figure 4-7 : Profils par variété et par régime hydrique des longueurs des entre-noeuds de la tige à partir du noeud 1 au dessus des cotylédons.

Mesures à 78 JAL en 1996. Régime irrigué (symboles pleins) et régime non irrigué (symboles évidés). Moyennes sur 2 plants par parcelle dans 3 répétitions. Les niveaux d'émission au moment du début de la contrainte hydrique sont figurés en trait pointillé pour chacune des variétés.

de l'arrêt du fonctionnement du **méristème apical**, qui correspond probablement à un arrêt plus précoce de la phase de division cellulaire (Combaud, 1996 sur pois).

Compte tenu de la différence entre les températures de couvert des plantes IR et des plantes NI (§ 3.4.2), on ne peut pas dissocier les effets du déficit hydrique du sol, de ceux de températures élevées, voire de déficit de pression de vapeur entre le couvert et l'air, sur la croissance des entre-nœuds. La vitesse d'expansion des entre-nœuds et des feuilles est en effet réduite par des températures élevées (Hodges et al., 1993, sur coton ; Guillioni, 1997 sur pois). L'hygrométrie de l'air (VPD feuille-air) peut également réduire la vitesse d'expansion des feuilles, même en l'absence de déficit hydrique au niveau du sol (Ben Ha Salah et Tardieu, 1997, sur maïs ; Lafarge et al., sous presse, sur sorgho).

4.2.3. Différences variétales

L'analyse précédente montre que la comparaison des variétés pour la longueur des entre-nœuds passe par la distinction des entre-nœuds qui avaient terminé leur expansion au début de la contrainte hydrique, et de ceux qui ont réalisé une partie de leur expansion pendant la contrainte hydrique :

- la première catégorie permet par exemple de comparer les variétés sur la taille maximale des phytomères,
- le second groupe d'entre-nœuds, sous réserve de comparer des phytomères de même âge physiologique, apporte un moyen de comparer les sensibilités des variétés au déficit hydrique. On verra au paragraphe suivant (4.3) que les variétés n'ont pas les mêmes cinétiques d'émission des nœuds : à la date de 43 jours après levée, dernière mesure avant induction des régimes d'irrigation, les variétés STF, DEL., GUA, DES, et COK avaient respectivement 16.9, 16.7, 16.2, 15.0 et 14.9 nœuds (différences hautement significatives).

La première approche (Figure 4-6) met en évidence des différences significatives de taille maximale des entre-nœuds entre les génotypes. A partir du nœud 6, les variétés COK et DES ont des tailles finales plus grandes. Les surfaces individuelles moyennes déterminées à partir de l'ensemble des feuilles de 6 plantes par variété, mettent également en évidence des différences variétales significatives, avec une supériorité de COK sur les 4 autres variétés (Tableau 4-1).

En tenant compte du décalage de 1 ou 2 nœuds lié aux nombres différents de nœuds émis au moment de la contrainte hydrique, la baisse de longueur des entre-nœuds observée en régime NI suit une évolution similaire chez les 5 variétés (Figure 4-7). La Figure 4-8 représente cette variation exprimée de façon relative, par l'écart de longueur d'entre-

Tableau 4-1 : Surface foliaire totale et nombre de feuilles par plante, surface foliaire individuelle à 38 JAL en 1996. Moyennes par variété

Surface foliaires estimées à partir de la mesure de la longueur de la nervure centrale (LN) et de sa relation avec la surface réelle mesurée au planimètre : régressions linéaires du type : Surface = $a \cdot LN^2$ établies sur chacune des variétés à partir de toutes les Feuilles de 3 plantes par variété.

Variété	Surface par plante (cm ²)	Nombre de feuilles par plante	Surface moyenne par feuille (cm ²)
STF	6760	122	58 b
DEL	5480	104	56 b
GUA	6030	106	54 b
DES	6030	105	60 b
COK	6600	88	71 a
Moyenne	6180	105	60
Test F variétés	NS	NS	P<0.05

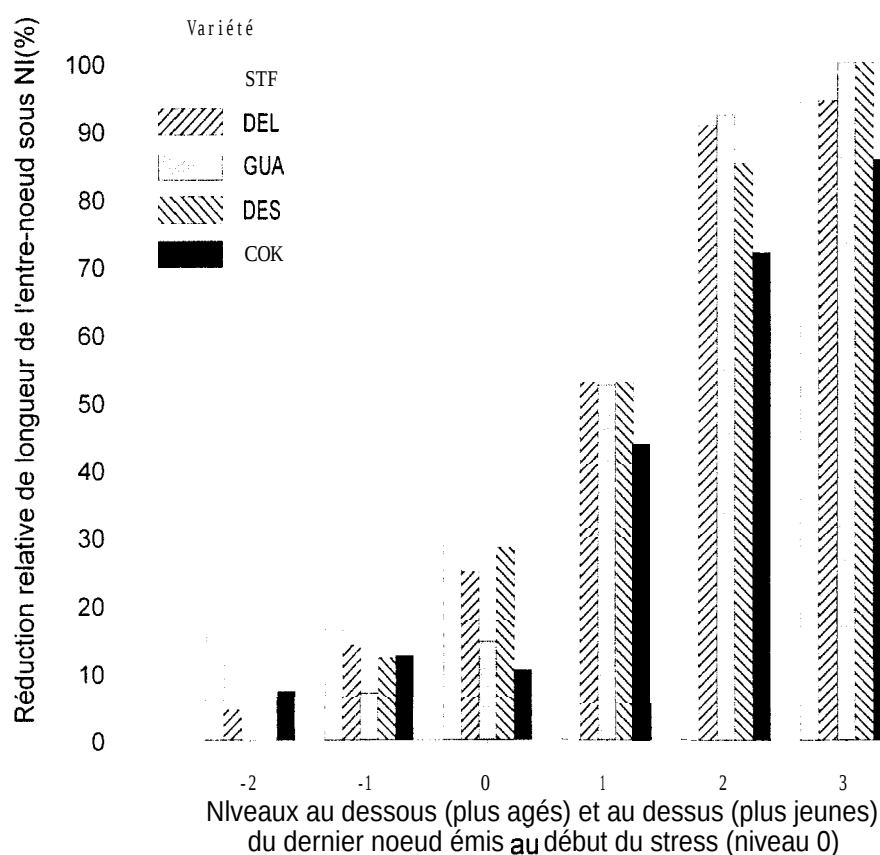


Figure 4-8 : Réductions relatives par variété des longueurs finales des entre-noeuds de la tige sous l'effet du déficit hydrique en 1996.

Noeuds émis juste avant et après la contrainte hydrique.

Mesures à 78 JAL Calcul de la réduction relative de longueur selon la formule : Réduction relative = $(Lg \text{ en IR} - Lg \text{ en NI}) \cdot 100 / (Lg \text{ en IR})$; et en fonction de leur âge au moment du début de la contrainte hydrique.

Les niveaux 0 (à DF) des variétés sont respectivement de 17, 16, 15, 17 et 15 noeuds émis.

noeud entre régime IR et NI rapporté à la longueur en IR. La sensibilité de la taille des entre-noeuds au déficit hydrique n'est pas la même pour tous les génotypes. La réduction de taille par le déficit hydrique est plus faible sur la variété COK que sur les 4 autres variétés.

4.3. Emission des noeuds

4.3.1. Complément méthodologique sur le cadre d'analyse (développement en fonction des sommes de température)

L'analyse du rythme de développement et la comparaison de différentes combinaisons de facteurs (année, régime d'irrigation, variété) n'ont de sens que si elles se rapportent à des cumuls de températures (Hodges et al., 1993) au-dessus d'une température seuil (12°C a été choisi dans notre cas). Dans les conditions d'une saison d'hivernage à Bambey, et malgré une importante variation journalière, la température moyenne journalière de l'air calculée sur des périodes de 7 jours, est restée stable sur la période des expérimentations et était peu différente d'une année à l'autre (Figure 3-l). Une échelle de sommes de températures de l'air s'assimile donc à peu près à une échelle de temps en jours. Dans le cas des parcelles irriguées, l'échelle de sommes de températures se transpose en une échelle de temps par la correspondance d'environ 100°C.j par semaine.

Même si la température de couvert diffère sûrement de celle du (des) méristème (s), la prise en considération des températures de couvert pour une analyse du rythme de développement sous différentes conditions d'alimentation hydrique est cependant plus pertinente que celles de l'air (Jamieson et al., 1995 ; Guilioni, 1997). La température du rouvert (T_c) ou plus précisément des apex n'est pas toujours identique à la température de l'air sous abri (T_a), que ce soit pour des plantes en situation de contrainte hydrique sévère ($T_c - T_a$ est en général positive), ou pour des plantes bien irriguées ($T_c - T_a$ peut être négative). Jackson (1982) signale qu'en climat aride la température des couverts végétaux peut être jusqu'à 10°C en dessous de celle de l'air, avec une fourchette de variation de 15°C. Nos résultats (Chapitre 3) ont montré que l'écart de température entre couverts IR et NI, estimé grâce aux mesures de thermométrie infrarouge (IRT), pouvait atteindre 9°C à midi : dans ce cas $T_c - T_a$ était de +3°C en non irrigué et de -6°C en irrigué (Annexe 3-2). Nous avons donc utilisé les sommes de températures de couvert plutôt que les sommes de températures de l'air, pour analyser les rythmes de développement de la tige dans les différentes conditions d'alimentation hydrique et sur les 3 années. Dans le calcul de la température moyenne journalière (Eq. 4-3), la température maximale de l'air (T_{max}) a été remplacée par une valeur en général inférieure, égale à la température de couvert autour du midi solaire issue des

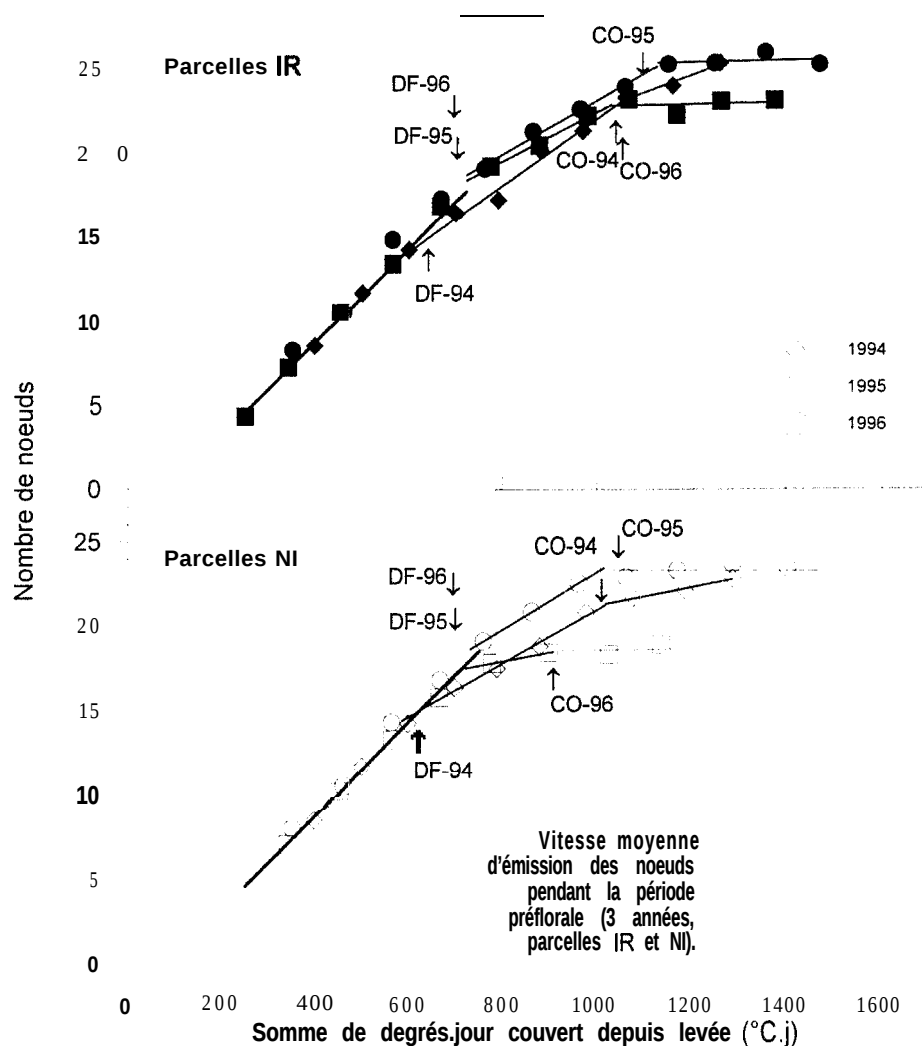


Figure 4-9 : Evolution du nombre de noeuds sur la tige principale en fonction des sommes de températures de couvert depuis levée (base 12°C).

Moyennes des régimes hydriques (5 variétés dans 3 ou 4 répétitions)

Dates respectives de début de floraison (DF) et de "cutout" (CO) indiquées par des flèches. Regression globale en période préflorale : $N = 0.028 * °C.j - 2.38$ ($r^2=0.96$).

Nota bene: les courbes des 3 années ont été ajustées sur une même valeur en abscisse à l'origine (celle de 1996), de façon à permettre une comparaison directe des pentes entre années.

Tableau 4-2 : Phyllochrones moyens dans la période préflorale. : Pente maximale (V_{max}) des droites de production de noeuds en fonction des sommes de °C.j et phyllochrone ($1/V_{max}$) par variété dans la phase préflorale.

Pentes établies à partir des points moyens par variété et régime d'irrigation, et pour les 3 années confondues

Variété	V_{max} (noeud/°C.j)	Phyllochrone (j/noeud)	Phyllochrone (°C.j/noeud)
STF	0.0307	2.5	32.6
DEL	0.0299	2.6	33.4
GUA	0.0288	2.7	34.7
DES	0.0282	2.7	35.5
COK	0.0278	2.8	36.0
Moyenne	0.0291	34.4	34.4

mesures de thermométrie infrarouge. Ces mesures n'étant pas faites journalièrement, une estimation a été faite pour les dates non mesurées, à partir de la corrélation entre températures de l'air et de couvert. Pour l'année 1994 où les mesures IRT n'étaient pas disponibles, et compte tenu du fait que les régimes d'irrigation (Tableau 3-I) et les températures de l'air (Figure 3-1) étaient comparables à ceux de 1995, nous avons utilisé la corrélation entre températures de couvert et température de l'air établie en 1995. Par cette approche on met en évidence une différence importante dans les températures subies par un couvert non irrigué par rapport à un couvert irrigué (Annexe 4-I). Les sommes de températures de couvert en 1996 sont plus faibles que les sommes de températures de l'air sous abri, et cet écart est plus accentué dans le cas des parcelles irriguées (IR) que des parcelles non irriguées (NI). L'écart entre parcelles IR et NI est de 130 °C.j, soit environ 10 jours sur la période de 90 jours comprise entre la levée et l'ouverture des 1^{ères} capsules en 1996. Cette méthode de calcul a été utilisée pour l'ensemble des variétés, car leurs températures de couvert ont suivi des variations comparables.

4.3.2, Différences variétales de rythme de développement en conditions hydriques optimales

L'approche d'analyse du développement de la plante à partir des sommes de températures d'air plutôt que des sommes de températures de couvert, en surestimant les sommes de températures effectivement subies par les plantes (Annexe 4-1), conduirait à surestimer le phyllochrone (somme de °C.j par noeud de la tige) (Annexe 4-Z). La Figure 4-9 présente, pour les 3 années, l'évolution au cours du cycle (sommes des températures moyennes journalières de couvert) des moyennes par régime d'irrigation des nombres de phytomères, ou de noeuds, émis sur la tige principale.

La production de noeuds suit chaque année une évolution en plusieurs phases pour chacune desquelles on peut calculer une droite de régression. Dans la phase initiale, qui précède la floraison, la vitesse d'émission des noeuds est identique pour les 3 années. Les valeurs élevées de FTSW pendant cette période préflorale (Figure 3-5) montrent qu'elle se déroule en l'absence de contrainte hydrique. La vitesse d'émission des noeuds, mesurée pendant cette phase, peut être assimilée à la vitesse maximale de développement (V_{max}), qui sera utilisée par la suite pour analyser les effets du déficit hydrique. Les valeurs du phyllochrone ($1/V_{max}$) ainsi obtenues (36 à 39°C.j par noeud en fonction des variétés et sur la base de la somme de °C.j de l'air), sont proches des valeurs citées dans la littérature de 35 à 41 °C.j (Constable, 1986 ; Jackson et Arkin, 1986 ; Reddy *et al.*, 1997). Le test de comparaison des régressions entre variétés sur les 3 années montre des différences

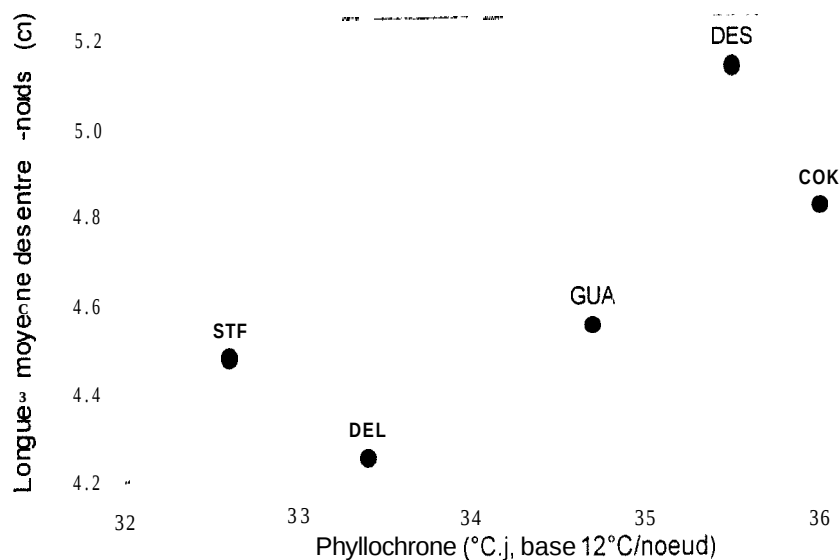


Figure 4-10 : Relation par variété entre la longueur moyenne des entre-nœuds et le phyllochrone (1/Vmax) de la tige.

Taille finale des entre-nœuds de tige émis avant le déficit hydrique et phyllochrone (inverse du rythme d'émission des nœuds de la tige) calculé sur la période préflorale. Longueurs moyennes des entre-nœuds et rythme d'émission des nœuds mesurés sur 6 parcelles, et 5 (et 6) plantes par parcelle.

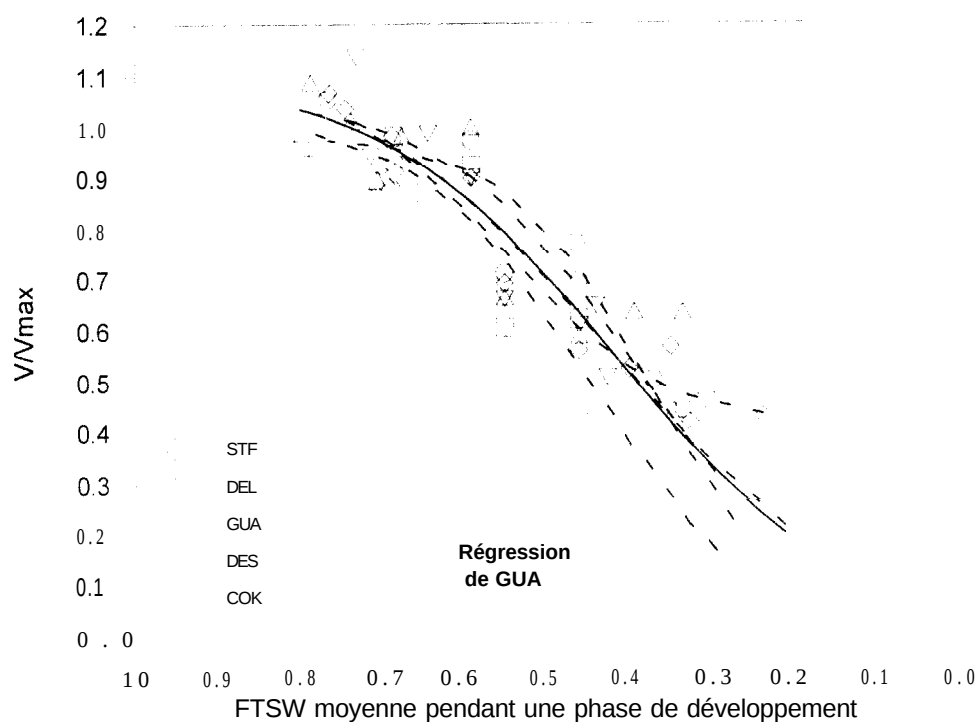


Figure 4-11 : Relation entre la vitesse relative d'émission des nœuds et la FTSW moyenne au cours des 3 années 1994, 1995 et 1996, sous 2 régimes d'irrigation et pendant 2 phases de développement.

Calculs établis sur 2 périodes de développement (période préflorale et période entre début de floraison et "cutout"): V = pente de la droite reliant le nombre de nœuds à la somme °C.j (base 12°C), Vmax = valeur maximale de la pente obtenue en 1995 avant floraison, FTSW = valeur moyenne sur la période considérée. Moyennes des variétés sous 2 régimes d'irrigation (3 et 4 répétitions). Régressions individuelles par variété (trait pointillé) et régression globale (trait plein) sur l'ensemble des points.

$$V/V_{\max} = 1.11 / (1 + \exp(-(FTSW - 0.42)/0.14)), r^2 = 0.84, CVe = 15\%$$

Test F entre variétés significatif ($P < 0.05$): GUA différent des 4 autres variétés.

significatives ($P < 0.001$) pour $V_{\max}$ (pente de la droite) entre les génotypes (Tableau 4-2). Les variétés les plus tardives en début de floraison, STF et DEL, ont les rythmes d'émission les plus rapides. Des différences de rythme d'émission de noeuds pendant la période préflorale ont également été trouvées par Kerby et *al.* (1990) entre 5 cultivars *G. hirsutum*, différant par leur degré de déterminisme. Dans leur cas, contrairement à nos résultats, c'est le génotype le plus précoce et le plus déterminé, qui avait le rythme de développement avant floraison le plus rapide. Reddy et *al.* (1993) rappellent que les cultivars modernes des USA ont des vitesses de développement plus rapides que les cultivars anciens.

On observe, dans le groupe de variétés, une compensation entre le rythme d'émission et la taille finale des organes : rythme plus lent et grands entre-noeuds (et probablement grandes feuilles) dans le cas de la variété COK, et l'inverse dans le cas de STF et de DEL (Figure 4-10).

4.3.3. Sensibilité au déficit hydrique du rythme de développement

Le changement de pente observé après cette phase initiale correspond pour chacune des 3 années, avec le début de la floraison (DF sur la Figure 4-9). La fin de cette seconde phase coïncide approximativement, en 1995 et 1996, avec la date de « cutout » (CO sur la Figure 4-9). Ce ralentissement du rythme de développement, qui a déjà été analysé en relation avec l'ontogénie de la plante (début de la floraison) par Mauney (1986), ne peut pas s'interpréter dans notre cas indépendamment du niveau de la contrainte hydrique subie. En effet à partir du début de la floraison la plante subit chaque année une augmentation du niveau de déficit hydrique (Figure 3-5). Nous avons donc représenté (Figure 4-11) ces variations de rythme d'émission de noeuds au cours du cycle en fonction de la FTSW moyenne pendant la période considérée (avant ou après le début de la floraison). La vitesse relative, $V/V_{\max}$, est égale au rapport entre la vitesse d'émission des noeuds pendant la période considérée et la vitesse en période préflorale de 1995 (valeur maximale) pendant laquelle la FTSW était proche de 0.8 (Figure 3-5). Le rythme relatif d'émission des noeuds varie avec la FTSW selon un ajustement logistique sigmoïde ($r^2=0.84$) du type de ceux déjà établis entre les variables d'état hydrique de la plante et la FTSW (Figures 3-9 et 3-10). Il décroît de façon régulière avec la FTSW, et est réduit de 50% à un niveau de FTSW de 0.4. Ce type de relation n'a, à notre connaissance, jamais été montrée sur cotonnier. Chez le pois, la relation est du même type mais $V/V_{\max}$ baisse seulement à partir d'un niveau de FTSW de 0.2 (Lecoeur et Guillioni, sous presse). Chez le trèfle, la réduction relative de vitesses d'émission des feuilles sur les stolons, a été directement reliée à l'intensité de la contrainte hydrique, estimée par la teneur en eau relative des feuilles, elle-même dépendant

Tableau 4-3 : Date approchée de fin d'émission des noeuds : sommes de degrés-jour et nombre de jours depuis levée pour atteindre NAWF-5 (valeurs extrapolées des régressions linéaires de NAWF en fonction des sommes de °C.j, voir chapitre 5)

Variété	1994		1995		1996	
	IR	(NI-IR)%	IR	(NI-IR)%	IR	(NI-IR)%
STF	1190	-5	1100	-2	1110	-15
DEL	1150	-3	1080	-6	1050	-14
GUA	1130	-9	1030	-6	1040	-12
DES	1070	-4	1030	-5	1070	-16
COK	1040	-4	1010	-7	1040	-13
Moyenne °C.j	1116	-5	1047	-5	1061	-14
JAL	(79.6)	(75.2)	(71.7)	(67.6)	(69.7)	(57.8)

du potentiel hydrique foliaire de base (Belaygue et *al.*, 1996). Hearn (1969a) n'a pas observé de ralentissement du rythme d'émission des noeuds du cotonnier, mais plutôt un arrêt brusque, lorsque les plantes ont consommé environ 75% de l'eau du sol disponible. Dans nos essais ce niveau de contrainte hydrique se rencontre en culture non irriguée pour l'année la plus sèche (1996).

La réduction du rythme de développement en réponse au déficit hydrique est associée également à une intervention plus précoce de la date d'arrêt d'émission des noeuds. donc à une réduction de la durée de la période d'émission, L'établissement d'une date précise de fin d'émission des noeuds sur les courbes de la Figure 4-9 est difficile en raison du caractère progressif du ralentissement de l'émission des noeuds en fin de cycle. La date à laquelle l'indicateur NAWF atteint la valeur de 5 noeuds (Chapitre 6) indiquée sur cette figure par « CO » («cutout») permet, au vu de nos résultats, une estimation satisfaisante de la date de fin d'émission des noeuds, ce qui confirme les résultats de Bourland et *al.* (1992). La date de fin d'émission des noeuds a été déterminée par cette méthode pour chacune des combinaisons année x régime hydrique x variété à partir des courbes de variation de NAWF en fonction des sommes de °C.j (§ 5-3 et Tableau 4-3).

Les irrigations conduites sur les parcelles IR en 1994, ont maintenu un état hydrique du sol favorable pendant une durée plus longue que les 2 autres années (Chapitre 2) ce qui a permis une période d'émission des noeuds plus longue. On retrouve ainsi le même décalage de 10 jours entre les années 1994 et 1996 pour les dates d'arrêt des apports en eau et pour les dates de «cutout» (NAWF-5) en conditions irriguées (Tableau 4-3). Les écarts sur la durée d'émission des feuilles entre régime irrigué et régime non Irrigué sont; faibles en 1994 et 1995 (4 jours), et la réduction est de 12 jours en 1996. Cette réduction de la durée d'émission des noeuds par le déficit hydrique résulte probablement d'un accroissement de la compétition exercée par les organes reproducteurs (Guinn, 1985b), conformément à ce qui a été observé sur d'autres plantes à croissance indéterminée (Combaud, 1996, sur pois).

4.3.4. Différences variétales

La réponse de la vitesse d'émission des feuilles à l'état hydrique du sol (représentée par la courbe d'ajustement entre V/V_{max} et FTSW) est différente selon les variétés ($P < 0.05$) (Figure 4-1 1). La variété GUA est plus sensible au dessèchement du sol que les 4 autres qui ne diffèrent pas entre elles.

En parcelles irriguées les variétés se classent de la même façon les 3 années pour la durée d'émission des noeuds (Tableau 4-3), depuis la variété STF de durée la plus longue

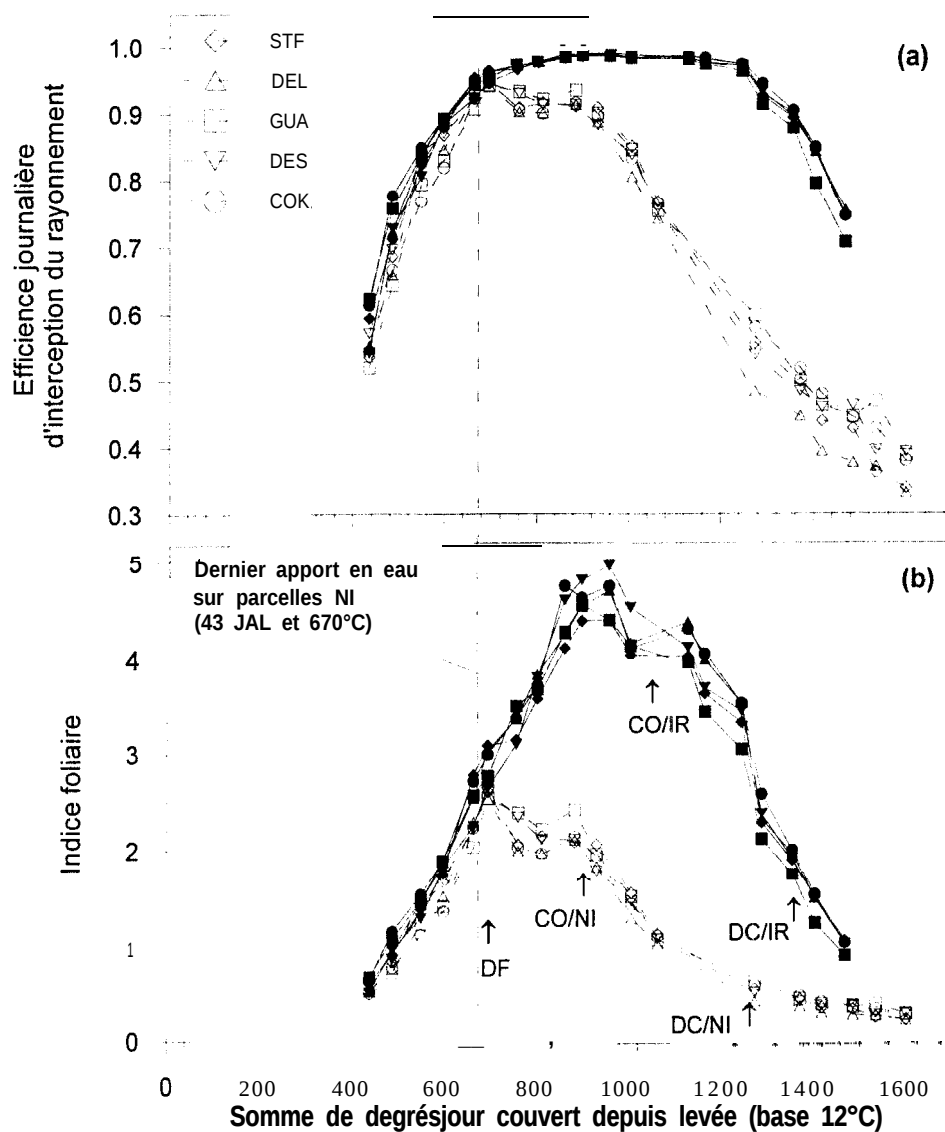


Figure 4-12 : Variations au cours du cycle de l'efficacité journalière d'interception du rayonnement, E_i (a) et de l'indice foliaire (b) mesurés en 1996.

E_i est égale à la valeur $(1-DIFN)$, DIFN fraction de ciel visible sous le couvert mesurée par l'appareil Licor LA12000.

Moyennes par variété et par régime hydrique (3 répétitions): régime irrigué (IR) en symboles pleins et régime non irrigué (NI) en symboles évides. Dates moyennes de début de floraison (DF), de cutout (CO) et d'ouverture de 1^{ère} capsule (DC) indiquées par des flèches.

(1130°C.j, soit 78 jours entre levée et «cutout» en moyenne sur les 3 années) jusqu'à COK (1030°C.j, soit 70 jours). En fin de cycle les écarts entre variétés des nombres de noeuds émis sur la tige principale sont significatifs chacune des 3 années. Les moyennes variétales en IR sur les 3 années sont de 26.6 (STF), 25.9 (DEL), 23.7 (GUA), 23.2 (DES) et 22.8 (COK) ($P < 0.001$ Annexe 4-3). Ces écarts en fin de cycle rendent compte d'écarts significatifs dans le même sens pendant toute la durée du cycle (non montré). On n'observe pas de différences de réponse au déficit hydrique de la durée d'émission des noeuds entre les variétés (Tableau 4-3).

Dans le cas de la variété COK on peut observer au champ que l'arrêt de développement du méristème apical est plus brutal que chez les autres variétés, aussi bien pour l'émission (Tableau 4-3) que pour l'élongation des noeuds (Figure 4-7).

4.4. Indice foliaire et efficience d'interception du rayonnement (E_i)

Comme nous l'avons mentionné au § 4-2-1 le passage de l'échelle du phytomère de la tige principale, à une échelle d'analyse de la surface foliaire par plante, est limité par l'importance de la surface foliaire portée par les branches [près de 60% de la surface foliaire totale par plante en période de LAI_{max}, d'après Oosterhuis et Wulfschleger (1988)]. Néanmoins la relation de la hauteur, ou du nombre de noeuds de la tige, avec le nombre de branches, et la relation souvent montrée entre les vitesses de développement de la tige principale et des branches (Mauney, 1986), permettent d'analyser les réponses de la plante au déficit hydrique à partir des réponses des phytomères de la tige.

4.4.1. Effets du déficit hydrique

Au début des mesures (28 JAL) le LAI est de 0.6. Il suit ensuite une augmentation exponentielle. Pour un LAI moyen de 2.4 au début de la floraison, l'efficience d'interception du rayonnement (E_i)^{iv} à l'échelle de la journée est de 0.92 (Figure 4-12). Sur les parcelles IR E_i reste maximale et proche de 1 tant que LAI est supérieur à 3, conformément aux résultats de Kharche (1984, cité par Landivar, 1991). Hearn (1969b) situe à ce même niveau la valeur de LAI à partir de laquelle le taux de production de matière sèche est maximal.

L'effet de l'arrêt des apports en eau sur le LAI est rapide et la différence entre parcelles IR et NI devient significative ($P < 0.05$) dès la date de 49 JAL, soit seulement 6 jours après la date de différenciation des régimes d'irrigation. On a montré que le niveau de

^{iv} L'efficience de l'interception (E_i) est le rapport de la quantité de PAR (rayonnement photosynthétiquement utile à la photosynthèse) intercepté par le couvert (PAR_i) à la quantité de PAR incident (PAR_0): $E_i = PAR_i / PAR_0$.

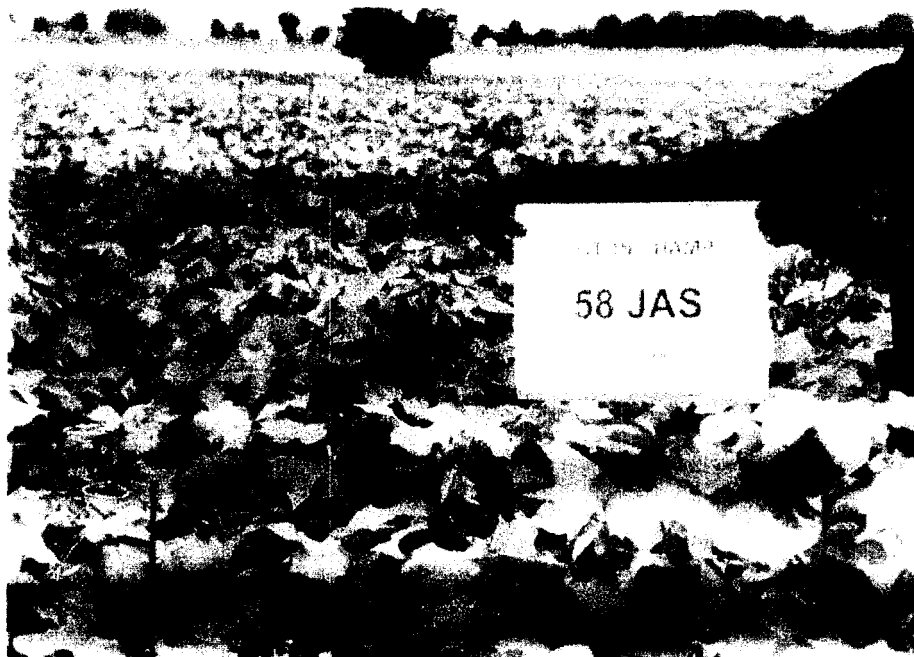


Photo 4-1 : Parcelles irriguées de l'essai 1996. Date de 58 jours après semis, ou 52 jours après levée (Photo prise autour du midi solaire)



Photo 4-2 : Parcelles non irriguées de l'essai 1996. Date de 58 jours après semis, ou 52 jours après levée, soit 9 jours après l'arrêt des apports en eau (Photo prise autour du midi solaire)

FTSW baissait rapidement sur les parcelles NI (Figure 3-5). L'arrêt de croissance du LAI en conditions NI s'explique à partir des effets rapides de la contrainte hydrique sur la vitesse d'émission (§ 4.3.2) et sur l'expansion des phytomères (§ 4.2.2).

On observe une baisse de LAI sur les plantes NI rapidement après l'arrêt des apports en eau. Cette baisse de LAI est un artefact lié à la technique de mesure et au mode de calcul du LAI à partir des mesures de rayonnement par l'appareil Licor LAI2000. En effet, le paramètre instantané effectivement mesuré, et à partir duquel le LAI est calculé, est la fraction de ciel visible sous le couvert : $DIFN^v$. Les mesures étant faites autour du midi solaire, on a pu observer quelques jours après l'arrêt des irrigations, un flétrissement des feuilles des plantes NI au moment des mesures, comme le montrent les photos (Photo 4-1 et 4-2) prises à 58 jours après semis (JAS), soit 52 JAL et 790°C.j après levée, et 9 jours après l'arrêt des apports en eau.

On peut également mentionner que l'appareil, s'il donne des mesures assez exactes du paramètre E_i , peut de la même façon introduire une source d'erreur dans les valeurs de LAI par variété, car le coefficient k (coefficient d'extinction) n'a pas été paramétré pour chaque variété.

Sur les parcelles NI, la décroissance finale du LAI correspond à la date d'arrêt d'émission des noeuds (CO sur la Figure 4-12), qui coïncide aussi avec une sénescence et une abscission prématurées des feuilles de la tige.

4.4.2. Différences variétales

On n'observe pas de différence significative de LAI entre les variétés, à aucune des dates de mesures aussi bien en culture irriguée qu'en culture non irriguée (Figure 4-12). En particulier le LAI maximum est le même et est atteint à la même date pour les 5 variétés, ce qui peut s'expliquer par l'observation faite au § 4.3.2 d'une compensation entre le rythme d'émission et la taille des feuilles, et peut-être aussi d'une compensation du développement de la tige principale et des branches. Sur un pas de temps assez long (quelques semaines) la corrélation entre la surface foliaire et la consommation en eau peut expliquer que des différences variétales éventuelles se trouvent masquées. Jusqu'à une valeur de LAI optimal une vitesse de croissance du LAI plus élevée doit entraîner rapidement une consommation d'eau du sol plus importante, donc une FTSW plus faible, ce qui doit en conséquence tendre à ralentir la croissance du LAI par réduction du nombre et de la taille des feuilles, Gerik et al

^v La valeur $DIFN$. *Diffuse Non Interceptance*, ou fraction de ciel visible sous le couvert est donnée par l'appareil Licor LAI2000. La valeur $(1-DIFN)$ peut être assimilée à E_i .

Tableau 4-4 : Indice foliaire (LAI) en 1995 à la date 78 JAL, soit 1130°C.j en IR et 1160°C.j en NI.

LAI estimé à partir de la pesée de toutes les feuilles d'une plante par parcelle dans chacune des 4 répétitions.

Variétés	LAI	
	IR	NI
STF	4.34	3.52
DEL	3.64	3.57
GUA	3.15	2.79
DES	-	2.68
COK	4.79	3.41
Moyennes	4.21	3.20
F Régimes	*	
ETR1 (ddl)	0.97 (3)	
F Variétés	NS	
F Interaction	NS	
ETR2 (ddl)	0.98 (30)	
CV (%)	26.8	

(1996a) comparent 2 variétés pour leurs réponses à une sécheresse postflorale. Bien qu'une différence de rendement en conditions de sécheresse soit observée entre ces 2 variétés celles-ci ne montrent pas de différences ni sur les valeurs de LAI pendant le cycle, ni sur sa variation en réponse au déficit hydrique. Wells et Meredith (1984a), dans une comparaison de 12 cultivars américains anciens et récents, ont mis en évidence des différences génotypiques sur le LAI mais n'ont pas trouvé de tendance particulière chez les cultivars récents. De même, Krieg (1983) n'a pas trouvé de relation entre le rendement et le LAI maximal.

On distingue cependant sur la Figure 4-12 de petites différences variétales de LAI à l'échelle de quelques jours, qui sont en cohérence avec les résultats présentés précédemment :

- en IR les variétés COK et DES atteignent un peu plus rapidement leur LAI_{max}. Ces variétés ont des tailles supérieures d'entre-nœuds (Figure 4-6) et de feuilles (Tableau 4-1), et leurs rythmes de développement sont plutôt inférieurs (Tableau 4-2). On peut donc penser, et à condition que les 2 variétés n'aient pas de différence importante d'architecture (part des feuilles des branches dans le LAI), que cette différence de LAI est davantage déterminée par la taille moyenne que par le nombre des feuilles.
- en conditions NI, et dans les premiers 10 jours suivant l'arrêt des apports d'eau, le LAI de GUA baisse moins rapidement que chez les 4 autres variétés. L'analyse de variance en série chronologique sur les 4 dates de mesure suivant la différenciation des régimes hydriques donne un F d'interaction variété x date de mesure significatif à $P = 0.054$. Cette observation est en cohérence avec le fait que l'élongation des premiers entre-nœuds (et donc probablement des feuilles) émis après la contrainte hydrique était relativement moins affectée chez GUA (Figure 4-8). La sensibilité du phyllochrone de cette variété à l'état hydrique du sol est cependant plus forte (Figure 4-11) mais sa contribution à l'évolution du LAI est probablement faible sur une période aussi courte. L'avantage de cette réponse à court terme du LAI, en terme d'interception du rayonnement, est cependant faible, car elle se situe à un moment où le E_i de toutes les variétés est déjà supérieur à 0.9.
- à l'inverse, en fin de cycle et en conditions IR, le LAI de GUA décroît plus rapidement que pour les autres variétés. En 1995, une seule date de mesure destructive de LAI à 78 JAL a montré de la même façon une infériorité, bien que non significative de GUA sur les autres variétés (Tableau 4-4). Cette baisse plus rapide du LAI pourrait être la résultante d'un puits reproducteur plus important chez cette variété (Chapitre 6),

induisant une sénescence plus rapide des feuilles.

- dans le cas de la variété DEL la baisse de LAI est accélérée sur les parcelles NI comparativement aux autres variétés. Le 2^{ème} facteur de sénescence foliaire, après l'importance du puits reproducteur, est celui de l'état hydrique foliaire. On ne peut pas relier dans le cas de DEL, comme dans le cas précédent, la baisse de LAI à l'importance du puits reproducteur, mais on peut rappeler la plus grande sensibilité des indicateurs d'état hydrique foliaire à une contrainte hydrique (FTSW) de cette variété (Chapitre 3, § 3.6.1).

4.5. Conclusion

- A l'échelle du phytomère, la réalisation des mesures de longueurs d'entre-nœuds sur une tige de cotonnier est simple et rapide, comparativement à la détermination des surfaces foliaires. Pour notre groupe de variétés, il est difficile de conclure à l'existence de différences de sensibilité au déficit hydrique de la croissance des phytomères, sur la base d'une seule série de mesures. En première analyse les différences observées sur la taille des entre-nœuds en fin de cycle semblent pouvoir s'analyser à partir de la connaissance de la date d'arrêt de croissance : COK a un arrêt précoce et marqué, ses entre-nœuds sont plutôt moins affectés par le déficit hydrique que ceux des autres variétés. A l'inverse, STF serait plus sensible sur les premiers phytomères émis (Tableau 4-3), mais elle maintient l'émission des phytomères et sa croissance plus longtemps (Figure 4-8).
- La réduction du nombre total de phytomères végétatifs de la tige principale sous l'effet d'un déficit hydrique résulte des baisses de vitesse d'émission et de durée de période d'émission de ces phytomères. Chez le cotonnier le rythme d'émission des feuilles baisse rapidement en fonction du niveau de dessèchement du sol (Figure 4-1 1). La sensibilité de cette composante de la croissance foliaire au déficit hydrique confirme les résultats obtenus aussi bien sur monocotylédones (Ben Haj Salah, '1996 sur maïs ; Lafarge, communication personnelle sur sorgho) que sur dicotylédones (Belaygue et al., 1996 sur trèfle ; Lecoœur et Guillioni, sous presse, sur pois).
- La croissance de l'indice foliaire du cotonnier est très sensible au déficit hydrique car toutes ses composantes (nombre de feuilles, surface foliaire individuelle, nombre de branches) sont réduites en relation avec le niveau de dessèchement du sol. Outre le nombre de feuilles évoqué ci-dessus, la taille individuelle finale de toutes les feuilles en développement pendant la contrainte hydrique est réduite par rapport à des plantes bien alimentées en eau. Ces résultats, déjà établis sur légumineuses (Lecoœur et al., 1995a ;

Belaygue et al., 1996) peuvent être étendus au cotonnier à partir de notre analyse de l'élongation des entre-noeuds. Le nombre et le développement des branches sur la plante n'ont pas été analysés dans notre étude, mais la simple observation des plantes suggère que les résultats obtenus par Belaygue et al. (1996) sur trèfle peuvent être étendus au cotonnier : (i) toutes les branches émises avant le début de la contrainte hydrique continuent leur développement, mais à un rythme plus lent et avec des feuilles plus petites que sur des plantes bien alimentées en eau, (ii) tous les bourgeons axillaires n'ayant pas émis une feuille avant le début de la contrainte sont inhibés. A l'échelle de la plante entière la combinaison de 3 composantes sensibles au déficit hydrique se traduit par un ralentissement de la croissance de la surface foliaire dès le début du déficit hydrique, voire un arrêt brutal si la FTSW chute trop vite (Figure 4-12).

- On observe des différences variétales significatives de rythme de développement et de taille d'organes végétatifs, aussi bien au niveau du potentiel génétique de la variété (mesuré sur les parcelles IR), qu'en terme de réponse de la variété au déficit hydrique. La vitesse d'émission des noeuds sur la tige principale ne semble pas être un bon critère de choix variétal car elle ne se traduit pas par une mise en place plus rapide de l'indice foliaire. Cette absence de relation peut être liée à la compensation entre la vitesse d'émission et la taille des phytomères à émettre. On peut également faire l'hypothèse d'une compensation entre la taille individuelle des phytomères et le nombre de phytomères émis simultanément sur la plante, c'est à dire le nombre de ramifications et leur rythme de développement. Chez le pois Combaud (1996) a observé par exemple, pour un même genotype dans des conditions induisant des différences de nombre de tiges, une corrélation négative entre la surface foliaire et le nombre de phytomères émis le même jour. Le stade "noeud émis hors de l'extrémité apicale" est pertinent pour raisonner la mise en place d'une surface foliaire interceptant du rayonnement, mais il est sous le contrôle de l'élongation (et donc de la croissance en biomasse) des organes du phytomère. Les compensations observées entre les composantes du LAI des différentes variétés (les évolutions du LAI et du Ei à l'échelle du cycle de culture sont les mêmes) traduisent donc probablement le partage des assimilats entre les différents phytomères en croissance sur la plante.

Par contre la vitesse de sénescence foliaire et donc la quantité de rayonnement intercepté en fin de cycle semble plus variable entre génotypes. Ceci ne peut cependant pas s'analyser sans prendre en compte le développement des organes reproducteurs (Chapitre 5) et ses conséquences sur la sénescence foliaire.

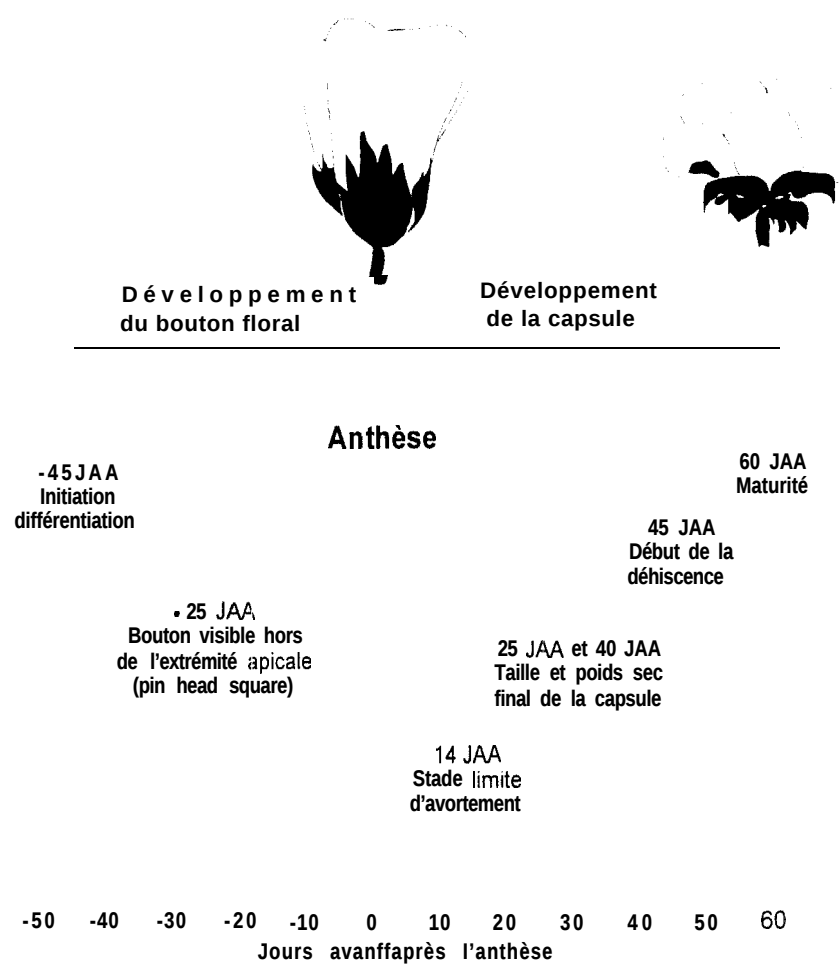


Figure 5-I : Stades de développement d'un phytomère reproducteur entre l'initiation¹ et la récolte de la capsule mature

5. DEVELOPPEMENT REP'RODUCTEUR. PRODUCTION DE SITES FRUCTIFERES

5.1. Introduction

5.1.7. Rappel sur le cadre d'analyse

Le rendement par plante peut être analysé comme le produit d'un nombre de fruits par plante et d'un poids moyen de coton graine par fruit (PMC). La baisse de production de coton graine par plante en conditions de déficit hydrique résulte d'une intégration des effets sur les phytomères individuels : effets du déficit hydrique sur les différentes étapes du développement conduisant du bouton floral à la capsule mûre. Ceci peut se traduire par l'absence de capsule mûre sur le phytomère (abscission) ou par un faible poids de coton par capsule. A l'échelle de la plante entière le rythme de production de sites fructifères et la durée de la floraison sont les variables qui peuvent expliquer une variation du nombre total de sites reproducteurs. Dans ce chapitre nous analyserons les effets du déficit hydrique sur le potentiel reproducteur, caractérisé par le nombre de sites reproducteurs (boutons floraux ou fleurs). Chaque phytomère reproducteur ayant une et une seule fleur, ce potentiel dépend de la vitesse de floraison sur les branches et de la durée de floraison. L'analyse des effets du déficit hydrique sur l'abscission ou l'avortement d'organes reproducteurs, et sur le nombre et le PMC, sera traitée dans le chapitre suivant.

5.12. Développement du phytomère reproducteur

5.1.2.1. Les différents stades de développement d'un phytomère reproducteur

Le développement d'un phytomère reproducteur est un long processus (environ 100 jours en conditions tropicales) qui va de l'initiation du bouton floral jusqu'à la déhiscence complète de la capsule mature, en passant par l'anthèse (Figure 5-1). Chez la plupart des cotonniers cultivés l'induction florale est insensible à la photopériode, contrairement aux types sauvages, et le premier bouton floral est initié peu de temps après la levée (Mauney, 1966) L'anthèse a lieu 3 à 4 semaines après le moment où le bouton floral devient visible, En conditions tropicales et en fonction des cultivars (genre *G. hirsutum*) et des conditions environnementales, la 1^{ère} branche fructifère est initiée sur le noeud de la tige de rang 5 à 8 au-dessus des cotylédons, et la 1^{ère} fleur s'ouvre entre 45 et 95 jours après le semis (Hearn et Constable, 1984a) La capsule atteint sa taille finale 25 à 30 jours après le jour de la

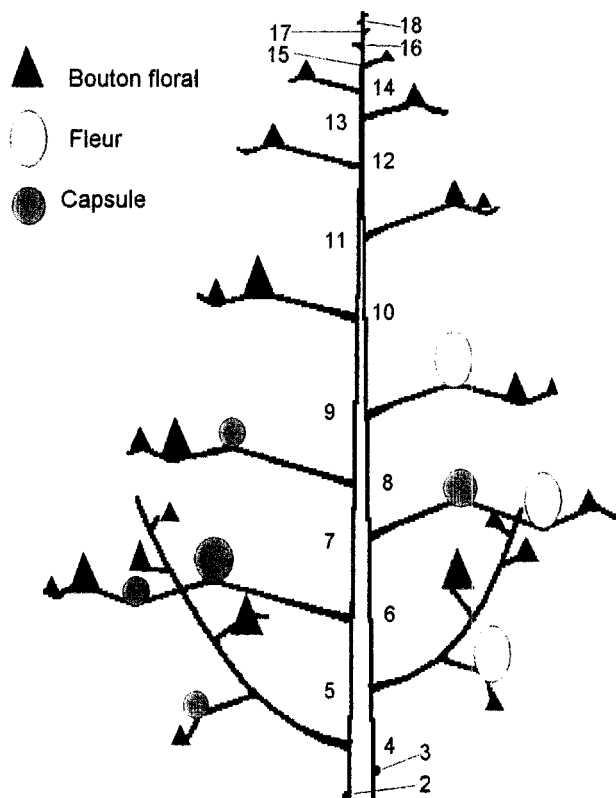


Figure 5-2 : Schéma théorique du développement reproducteur d'une plante de cotonnier en milieu de cycle de floraison et n'ayant aucun organe reproducteur chuté

Plante dont la tige a déjà émis 18 phytomères hors de l'extrémité apicale parmi lesquels:

- 3 noeuds dormants au dessus des cotylédons (niveau 0),
 - 2 noeuds portant une branche végétative (monopode),
 - 13 noeuds supplémentaires émis, dont 11 portant une branche fructifère (sympode).
- Nombre de noeuds NAWF égal à 9 : différence entre 18 noeuds émis et 9, comme numéro du noeud de la tige principale portant une branche fructifère ayant une fleur blanche sur le 1^{er} noeud.

Ce schéma est théorique et correspondrait approximativement, aux abscissions près, au développement reproducteur d'une plante intermédiaire entre une plante IR et une plante NI de 2996.



Photo 5-1 : Plante de cotonnier portant une fleur blanche en position de 1^{er} noeud sur une branche fructifère

5.1.2.3. Caractéristiques de la fibre et de la graine

Les différentes caractéristiques de la fibre et de la graine sont déterminées en partie par le génotype et en partie par les conditions environnementales ayant prévalu pendant la maturation de la capsule (Pan-y, 1982). Stewart (1986) a passé en revue les facteurs environnementaux ayant une incidence sur les différentes étapes de la croissance du fruit et de ses composantes : la température, l'alimentation carbonée, l'alimentation hydrique, l'humidité relative de l'air et la nutrition potassique. La quantité de fibre par capsule est corrélée à l'alimentation hydrique de la plante pendant la période comprise entre le début et le pic de floraison de la plante (Staggenborg et Krieg, 1994). Au niveau d'une capsule individuelle la fenêtre de sensibilité la plus grande des différentes caractéristiques qualitatives de la fibre et de la graine à un stress hydrique est comprise entre 15 et 25 jours après l'anthèse (Vigil et al., 1994). La bibliographie traitant des effets d'un déficit hydrique sur la qualité de la fibre présente des résultats souvent contradictoires pour ce qui concerne la ténacité. La longueur ainsi que la maturité de la fibre (indice micronaire) sont en général réduites par des stress hydriques intervenant pendant la floraison. La qualité du fil de coton issu de fibres produites en conditions de sécheresse est dépréciée par la présence de défauts, tels que graines non fécondées et fibres immatures (Vigil et al., 1991). Les caractéristiques de la graine (taille, poids, teneurs en huile et en protéines) sont plus sensibles à un déficit hydrique en période de maturation que les caractéristiques de la fibre (Stewart, 1986).

Les caractéristiques technologiques de la fibre, ainsi que le rendement à l'égrenage (pourcentage de la fibre dans le coton graine), sont des critères très importants en sélection cotonnière. La plupart des caractéristiques qualitatives de la fibre et de la graine ont un déterminisme génétique élevé (Meredith, 1984b ; Hau, 1997). Différentes caractéristiques morphologiques des organes reproducteurs servent de descripteurs botaniques entre et à l'intérieur des espèces du genre *Gossypium*. Le poids moyen des capsules présente une variation génétique (Wells et Meredith, 1984b), mais il est corrélé négativement avec le rendement (Meredith 1984b).

5.1.3. Développement reproducteur à l'échelle de la plante

Le développement reproducteur résulte de l'initiation de branches fructifères sur les noeuds de l'axe principal, et de l'initiation de phytomères reproducteurs sur ces branches (Figure 5-2). Le stade de l'anthèse est souvent utilisé pour suivre la production des phytomères reproducteurs le long des branches fructifères (« plastochrone floral horizontal »), ou le long de la tige sur les mêmes positions d'insertion de branches

fécondation, et commence à s'ouvrir entre 45 et 60 jours après l'anthèse (Wesketh *et al.*, 1972, Parry, 1982 ; Mauney, 1984)

Les capsules qui effectuent leur croissance après l'arrêt d'émission des phytomères ("cutout") ont une taille finale réduite et la qualité de leur fibre est dépréciée par rapport aux capsules émises plus tôt (Guinn, 1986).

5.1.2.2. Contrôle du développement du bouton floral en fruit

Le développement du bouton en fleur et le développement de la fleur en fruit sont principalement contrôlés par la température (Mauney, 1966 Constable, 1976 Hodges *et al.*, 1993)

L'alimentation carbonée d'une capsule est essentiellement assurée par la feuille du même phytomère (Oosterhuis et Wulschleger, 1988). Sa croissance est également influencée par les compétitions avec les autres organes présents sur la plante, en particulier avec la charge en capsules déjà nouées et ayant dépassé un stade limite de sensibilité à l'abscission (Krieg et Sung, 1986 ; Stewart, 1986) Le devenir d'un organe, rétention ou abscission, est lui aussi dépendant de la charge des fruits déjà en place (Stockton *et al.* 1961 ; Guinn et Mauney, 1984b ; Jenkins *et al.*, 1990b).

Chez le cotonnier, comme chez les autres plantes à croissance indéterminée (Guilioni, 1997 sur pois) on observe toujours un fort taux d'abscission de boutons floraux et de Jeunes capsules Ce taux est déjà important (70 à 80%) en conditions favorables, mais il augmente en réponse à différents facteurs environnementaux, au premier rang desquels la pression des insectes ravageurs et le déficit hydrique. Les organes reproducteurs sont particulièrement sensibles à l'abscission à 2 phases de leur développement autour du stade bouton floral, avec une sensibilité maximale dans la 1^{ère} semaine suivant l'apparition du bouton hors de l'extrémité apicale, et autour du stade jeune capsule, avec une sensibilité maximale entre 5 et 6 jours après l'anthèse et un âge limite de sensibilité 14 jours après l'anthèse (Cognée, 1975 Stewart, 1986) Cet âge de 14 jours après l'anthèse (JAA) au-delà duquel une capsule a une faible probabilité d'abscission correspond au stade auquel les graines passent en phase d'accumulation rapide de poids sec (Stewart, 1986). On peut donc assimiler ce stade au stade limite d'avortement (SLA) défini chez les légumineuses comme la fin des divisions cellulaires de l'embryon (Ney *et al.*, 1994). Les organes reproducteurs ayant franchi ce stade deviennent des puits prioritaires pour la plante (Jeuffroy et Vairembourg, 1991) Un stress hydrique (Ney *et al.*, 1994) ou thermique (Guilioni, 1997) intervenant après ce stade ne provoquera pas l'abscission de ces organes reproducteurs, mais plutôt des organes plus jeunes.

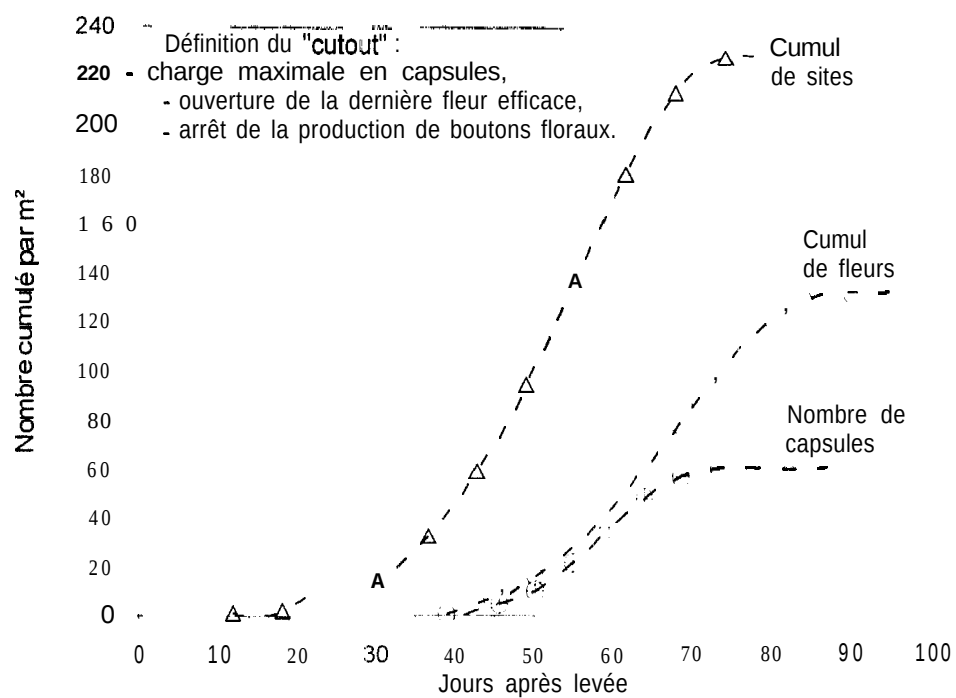


Figure 5-3 : Diagramme de production d'organes reproducteurs par m^2 : nombres de capsules par plante, et nombres cumulés de fleurs et de sites reproducteurs.

Productions cumulées de sites fructifères et de capsules reconstruites
à partir des valeurs en fin de cycle sur les plantes irriguées en 1996
Schéma adapté de Hearn et Constable (1984b).

successives (« plastochrone floral vertical »). Ces 2 rythmes de développement sont décrits par plusieurs auteurs comme étant clans un rapport à peu près constant et détermine génétiquement (Hesketh et *al.*, 1972 ; Hearn et Constable 1984a).

5.1.3.1. Nombre potentiel de sites fructifères et nombre de capsules

Le diagramme de la Figure 5-3, présente une dynamique de production des différents types d'organes reproducteurs par m^2 , établie à partir des données obtenues sur les plantes irriguées en 1996. Le nombre final de capsules récoltées résulte de la capacité potentielle de production de sites fructifères (nombre de boutons émis) corrigée des quantités d'organes tombés ou avortés pendant leur croissance.

Le nombre de sites fructifères émis est fonction à la fois des vitesses de développement des méristèmes de la tige et des branches, et de la durée de ces périodes de développement (Chapitre 4). Ceci explique que l'on trouve une bonne relation entre le nombre de sites totaux par plante et le nombre de ramifications ou la hauteur des plantes (Bruce et Romkens. 1965 ; Hearn, 1969a). La date d'arrêt d'émission des feuilles (« cutout ») conditionne la durée de la période de floraison utile car l'émission de boutons floraux cesse a cette date et les fleurs non encore ouvertes ont une faible probabilité de donner une capsule.

En conditions normales d'alimentation hydrique, 70 à 80% des boutons émis ne produisent pas de capsule (Hearn et Constable, 1984a). Cette différence entre le nombre total de sites émis et le nombre final de capsules récoltées, est due aux abscissions de boutons floraux et de jeunes capsules (§ 5.1.2.2). Une approche de cartographie de la production sur la plante a montré le rôle prépondérant des 1^{ères} et 2^{ndes} positions d'insertion sur les branches fructifères les plus basales dans le rendement de la plante (Jenkins et *al.*, 1990a et b Landivar et Hickey, 1997 ; Crozat, communication personnelle).

5.1.3.2. Contrôle du développement reproducteur à l'échelle de la plante entière

Les rythmes de développement morphogénétique de la tige principale et des branches fructifères sont fortement influencés par la température. Hodges et *al.* (1993) ont montré l'influence de la température moyenne journalière sur le nombre de jours entre la levée et l'apparition du 1^{er} bouton, ainsi que sur les vitesses de floraison verticale et horizontale.

Chez les plantes indéterminées, le ralentissement et l'arrêt du développement végétatif et reproducteur (arrêt d'émission des noeuds) résultent de l'action des graines en développement (montré par Combaud, 1996 sur pois). Ces dernières exercent une compétition trophique pour les ressources en carbone et en azote, et induisent un

changement d'équilibres hormonaux par leur production d'ABA et d'éthylène (Guinn, 1985a). Hearn et Constable (1984a) ont montré que la vitesse de production de boutons floraux (par degré.jour) sur la plante est fonction C_i la fois du nombre cumulé de sites déjà émis et du nombre de capsules nouées. Ceci illustre l'intégration existant chez les plantes indéterminées entre le rythme de développement reproducteur et la production de biomasse reproductrice. Cette régulation par les puits reproducteurs des différents déterminants du développement reproducteur (vitesse, arrêt, abscission), explique le fait que le pourcentage de fleurs produisant une capsule récoltée est stable sous des conditions variées d'alimentation hydrique (Stockton *et al.* 1961 ; Bruce et Römken, 1965 ; Harris *et al.*, 1992 ; Staggenborg et Krieg, 1993).

Le rythme de floraison mesuré par le nombre de fleurs par plante et par jour est peu sensible au déficit hydrique (Mc Michael et Hesketh, 1982 ; Guinn et Mauney, 1984a). Seuls des déficits hydriques sévères (potentiel hydrique foliaire à midi de - 2.4 MPa) avant la floraison peuvent réduire le rythme de floraison. Avec un retour à des conditions normales d'alimentation hydrique, le rythme de floraison n'est rétabli au niveau de celui d'une plante bien alimentée en eau qu'après 3 semaines (Mc Michael et Hesketh, 1982). Singh (1975) a mis en évidence une augmentation du nombre net de fleurs par plante chez des plantes soumises à un déficit hydrique préfloral comparativement à des plantes bien irriguées.

Globalement le développement reproducteur et la croissance des capsules sont moins sensibles au déficit hydrique que l'expansion foliaire (vitesse d'expansion et rythme d'émission de feuilles). La conséquence est que le nombre, ou le poids sec, de fruits par unité de surface foliaire et par plante augmente souvent avec un déficit hydrique (Krieg, 1983 Sequeira et El Zik, 1992 ; Riney *et al.*, 1997). Des observations similaires ont été faites chez le trèfle (Helaygue, 1996) et chez le pois (Combaud, 1996).

5.1.3.3. Pertinence physiologique de l'indicateur NAWF

En conditions hydriques non limitantes, la vitesse d'émission des noeuds hors de l'extrémité apicale baisse à partir d'un certain stade, puis s'annule (au « cutout »), alors que le rythme d'apparition des fleurs se poursuit normalement. En conséquence la position de la branche fructifère portant une fleur ouverte (de couleur blanche) sur son 1^{er} noeud (Photo 5-1) est de plus en plus proche de l'extrémité apicale (Mauney, 1986), et le nombre de phytomères apicaux « non fleuris » est de plus en faible. Le nombre de noeuds de la tige émis au-dessus de la branche fructifère en position de floraison de 1^{er} noeud, est appelé NAWF. « Nodes Above White Flower » (Oosterhuis *et al.*, 1993). Sur l'exemple donné sur la Figure 5-2, la tige de la plante avec 18 noeuds émis et une branche fructifère en position de

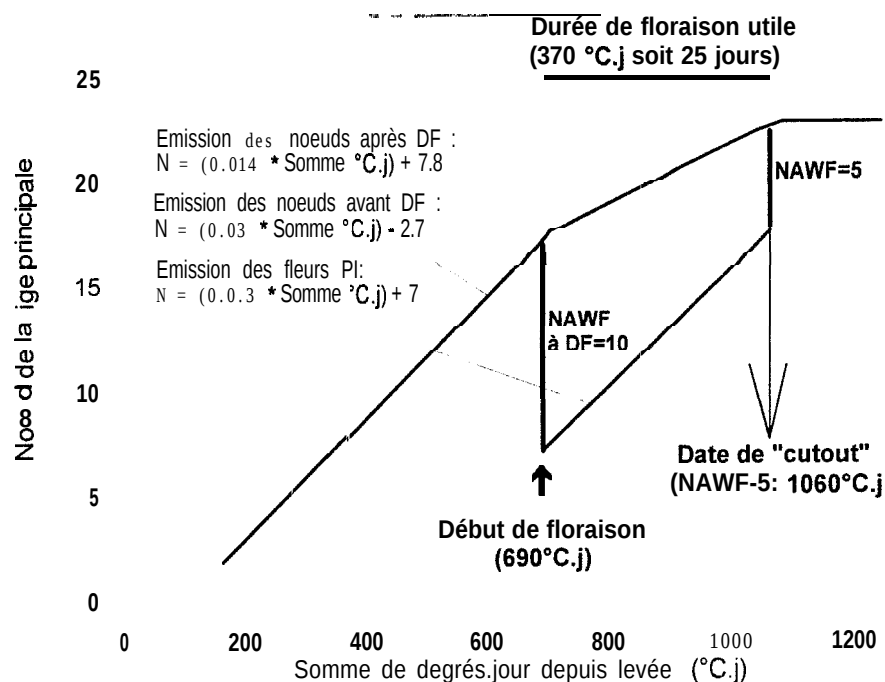


Figure 5-4 : Modèle simplifié du développement de l'émission des nœuds sur la tige et de la floraison à l'anthèse sur les positions de 1er nœud des branches fructifères (fleurs PI).

Exemple reconstitué à partir des données expérimentales d'un plant irrigué moyen en 1996. La progression de la floraison sur les 1^{ers} nœuds des branches fructifères a été reconstituée à partir de la valeur de NAWF en début de floraison (DF) et de la date à laquelle NAWF = 5.

Au début de la floraison 17 nœuds sont émis, la 1^{ère} BF est en position 7, et NAWF = 10. La période comprise entre DF et NAWF-5 correspond à la période de floraison utile.

floraison de 1^{er} noeud au niveau du noeud N°9, aurait à cette date un NAWF égal à 9 noeuds (n° 10 à 18).

La variation dans le temps du NAWF traduit donc la variation de la différence entre 2 vitesses de développement : rythme d'émission de noeuds et rythme d'émission de fleurs (Figure 5-4).

NAWF au temps t est égal à :

$$\text{NAWF}_t = \text{NPTP}_{\text{émis}} - \text{NPTP}_{\text{fleuris}} \quad (\text{Eq. 5-I})$$

. $\text{NPTP}_{\text{émis}}$: nombre de phytomères de la tige principale portant une feuille déployée au temps t (stade assimilé dans nos comptages de noeuds, à une taille d'entre-noeud de 5 à 8 mm pour le phytomère correspondant),

$\text{NPTP}_{\text{fleuris}}$: nombre de phytomères de la tige principale portant au temps t une branche fructifère avec au moins un site reproducteur ayant dépassé l'anthèse.

$$\text{NPTP}_{\text{émis}} = \text{Vitesse émission des feuilles} \times t$$

$$\text{NPTP}_{\text{fleuris}} = \text{Vitesse floraison verticale} \times (t - t_{\text{DF}}) + N_{\text{DF}}$$

• t_{DF} : date de début de floraison (°C.j), N_{DF} = nombre de phytomères émis au début de la floraison

Le NAWF peut donc être utilisé comme un indicateur de l'état de développement de la culture, dans la mesure où sa baisse rend compte de la proximité de l'arrêt d'émission des noeuds. NAWF rend aussi compte du changement de priorité entre la croissance des organes sources et puits d'assimilats, car le stade du « cutout » est lui même fortement déterminé par la charge en capsules (Bourland *et al.*, 1992). La connaissance de l'imminence de l'arrêt d'émission des noeuds, grâce au NAWF, peut être utile en rapport à différentes décisions sur la gestion de la culture : irrigations, traitements phytosanitaires, application de défolians et de régulateurs de croissance (Bourland *et al.*, 1994). Aux USA on a montré que la date à laquelle la valeur de 5 noeuds NAWF est atteinte, correspond bien avec la date de production des dernières fleurs utiles (Bourland *et al.*, 1992 ; Bourland *et al.*, 1997). Bourland *et al.* (1992) ont calculé pour chaque position de floraison un indice floral, basé sur un taux de rétention et un poids moyen de coton par capsule. Cet indice est égal au nombre de fleurs nécessaire pour produire une quantité donnée de coton. Il augmente de 53% lorsque l'on passe des valeurs de NAWF 6 à 5 puis de 154% lorsqu'on passe de NAWF 5 à 4. En d'autres termes, les capsules issues des fleurs émises après NAWF-5, ont une contribution faible au rendement par plante.

En raison de la plus grande sensibilité au déficit hydrique du développement végétatif (émission des noeuds de la tige principale), comparativement au développement reproducteur (rythme de floraison) (Mc Michael et Hesketh, 1982), la décroissance du

NAWF est accélérée en condition de déficit hydrique (Bourland et *al.*, 1992).

5 1.3.4. Variabilité génétique du développement reproducteur

En culture pluviale la précocité (durée de cycle plus courte et maturation plus rapide) est un caractère souvent recherché. Dans les programmes de sélection la précocité constitue un critère de choix au travers de variables comme la date d'ouverture de la première fleur, le niveau du noeud d'apparition de la 1^{ère} branche fructifère sur la tige, le NAWF, ou encore le pourcentage relatif de la 1^{ère} récolte dans des récoltes échelonnées (Hesketh et *al.*, 1975 ; Bourland et *al.*, 1991 ; Benson et Vories, 1995 ; Hau, 1997).

Le rythme du développement reproducteur est cependant rarement analysé, excepté dans le cas des génotypes à forme de feuille découpée (okra). Des comparaisons d'isolignées de type normal et okra, ont montré l'existence d'un rythme de production de fleurs plus rapide et d'un taux d'abscission supérieur chez le type okra (Kerby et Buxton, 1976 ; Landivar et *ai.*, 1983 ; Heitholt, 1993). Bien que fondamentalement le cotonnier soit une plante indéterminée, on distingue des types variétaux plus ou moins déterminés (date d'arrêt d'émission des noeuds plus ou moins précoce). Ces types variétaux se distinguent par leur capacité à redémarrer, si les conditions hydriques le permettent, un cycle de floraison après la date d'arrêt d'émission des noeuds (Quisenberry et Roark, 1976).

5.1.4. Objectifs

Les éléments présentés ci-dessus permettent d'identifier un cadre d'analyse de la réponse du développement reproducteur des variétés au déficit hydrique, basé sur les composantes du rendement et sur la vitesse et la durée d'émission des organes reproducteurs. Ce cadre d'analyse peut prendre la forme d'un modèle simple de décomposition du rendement par plante :

$$\text{Rendement} = \text{Nombre de capsules} \times \text{PMC}$$

$$\text{Nombre de capsules} = \text{NSR}_{\text{émis}} - \text{NSR}_{\text{avortés}}$$

$$\text{NSR}_{\text{émis}} = \text{Vitesse d'émission} \times \text{durée de la période d'émission}$$

- $\text{NSR}_{\text{émis}}$: nombre de sites reproducteurs émis,
- $\text{NSR}_{\text{avortés}}$: nombre de sites reproducteurs ayant subi une abscission ou un avortement,
- PMC : Poids moyen capsulaire.

Les résultats portant sur le nombre de capsules, sur l'abscission et sur le poids moyen capsulaire seront analysés dans le Chapitre 6, en même temps que la production de coton graine.

Tableau 5-1 : Nombre cumulé final de sites fructifères émis par m² et par variété : valeur en irrigué et écart relatif en non irrigué : $[(NI-IR)*100/IR]$.

Comptages faits sur 6 plantes par parcelle : dénombrement des organes présents (capsules, fleurs et boutons avortés) et des cicatrices traces d'abscission.

Variétés	1994		1995		1996	
	IR	(NI-IR)%	IR	(NI-IR)%	IR	(NI-IR)%
STF	236	-16	232	-8	242	-41
DEL			222	-22	208	-35
GUA			228	-12	229	-28
DES	198	-15	220	-18	236	-35
COK			210	-5	224	-35
Moy.	217	-16	222	-13	228	-35

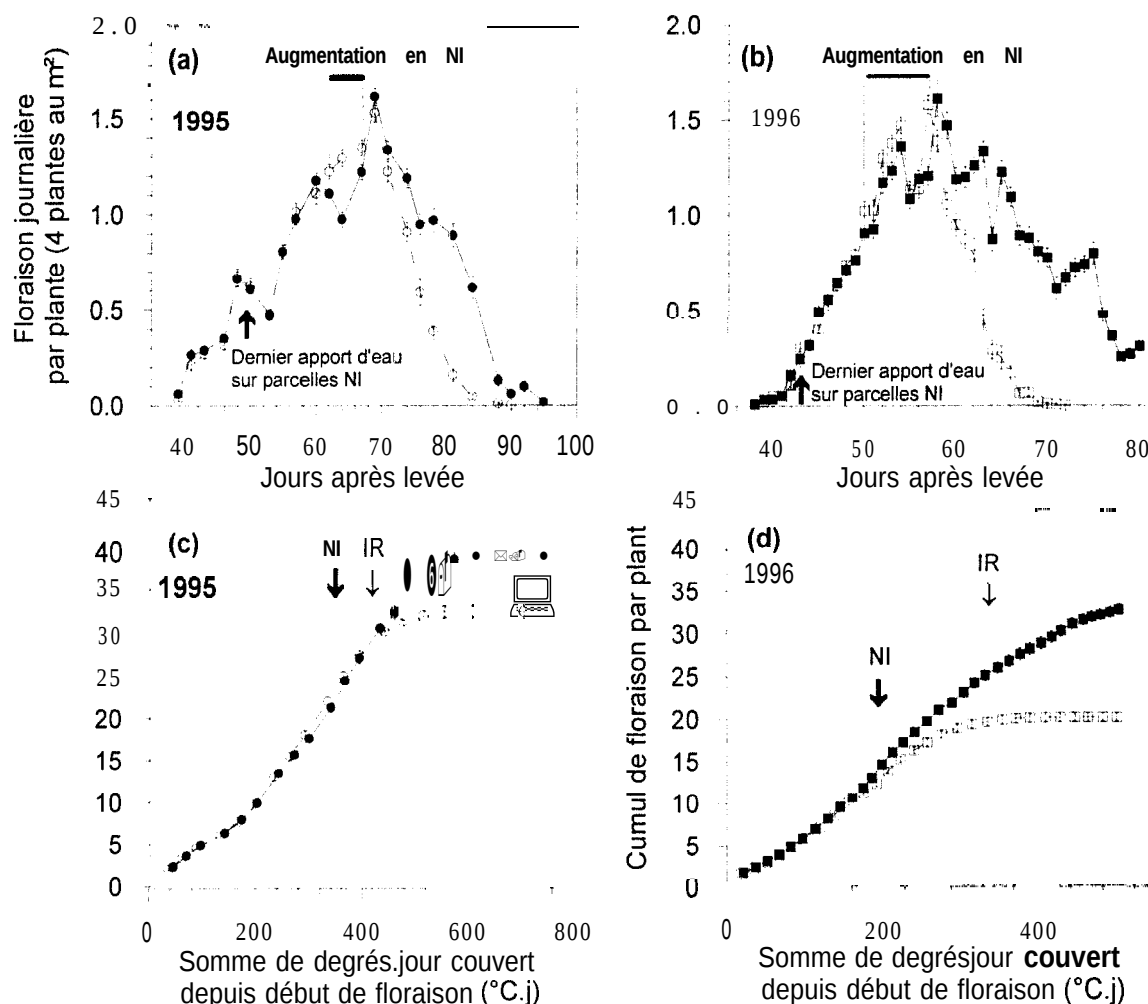


Figure 5-5 : Floraison journalière par plante et par régime hydrique en fonction des jours après levée en '1995 (a) et 1996 (b). Floraison cumulée par plante en fonction des sommes de degrés.jour (températures de couvert) depuis levée en 1995 (c) et 1996 (d).

Moyennes des régimes hydriques (5 variétés x 3 et 4 répétitions) et intervalles de confiance à 5%. Régime irrigué (IR) en symboles pleins et régime non irrigué (NI) en symboles évidés. Dates de cutout (NAWF-5, ou encore ouverture de la dernière fleur utile) moyennes figurées par des flèches.

Les objectifs de ce chapitre sont :

- d'analyser les effets du déficit hydrique sur l'évolution au cours du cycle du nombre de sites reproducteurs potentiels (nombre de boutons floraux et de fleurs). On analysera plus particulièrement les effets du déficit hydrique sur la vitesse de production des fleurs et sur la durée de la floraison.
- de tester l'intérêt de l'indicateur NAWF dans le cadre d'une analyse intégrée du développement végétatif et reproducteur à l'échelle de la plante entière, et comme un indicateur permettant d'estimer une durée de période reproductive utile pour la production par plante.
- de caractériser la variabilité de notre groupe de variétés sur ces caractères du développement reproducteur.

5.2. Evolution de la production de fleurs au cours du cycle

5.2.1. Effets du déficit hydrique

5.2.1.1. Nombre potentiel de sites reproducteurs par plante

Sur les plantes irriguées (IR) le nombre total de sites fructifères (boutons floraux) produits au cours du cycle est le même pour les 3 années (Tableau 5-I). Le déficit hydrique a relativement peu d'effet sur ce potentiel reproducteur, sauf en année très sèche comme 1996. L'intérêt de cet indicateur par rapport à l'analyse de la production est cependant limité, car il n'est généralement pas relié au nombre final de capsules ni au rendement (Riney et al. 1997). Un nombre important des boutons floraux émis après le « cutout » n'atteignent pas le stade de l'anthèse, soit parce que leur développement est bloqué, soit à la suite d'une abscission (Bourland et al., 1992).

Le nombre total de fleurs cumulé sur le cycle, ou à la date du « cutout » (nombre de fleurs utiles), donne une estimation plus pertinente du potentiel reproducteur par plante.

5.2.1.2. Nombre de fleurs

Bien que les plantes aient ouvert leurs premières fleurs à peu près à la même date en 1995 et 1996 (Figures 5-5a et b), les courbes de floraison sont décalées d'une douzaine de jours en 1995 la progression de la floraison a été retardée sur l'ensemble des plantes à la suite d'une attaque de chenilles d'*Helicoverpa armigera* Hubn. qui s'est produite peu avant la floraison et a provoqué une perte de boutons floraux.

Chaque année, les plantes NI ont présenté de façon transitoire et sur une période

Tableau 5-2 : Nombre cumulé final de fleurs par m² et par variété : valeur en irrigué et écart relatif en non irrigué : $[(NI-IR)*100/IR]$.

Comptages journaliers de fleurs faits sur les parcelles utiles (9 m²) sur l'ensemble du cycle.

Variétés	1995		1996	
	IR	(NI-IR) %	IR	(NI-IR) %
STF	158	- 18	119	- 36
DEL	165	- 21	137	-39
GUA	151	-14	132	- 35
DES	157	- 18	134	- 40
COK	168	- 17	134	- 42
Moy.	160	- 18	131	- 38

Tableau 5-3 : Date d'ouverture de lère fleur moyenne par plante en cumul de degrés.jour de couvert (°C.j) depuis la levée et en jours après levée entre parenthèses.

Variété	1994	1995	1996
	°C.j J A L	°C.j J A L	°C.j J A L
STF	685 (46.3) b	672 (44.9) b	705 (45.7) c
DEL	700 (47.0) b	665 (44.4) b	695 (44.9) bc
GUA	630 (42.3) a	630 (41.8) a	680 (44.0) a
DES	675 (45.8) b	642 (42.5) a	700 (45.3) c
COK	650 (44.0) ab	620 (41.0) a	687 (44.4) ab
Moyenne	675 (45.1)	646 (42.9)	693 (44.9)
F variétés	x x	xx	xx

d'environ une semaine, une augmentation nette du nombre de fleurs par plante par rapport aux plantes IR (Figures 5-5a et b, et Annexe 5-1 pour l'année 1996). En 1995 les plantes NI ont produit 9 fleurs entre les jours 61 et 68, contre seulement 7.8 fleurs pour les plantes IR (différence significative à $P=0.06$). En 1996 ce phénomène est visible également (11.5 et 10 fleurs produites entre les jours 47 et 57' sur les plantes NI et IR) mais la différence n'est pas significative. Cette stimulation de la floraison par le déficit hydrique a été observée par Singh (1975) et Fernandez et al. (1996) sur des cotonniers ayant subi un déficit hydrique avant le début de la floraison. Cependant cet effet pourrait s'expliquer, dans nos expérimentations, par le fait que les plantes NI subissent une température de couvert plus élevée que celle des plantes IR (Chapitre 3. § 3.4.2). Sur ces plantes, la durée de la phase de développement de bouton à fleur peut être raccourcie par une augmentation de la somme de températures vécue chaque jour par la plante (Annexe 4-l). En effet, lorsqu'on rapporte le nombre de fleurs par plante aux sommes de températures de couvert (degrés.jour) accumulés depuis le début de la floraison le décalage entre les courbes de floraison des plantes IR et NI de 1996 est réduit (Annexes 5-lb et c). L'accélération de la floraison par le déficit hydrique résulte donc en partie de l'échauffement du couvert. Cet effet est transitoire et une diminution significative de la floraison journalière des plantes NI comparativement aux plantes IR intervient 26 jours après l'arrêt d'irrigation en 1995 (Figure 5-5a) et 15 jours après en 1996 (Figure 5-5b). En fin de cycle le nombre cumulé de fleurs par plante est donc beaucoup plus faible sur les plantes NI (Tableau 5-2 et Figure 5-5c et d). Conformément aux résultats de Grimes et al. (1970) cette réduction du nombre de fleurs résulte principalement d'une chute des boutons floraux l'initiation des boutons floraux étant comparativement moins affectée par le déficit hydrique (§ 5.2.1 1).

5.2.2. Différences variétales

Bien que le choix des variétés se soit fait au sein d'un groupe de date de floraison identique (§ 2.3.1), on peut distinguer les variétés sur la base de la date moyenne d'ouverture de la première fleur par plante (Tableau 5-3). Les variétés STF et DEL sont un peu plus tardives que les 3 autres variétés, l'écart moyen sur les 3 années entre la variété la plus précoce (GUA) et la variété la plus tardive (STF) étant de 40°C.j (3 jours).

Les variétés ne présentent pas de différence significative pour le nombre cumulé final de sites reproducteurs (Tableau 5-1), de fleurs (Tableau 5-2) ou pour le niveau de réduction de chacune de ces variables en réponse au déficit hydrique. On observe cependant chaque année un plus grand nombre de sites reproducteurs en culture irriguée pour la variété STF. Bien que cette variété commence à fleurir plus tard que les autres, elle produit plus de

Tableau 5-4 : Durées en sommes de degrés.jour de couvert (°C.j) de la période comprise entre le début de la floraison et la date de NAWF-5 : durée de floraison utile. Valeur en irrigué en °C.j et en nombre de jours entre parenthèses. Valeur en non irrigué : écart avec le régime IR en jours et en % : $[(NI-IR)*100/IR]$.

Variété	1994			1995			1996		
	IR	NI-IR		IR	NI-IR		IR	NI-IR	
	°C.j	jours	%	°C.j	jours	%	°C.j	jours	%
STF	510 (38.7)	-6.5 (-17)		420 (30.3)	- 1.9 (-6)		400 (27.3)	- 13.9 (- 50)	
DEL	450 (35.0)	- 4.9 (-14)		410 (29.7)	- 5.2 (-18)		360 (24.3)	-12.6 (-52)	
GUA	500 (38.3)	-7.9 (-21)		410 (29.6)	- 6.1 (-21)		360 (24.2)	-10.0 (- 41)	
DES	390 (30.2)	- 3.9 (-13)		390 (28.0)	- 4.5 (-16)		370 (25.0)	-13.3 (-53)	
COK	390 (30.2)	- 3.6 (-12)		390 (27.8)	- 5.6 (-20)		350(23.8)	- 11.5 (- 48)	
Moyenne	448 (34.5)	- 5.4 (-16)		405 (29.1)	- 4.7 (- 16)		369 (24.9)	-12.2 (-49)	

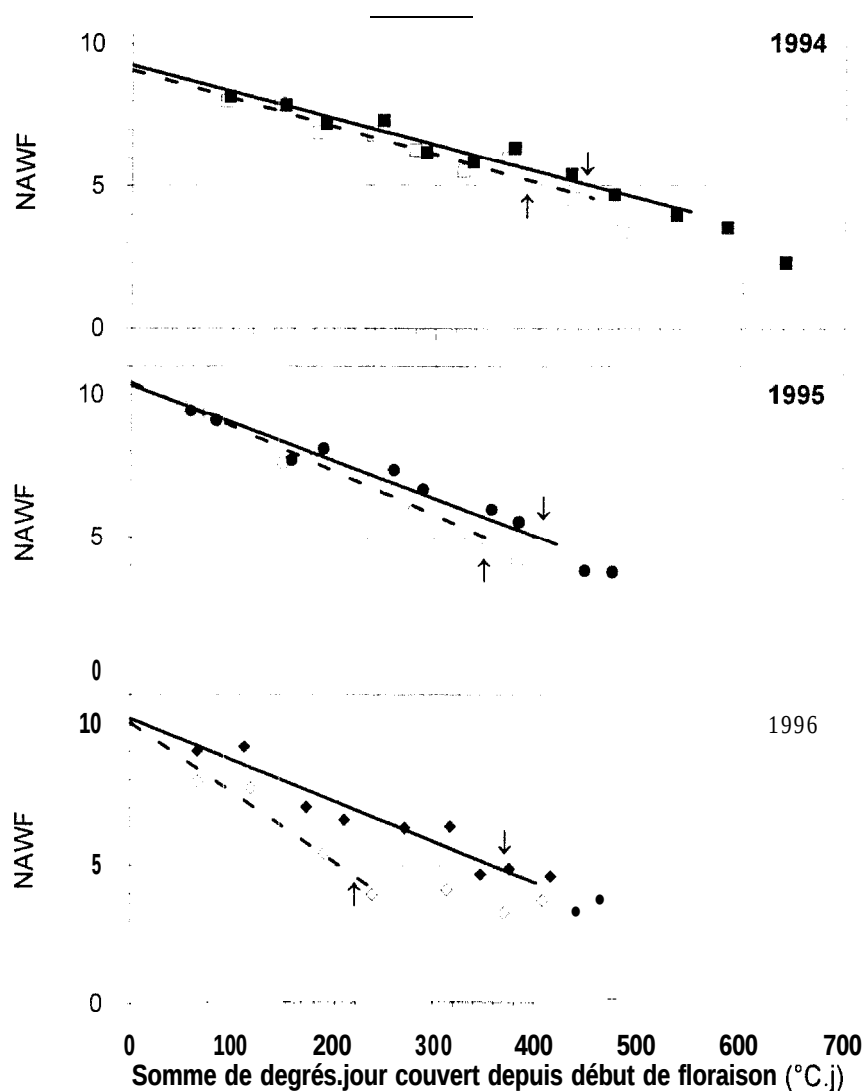


Figure 5-6 : Evolution du NAWF par régime hydrique en fonction des sommes de températures de couvert depuis début de floraison en 1994, 1995 et 1996.

Moyennes des 5 variétés dans 3 ou 4 répétitions). Positions respectives des valeurs moyennes de NAWF □ 5 sur les 5 variétés indiquées par des flèches.

phytomères et de branches fructifères sur la tige principale (Annexe 4.1) et met donc en place un plus grand nombre de boutons floraux (Tableau 5-1). Par contre STF n'est pas supérieure aux autres variétés pour le nombre cumulé de fleurs (Tableau 5-3)

Pour passer de chacun des 2 termes, nombre cumulé de sites reproducteurs et nombre cumulé de fleurs, au nombre final de capsules récoltées, il faut introduire un terme d'abscission et d'avortement (Chapitre 6) : taux d'avortement total expliquant la différence entre les nombres de sites et de capsules, et taux d'avortement des capsules expliquant la différence entre les nombres de fleurs et de capsules (Figure 5-3).

5.3. NAWF et durée de floraison utile

5.3.1. Effets du déficit hydrique sur NAWF et sur la durée de floraison

5.3.1.1. NAWF

En début de floraison le nombre de noeuds émis au-dessus de la dernière fleur blanche (NAWF) est en moyenne de 9 en 1994 et de 10 en 1995 et 1996 (Figure 5-6). Au cours de la floraison le NAWF baisse régulièrement et on peut établir une régression linéaire entre la somme de degrés-jours depuis la floraison et la valeur de NAWF, au moins jusqu'à une valeur de 5. La date à laquelle cette valeur de NAWF-5 est atteinte a été déterminée à partir de cette régression linéaire pour chacune des combinaisons variété x régime hydrique x année (Tableau 5-4). Conformément aux travaux de Bourland *et al.* (1992 et 1997), nos observations montrent que pour des valeurs de NAWF inférieures à 5 la floraison progresse encore vers le sommet de la plante (NAWF atteint théoriquement une valeur nulle), mais ces fleurs ne produisent généralement pas de capsules.

Le déficit hydrique augmente la pente de la droite de régression entre le NAWF et la somme des températures (vitesse de décroissance du NAWF), par rapport aux plantes irriguées (Figure 5-6). Cet effet est davantage marqué en 1996 où le déficit hydrique est plus sévère. Sur les 3 années l'accélération de la vitesse de décroissance du NAWF par rapport à la valeur minimale de cette vitesse (obtenue sur les plantes IR de 1994) est fortement corrélée au niveau moyen de FTSW pendant la floraison (Figure 5-7). Le NAWF étant la différence entre la vitesse d'émission des noeuds et la vitesse d'émission des fleurs (§ 5.1.3.3.) ce résultat était prévisible. En effet la vitesse d'émission des noeuds sur la tige principale diminue avec la FTSW (Chapitre 4, Figure 4. II), tandis que la vitesse de floraison est peu affectée par le déficit hydrique (Figure 5-5c, 5-5d et 5-7). Les vitesses de floraison par régime hydrique données sur la Figure 5-7 pour les 2 années 1995 et 1996 ont été

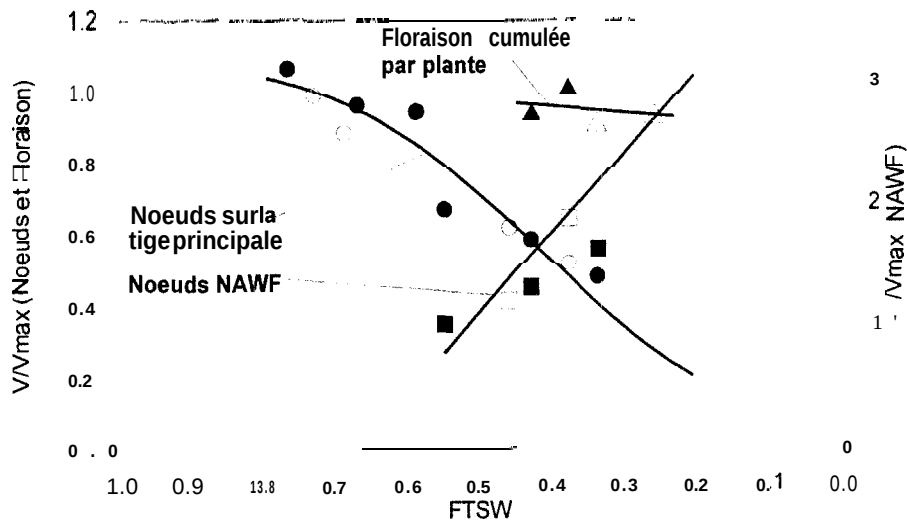


Figure 5-7 : Vitesses relatives ($V/vitesse\ maximale$) de développement en fonction de la FTSW moyenne. Moyennes par régime hydrique sur 1 ou 2 périodes de développement.

Emission des noeuds (ronds) et NAWF (carres) sur 3 années, floraison (triangles) sur 2 années. Régime irrigué (symboles pleins) et non irrigué (symboles évidés).
 Noeuds sur les 2 périodes : entre levée et début de floraison (DF) et entre DF et "cutout". NAWF et floraison entre DF et "cutout".
 Vitesse en nombre de noeuds, ou en nombre de fleurs cumulées par m^2 et par $^{\circ}C.j$,
 Dans le cas de NAWF le déficit hydrique accélère la vitesse de décroissance, et V/V_{max} est donc supérieur à 1.

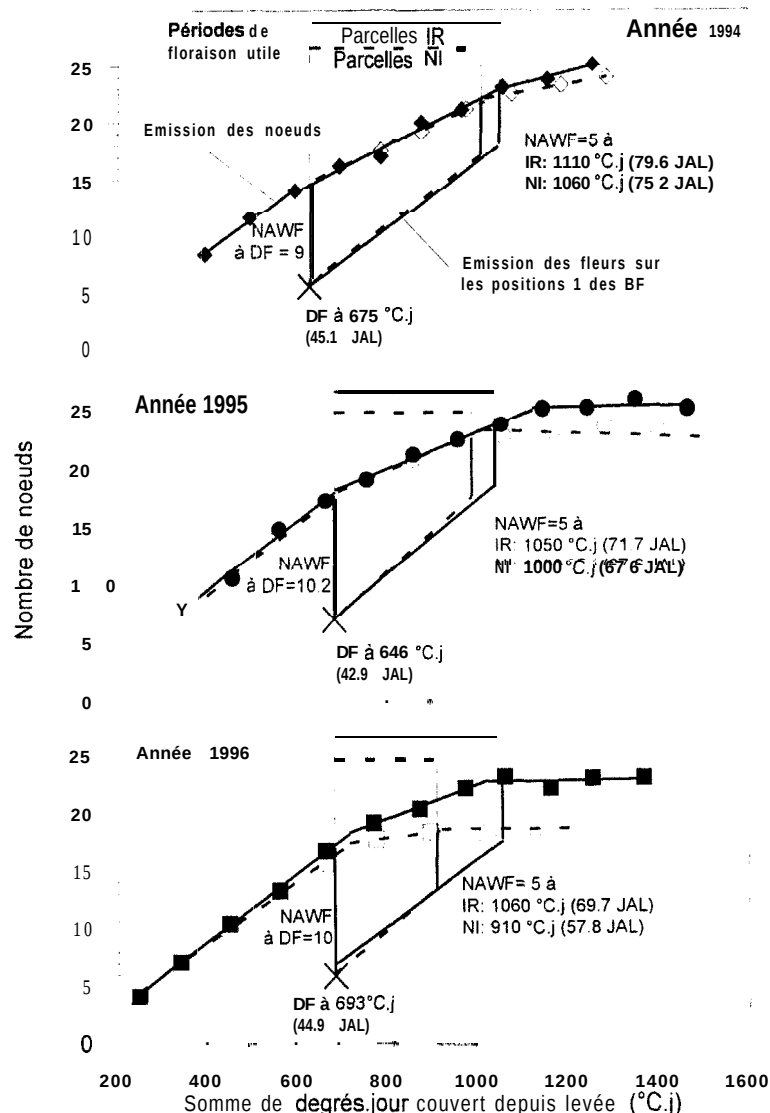


Figure 5-8 : Schémas reconstitués par régime hydrique et par année de la production des noeuds et de la floraison sur les lères positions des branches fructifères.

Développement de la floraison reconstitué à partir de la valeur de NAWF au début de la floraison.
 Sommes de degrés.jour calées sur les valeurs initiales de 1996. Moyennes des régimes irrigué (IR, symboles et trait plein) et non irrigué (NI, symboles évidés et trait pointillé). Positions des dates et valeurs de NAWF à DF et au "cutout" (NAWF = 5), et durées des périodes de floraison utile indiquées.

calculées pendant la période de floraison utile (entre début de floraison et « cutout ») à partir des Figures 5-5c et d. Cette vitesse intègre toute la floraison par plante, et la comparaison avec NAWF (floraison des seuls premiers phytomères des branches fructifères) est possible en raison de la proportionnalité entre les rythmes de floraison horizontaux et verticaux (Hearn et Constable, 1984a). Elle est exprimée en valeur relative de la vitesse observée sur les plantes IR en 1995. Cette différence de sensibilité des rythmes de production de noeuds et de fleurs au déficit hydrique a déjà été montrée sur cotonnier (Mc Michael et Hesketh 1982), et sur trèfle (Belaygue, 1996) mais son implication dans l'évolution du NAWF n'avait, à notre connaissance, jamais été analysée.

La progression pendant la durée de la période de floraison utile, du niveau nodal de la floraison sur les 1^{ères} positions des branches fructifères (différence entre le total des noeuds émis et le niveau NAWF) portées par les phytomères successifs de la tige principale a été reconstituée sur la Figure 5-8. En effet, compte tenu de l'évolution en fonction des sommes de degrés.jour de l'émission des noeuds (Figure 4-9) et de NAWF (Figure 5-6), on peut reconstituer ces droites à partir de 2 points : date de début de floraison (et valeur de NAWF à cette date) et date à laquelle NAWF prend la valeur 5. On observe que chaque année les rythmes de progression de la floraison des plantes irriguées et non irriguées sont les mêmes, ce qui confirme la faible sensibilité du rythme de floraison au déficit hydrique (Figure 5-7).

5.3.1.2. Durée de la période de floraison utile

La période de floraison utile est définie comme la période pendant laquelle les fleurs qui participeront au rendement se mettent en place (Bourland *et al.*, 1997). Elle se termine à l'arrêt d'émission des noeuds (« cutout ») qui correspond également à la date à laquelle $NAWF = 5$ (§ 4.3.3). Cette valeur de NAWF est atteinte d'autant plus tôt que le déficit hydrique est important (Figures 5-6 et 5-8) puisque la vitesse de réduction du NAWF est proportionnelle à la FTSW (Figure 5-7). La durée de floraison utile est donc raccourcie par l'effet du déficit hydrique sur la fin d'émission des noeuds (Figure 5.8). Ce raccourcissement du cycle, si on l'exprime en nombre de jours (Tableau 5-4), est en fait plus important que celui représenté en degrés.jours sur la Figure 5-8 car le couvert est plus chaud en culture non irriguée. La Figure 5.9 montre que la durée de floraison utile diminue avec la FTSW moyenne calculée entre début floraison (DF) et fin d'émission des noeuds (CO). Par ailleurs, la Figure 5-10 montre que pour l'ensemble des conditions hydriques et des variétés, le nombre de sites reproducteurs émis par la plante est corrélé avec la durée de floraison utile,

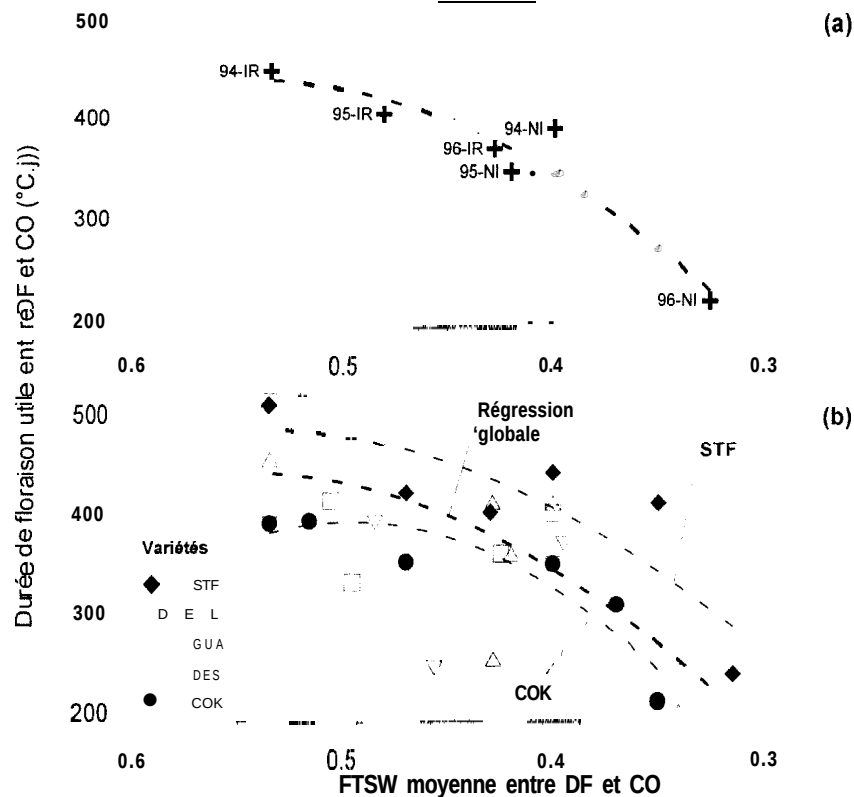


Figure 5-9 : Relation par régime hydrique et par année (a) : entre la durée de la période de floraison utile entre début de floraison et cutout exprimée en degrés.jour et la FTSW ; (b) : idem par variété

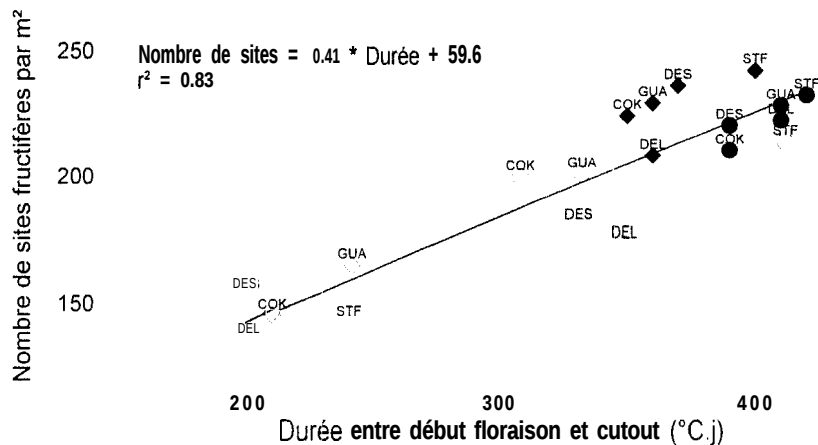


Figure 5-10 : Relation entre le nombre de sites fructifères cumulé total par m² et la durée de la période de floraison utile (°C.j) comprise entre le début de la floraison et le cutout.

Comptages de sites totaux effectués sur 6 plantes par parcelle élémentaire en 1995 (ronds) et 1996 (losanges). Moyennes variétales sous régime irrigué (symboles pleins) et non irrigué (symboles évidés) dans 3 (1996) et 4 (1995) répétitions

Tableau 5-5 : Caractéristiques variétales : nombre de noeuds dormants et de branches végétatives, nombre de noeuds au début de la floraison (DF)

Variété	Noeuds dormants	Branches végétatives	Niveau de 1 ^{ère} BF	NAWF _{DF}	Noeuds total à DF (N _{DF})
STF	3.4	2.8	6.2	10.3	16.5
DEL	3.1	2.8	5.9	10.3	16.2
GUA	3.4	2.4	5.8	9.6	15.4
DES	2.8	2.1	4.9	9.3	14.2
COK	2.6	2.9	5.5	8.9	14.4
Moy.	3.1	2.6	5.7	9.7	15.3

Cette observation apporte une indication, soit d'une inversion de classement des variétés entre les rythmes de développement reproducteur horizontal (le long des branches fructifères) et vertical (le long de la tige), soit d'une compensation entre les durées de développement des 2 types de **méristèmes**. On sait en effet que le rapport entre les plastochrones verticaux et horizontaux est stable face à des variations environnementales, mais présente par contre une part de variabilité génétique (Hearn et Constable, 1984a). Selon ces hypothèses, les variétés STF et DEL, de rythme de développement de la tige plus rapide, auraient soit des rythmes de développement le long des branches fructifères plus lents, soit des durées de développement par branche fructifère plus courtes.

5.3.2. Différences variétales

Au début de la floraison, les variétés STF et DEL ont une valeur de NAWF et un nombre de noeuds émis supérieur aux autres variétés (Tableau 5-5). Ceci s'explique par leur vitesse d'émission des noeuds supérieure (Chapitre 4, Tableau 4-2).

Le classement des variétés en IR pour la durée de la floraison utile est semblable les 3 années (Tableau 5-4) : on retrouve de façon régulière la variété STF dont la durée est plus longue et COK dont la durée est plus courte. L'écart entre ces 2 variétés extrêmes est stable sous les différentes conditions d'alimentation hydrique (Figure 5-9b). La variété qui est la plus précoce pour le début de la floraison (COK comparée à STF, Tableau 5-3) est aussi celle qui a la durée de floraison la plus courte, quel que soit le niveau de déficit hydrique (Figure 5-9b).

5.4. Conclusion

- La vitesse de floraison est peu sensible au déficit hydrique, aussi bien à l'échelle de la tige principale (Figure 5-8) qu'à l'échelle de la plante entière (Figure 5-7). Par contre la durée de floraison utile est réduite en fonction du niveau de déficit hydrique (Figure 5-9), et c'est cette durée qui détermine la variation du nombre de sites reproducteurs totaux (Figure 5-10).
- Nos résultats montrent que l'arrêt d'émission des phytomères hors de l'extrémité apicale, correspond à la date à laquelle le nombre de noeuds au-dessus de la dernière fleur blanche (NAWF) atteint la valeur 5, ce qui confirme les travaux d'Oosterhuis et al. (1993). Cette valeur de NAWF = 5 permet donc de dater le « cutout » qui marque la fin de la période de floraison utile. La baisse du NAWF avec le déficit hydrique résulte de la différence de sensibilité au déficit hydrique des vitesses d'émission des noeuds (forte sensibilité) et des fleurs (faible sensibilité). Sous réserve que le développement des boutons floraux ne soit pas affecté par des insectes, quelques comptages de noeuds (permettant de calculer NAWF) en cours de cycle suffiraient à caractériser la durée de floraison utile et sa réponse au déficit hydrique chez un grand nombre de génotypes.
- Les différences de précocité de floraison entre les variétés (3 jours au maximum) n'ont pas conféré aux variétés les plus précoces d'avantage en terme de production de sites reproducteurs. Contrairement au développement végétatif, nous n'avons pas trouvé d'indication sur des différences génotypiques de rythme de développement reproducteur : les variétés dont le rythme d'émission des feuilles sur la tige principale était plus rapide, STF et DEL, n'ont pas produit de fleurs à un rythme plus rapide, à l'échelle de la plante

6. ANALYSE DU RENDEMENT. COMPOSANTES DU RENDEMENT ET MODELE DE: PRODUCTION DE BIOMASSE

6.1. Introduction

La démarche classique de sélection pour le rendement en conditions sèches, basée sur l'étude du rendement dans des réseaux d'essais (Chapitre d'introduction, § 1.1.3.2) n'analyse pas les bases physiologiques des interactions génotype x environnement. L'amélioration génétique, pour être moins aléatoire et plus rapide, nécessite l'identification de variables plus simples, fortement corrélées au rendement et exploitables en sélection (Ludlow et Muchow, 1990).

L'analyse des différences génotypiques de rendement et des effets du déficit hydrique, peut être réalisée avec 2 cadres d'analyse différents. Le premier cadre est celui des composantes du rendement intégrant le nombre et le poids des fruits. Le second cadre est basé sur la production de biomasse et l'indice de récolte (Turner, 1998).

6.1.1. Cadre d'analyse composantes du rendement

Ce cadre d'analyse considère le rendement comme le résultat de la mise en place successive de 3 composantes, au cours du développement de la plante : nombre de plantes, nombre de capsules par plante et poids moyen de coton par capsule (PMC)

$$\text{Rendement} = \text{Nombre de capsules} * \text{PMC} * \text{Nombre de plantes (Eq. 6-1)}$$

Comme pour les autres plantes indéterminées (Ney et al., 1994, sur pois) le déficit hydrique induit l'abscission des capsules les plus jeunes de la plante, alors que les capsules ayant passé le stade limite de sensibilité à l'abscission continuent leur développement (Chapitre 5, § 5.1.2.2). Dans le cas de déficit hydrique sévère leur PMC peut cependant être réduit par rapport à des plantes bien alimentées en eau (Hearn et Constable, 1984a, Stewart 1986). La production par plante s'ajuste donc à des conditions environnementales défavorables plutôt par une variation du nombre de fruits que par une réduction du poids moyen de coton par fruit. Le nombre de fruits est modulé par la date d'arrêt d'émission des phytomères et par l'avortement des organes les plus jeunes. Le nombre de capsules par plante, ou par unité de surface, permet également d'expliquer des différences génotypiques de rendement (Begonia et al., 1986 ; Harris et al., 1992 ; Staggenborg et Krieg, 1993 et 1994 ; Crozat et Kasemsap, 1997).

6.1.2. Cadre d'analyse production de biomasse et indice de récolte

Ce second cadre d'analyse du rendement a été repris récemment pour l'analyse variétale par Turner et *al.* (1998). Le rendement est ici considéré comme le produit de la biomasse aérienne finale et de l'indice de récolte (Eq. 6-2) La production journalière de biomasse est analysée comme la résultante d'un processus d'utilisation de l'eau (Passioura, 1977 ; Eq.6-2a), ou d'un processus d'utilisation du carbone (Monteith, 1977 ; Eq.6-2b) :

$$\text{Rendement} = \left(\sum_{i=\text{levée}}^{i=\text{maturité}} (\text{Biomasse journalière}) \right) * \text{HI} \quad (\text{Eq. 6-2})$$

$$\text{Biomasse journalière} = T * \text{WUE} \quad (\text{Eq.6-2a})$$

$$\text{Biomasse journalière} = \text{PARa} * \text{Eb} \quad (\text{Eq.6-2b})$$

- HI (« Harvest Index ») : indice de récolte, est égal au rapport du poids de grains, ou tout autre produit d'intérêt économique, sur le poids de matière sèche totale aérienne.
- T, quantité d'eau transpirée par la culture.
- WUE (« Water Use Efficiency ») : efficacité de l'eau transpirée pour produire de la matière sèche.
- PAR_a, quantité de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) absorbé par le couvert PAR_a = PAR_i * Ea, avec PAR_i quantité de PAR incident journalier et Ea efficacité journalière d'absorption du rayonnement,
- Eb, appelé aussi RUE (« Radiation Use Efficiency »), efficacité biologique de conversion du rayonnement en matière sèche aérienne.

6.1.2.1. Indice de récolte

L'augmentation de l'indice de récolte a été le déterminant principal de l'amélioration de productivité obtenue par sélection génétique chez les grandes espèces cultivées pour leurs grains (Wells et Meredith, 1984b ; Blum, 1988 ; Hay, 1995). Ce caractère est stable chez le cotonnier face aux principales contraintes environnementales (Sequeira et El Zik, 1992 ; Sadras et *al.* 1997), et son héritabilité est élevée chez plusieurs espèces (Hay 1995)

Dans le cas du cotonnier, un autre indice se rapprochant de HI est également parfois utilisé il s'agit du rapport des biomasses reproductrice et végétative (Meredith et Wells, 1989 Sadras et *al.*, 1997). Meredith et Wells (1989) ont comparé 25 cultivars de coton représentant l'évolution des cultivars américains sur une période de 80 ans. Ces auteurs ont trouvé que les cultivars récents allouaient davantage de matière sèche vers les capsules que les cultivars anciens. De fortes corrélations génétiques positives existent entre le rendement et le rapport entre biomasses reproductrice et végétative, et Meredith et Wells (1989) ont conclu à l'existence d'une marge d'amélioration possible des rendements, grâce à l'indice de récolte. Sadras et *al.* (1997) et Sadras et Wilson (1997b) ont également montré des variations génotypiques d'indice de récolte. Best et *al.* (1997) ont observé que les

variétés de type déterminé allouaient davantage de matière sèche vers les fruits, que les variétés de type indéterminé. Un déficit hydrique augmente parfois la vitesse d'accumulation de biomasse dans les organes reproducteurs (Fernandez et al., 1996), ce qui peut améliorer l'indice de récolte par rapport à des plantes bien alimentées en eau (Howell et al., 1984b; Grimes et El Zik, 1990; Sequeira et El Zik, 1992). Des résultats similaires ont été obtenus sur plusieurs espèces de légumineuses (Wery, 1996).

Limitier les abscissions et les avortements conduit à augmenter l'indice de récolte. Chez le cotonnier, les abscissions de boutons floraux et de jeunes capsules sont élevées aussi bien en conditions irriguées qu'en conditions de déficit hydrique (Chapitre 5, § 5.1 2.2). Jordan (1986) a rappelé l'importance pour la production de la plante d'un taux élevé de rétention des premières capsules émises, donc des premières positions sur les branches fructifères. Baker et Acock (1986) ont défini des indices de stress carboné et azoté comme le ratio fourniture/demande pour ces éléments, et ont utilisé ces indices pour modéliser l'abscission. Les assimilats mobilisés pour la croissance des fruits proviennent pour partie de la photosynthèse et de la réduction de l'azote pendant la floraison, et pour partie de la remobilisation de ces éléments précédemment stockés dans les feuilles et les tiges. Une forte capacité de remobilisation en fin de cycle est un caractère essentiel d'adaptation au déficit hydrique terminal (Turner et al., 1998).

6.1.2.2. Biomasse et utilisation de l'eau

L'équation 6.2a introduit le concept d'efficacité de l'eau transpirée (WUE), qui est basé sur le fait que les stomates contrôlent à la fois le flux d'eau (pour la transpiration) et le flux de CO₂ (pour la photosynthèse). Ce concept a été largement utilisé pour étudier la réponse du rendement au déficit hydrique (Passioura, 1977; Turner et al., 1988; Jones, 1993). Le WUE est cependant souvent caractérisé sur la base de la production économiquement utile, plutôt que sur la production de biomasse : rendement en grains des céréales (Payne, 1997), rendement en coton graine ou en fibre (Grimes et al., 1969; Quisenberry et Roark, 1976; Cull et al. 1981). Dans les conditions du champ on peut calculer à partir d'un bilan hydrique (§ 2.4 4) la quantité d'eau consommée par une culture, mais il est difficile de mesurer séparément l'évaporation du sol et la transpiration du couvert (terme T de l'équation 6.2a). Turner et al. (1998) et Wright et Nageswara Rao (1996) proposent donc, sur arachide, de mesurer les autres termes de l'équation (i.e. la biomasse totale, WUE et HI) pour différents géotypes et d'en déduire le terme T.

Sur coton, plusieurs auteurs ont mis en évidence une variabilité génétique du WUE

calculé soit en conditions de champ sur la base du rendement final en fibre et de l'eau apportée (Quisenberry et Roark, 1976) ou de l'eau consommée (Cook et El Zik, 1993). soit en conditions de pots sur la base de la matière sèche aérienne et de l'eau consommée (Quisenberry et Mc Michael, 1991).

Différentes techniques permettent d'estimer WUE indirectement à l'aide de variables qui lui sont fortement corrélées. On peut citer en particulier la discrimination isotopique du carbone (ratio $\Delta^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$) utilisée par Wright et al. (1996) sur arachide ou par Gerik et al. (1996b) sur coton, ou encore dans le cas de l'arachide la surface foliaire spécifique en $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ (Wright et Nageswara Rao, 1994 ; Wright et al. 1996). Wright et al. (1996) ont ainsi comparé 20 génotypes d'arachide pour les différents termes de l'équation 6.2a dans différentes conditions d'alimentation hydrique (localités et traitements hydriques). L'objectif est alors de sélectionner les meilleurs génotypes pour chacun des termes de l'équation 6.2a et de les croiser pour obtenir des variétés ayant un rendement élevé et régulier en conditions sèches (Wright, communication personnelle).

6.1.2.3. Biomasse et bilan radiatif

L'approche décrite dans l'équation 6-2b permet une analyse des effets d'une contrainte hydrique basée sur une approche énergétique de la production de biomasse à l'échelle du couvert. Celle-ci est décrite à partir de la quantité de rayonnement absorbé par le couvert et de sa conversion en matière sèche (Monteith, 1977 ; Varlet-Grancher et al., 1982). Le rendement en coton graine de différentes variétés s'analyse donc comme la combinaison de 4 paramètres : Ea, Eb, HI et la durée de la période entre levée et maturité (Landivar, 1991)

- l'efficacité journalière d'absorption du rayonnement (Ea) est fonction de l'indice foliaire (LAI) et de l'architecture de la plante (par le coefficient k) (Varlet-Grancher et al., 1989)

$$Ea = E_{a_{\max}} * [1 - \exp(-k * LAI)]$$
 (cf. Chapitre 4, Eq. 4.2). A partir d'un LAI de 3, valeur souvent atteinte en culture cotonnière irriguée, Ea est maximale. L'augmentation de la quantité de rayonnement intercepté par le couvert à l'échelle du cycle, se fera donc plutôt en assurant un maintien d'un LAI au-dessus de cette valeur de 3 pendant le plus longtemps possible. Dans ce cadre, des recherches visant à améliorer la mise en place de la plantule ont été développées avec pour objectif de favoriser soit le développement de "indice foliaire soit le développement racinaire (Bourland et Bird, 1985, sur coton ; Bousslama et Schapaugh, 1984, sur soja). Le retard de la sénescence des feuilles permet par ailleurs le maintien d'un LAI élevé, donc d'une efficacité d'absorption élevée.

- L'efficacité biologique de conversion du rayonnement absorbé (E_b) est directement reliée à la conductance stomatique et à la capacité photosynthétique. Sa valeur maximale, $E_{b_{max}}$, dépend de l'espèce et varie avec le stade phénologique de la plante (Ney, 1994 sur pois). Elle est influencée notamment par la composition chimique de la biomasse produite (Charles-Edwards *et al.*, 1986), par la concentration en N (Sinclair et Horie, 1989) et par l'âge de la feuille (Constable et Rawson, 1980). $E_{b_{max}}$ dépend également du coefficient de partage des assimilats entre parties aériennes et racines. Une voie d'amélioration possible de la production pourrait passer par le maintien de niveaux élevés d'assimilation du CO_2 . Ceci suppose que la conductance stomatique reste élevée et que l'indice foliaire reste proche de 3. Cependant la remobilisation de l'azote des feuilles vers les graines en formation induit une baisse de la teneur en azote des feuilles et donc; de E_b (Puech-Suanzes *et al.*, 1989 ; Sinclair et Horie, 1989 ; Sadras, 1996) Pendant le remplissage des capsules il y a donc a priori un antagonisme entre la recherche d'un E_b élevé et la recherche d'une forte capacité de remobilisation de l'azote vers les capsules. Différents auteurs ont montré des différences génotypiques pour E_b (Gerik et Rosenthal, 1990) et pour le taux de photosynthèse par feuille (Pettigrew et Meredith, 1994 Faver *et al* 1996) Des taux de photosynthèse par feuille plus élevés pendant la période reproductive ont été associés à un rendement plus élevé sur plusieurs génotypes (Rosenthal et Gerik, 1991). Sur *G. barbadense* la sélection de variétés de plus en plus productives s'est faite avec une évolution vers des taux photosynthétiques par feuille et des conductances stomatiques supérieurs, sans qu'aucune pression de sélection soit appliquée sur ces caractères (Cornish *et al.*, 1991 ; Lu et Zeiger, 1994 ; Lu *et al* 1994)
- Pour une variété donnée la durée de la période levée - initiation florale est relativement constante. mais la durée de la période reproductive est beaucoup plus variable en fonction des conditions de milieu. Le période reproductive débute à l'initiation du 1^{er} bouton floral et se termine à la maturité physiologique de la dernière capsule Radin (1992) a montré que, pour des quantités d'eau équivalentes, les programmes d'irrigation favorisant des apports plus fréquents induisent de meilleurs rendements en allongeant la durée de la période de floraison et en retardant le « cutout ». Peng *et al.* (1989) ont comparé pendant 2 années 3 variétés sous 2 régimes d'irrigation. En conditions irriguées le rendement en coton graine est bien corrélé à la durée du cycle exprimée en somme de degrés.jours (quantité d'énergie thermique disponible).

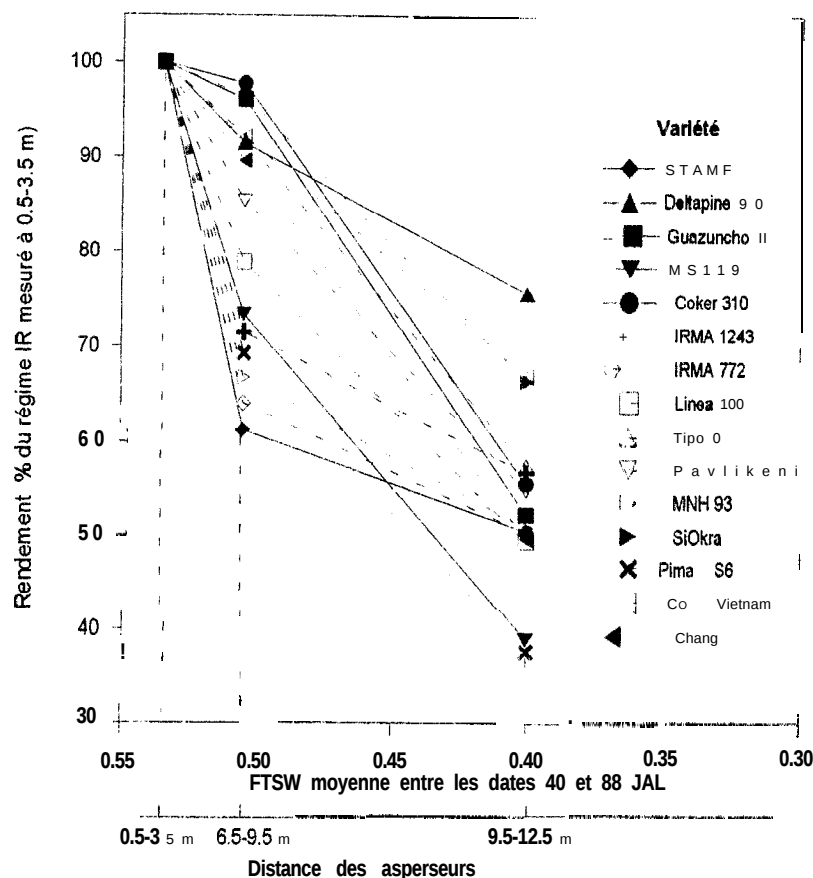


Figure 6-1 : Rendement en coton graine de 15 variétés en fonction du niveau de FTSW moyenne entre début de floraison et cutout.

Récoltes de 3 sous parcelles correspondant à 3 niveaux d'irrigation (distances de 0.5-3.5, 6.5-9.5 et 9.5-12.5 m de la ligne d'asperseurs). Les FTSW sont mesurées aux dates 40 JAL (début de floraison) et 88 JAL (1 semaine après cutout). Les FTSW moyennes à chaque distance sont estimées à partir des mesures d'humidité volumique effectuées sur 24 emplacements. Rendement sous les 2 régimes d'irrigation partielle en pourcentage du rendement sous le régime le mieux arrosé (0.5-2.5 m). Les 5 variétés conservées au cours des essais 1995 et 1996 sont indiquées en trait plein et symboles noirs: STAM F (STF), Guazuncho II (GUA), Coker 310 (COK). Deltapine 90 (DEL.) et DES 119 (DES).

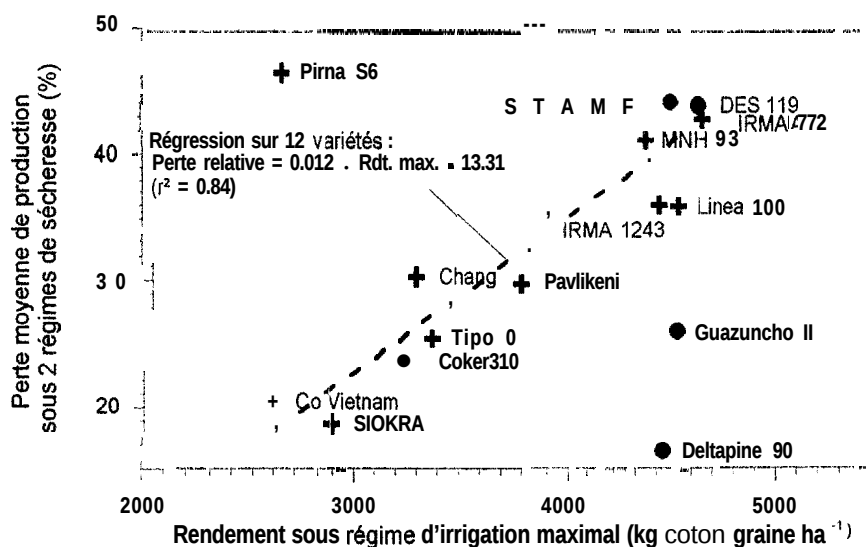


Figure 6-2 : Perte relative de rendement de 15 variétés sous 2 régimes d'irrigation en fonction du niveau de rendement sous régime d'irrigation maximale. Essai d'irrigation différentielle en 1994
Rendement sous 2 niveaux de sécheresse (R2 et R3) estimés à partir des productions des sous parcelles situés aux distances de 6.5-9.5 et 9.5-12.5 m des asperseurs.
Niveau de rendement sous irrigation maximale (RI) estime à partir de la récolte des sous parcelles situées à 0.5-2.5 m des asperseurs.
Perte relative calculée par la formule : $P\% = (RI - (R2+R3)/2) * 100 / R1$
Les 5 variétés conservées en 1995 et 1996 sont symbolisées par des ronds noirs.

6.1.3. Objectifs

Les objectifs de ce chapitre sont:

- d'utiliser les 2 cadres d'analyse du rendement : - cadre d'analyse des composantes du rendement (Eq. 6-1) et, - cadre d'analyse de la production de biomasse (Eq. 6-2), pour interpréter les variations du rendement en coton graine sous différentes conditions de déficit hydrique terminal post-floral.
- d'analyser l'intérêt des variables entrant dans ces deux cadres d'analyse pour comparer la réponse de différentes variétés au déficit hydrique.
- d'identifier les paramètres des Equations 6-1 et 6-2 qui pourraient être utilisables comme critères de sélection pour l'adaptation au déficit hydrique.

Les rendements en culture cotonnière sont généralement exprimés par la production de coton graine, regroupant l'ensemble des 2 produits, fibre et graine. En effet dans les pays africains la filière de production et le prix d'achat aux producteurs sont basés sur le coton graine. Aux USA, et pour les comparaisons internationales, c'est plutôt le rendement en fibre à l'hectare qui est pris en considération, ce qui dans notre cas amènerait à introduire le pourcentage de fibre à l'égrenage. Cette détermination n'a pas été faite dans nos essais.

6.2. Analyse du rendement en coton graine

6.2.1. Etude des interactions génotype x irrigation : essai de 1994

L'analyse des niveaux de rendement moyen de 15 variétés sous 3 niveaux d'irrigation en 1994 a permis de mettre en évidence un effet d'interaction significatif entre variétés et régimes d'irrigation (Annexe 6-1, Figure 6-1). Le classement des variétés dans cet essai diffère en effet en fonction du niveau d'irrigation. La Figure 6-2 montre que pour 12 des 15 variétés on peut définir une relation linéaire entre le niveau de rendement maximal (rendement potentiel) en conditions bien irriguées et le niveau de sensibilité au déficit hydrique (estimé par la perte de production relative entre les niveaux faiblement irrigués et le niveau bien irrigué). La variété Pima S6 s'écarte de cette relation dans le sens où un faible niveau de rendement maximal est associé à une forte sensibilité au déficit hydrique. Les variétés Deltapine 90 (DEL) et Guazuncho II (GUA) ont au contraire un comportement favorable associant à la fois un niveau de rendement potentiel élevé et une perte relative de production en conditions non irriguées faible. L'interprétation des résultats de cet essai en terme de capacité des variétés à produire en conditions sèches est néanmoins limitée en

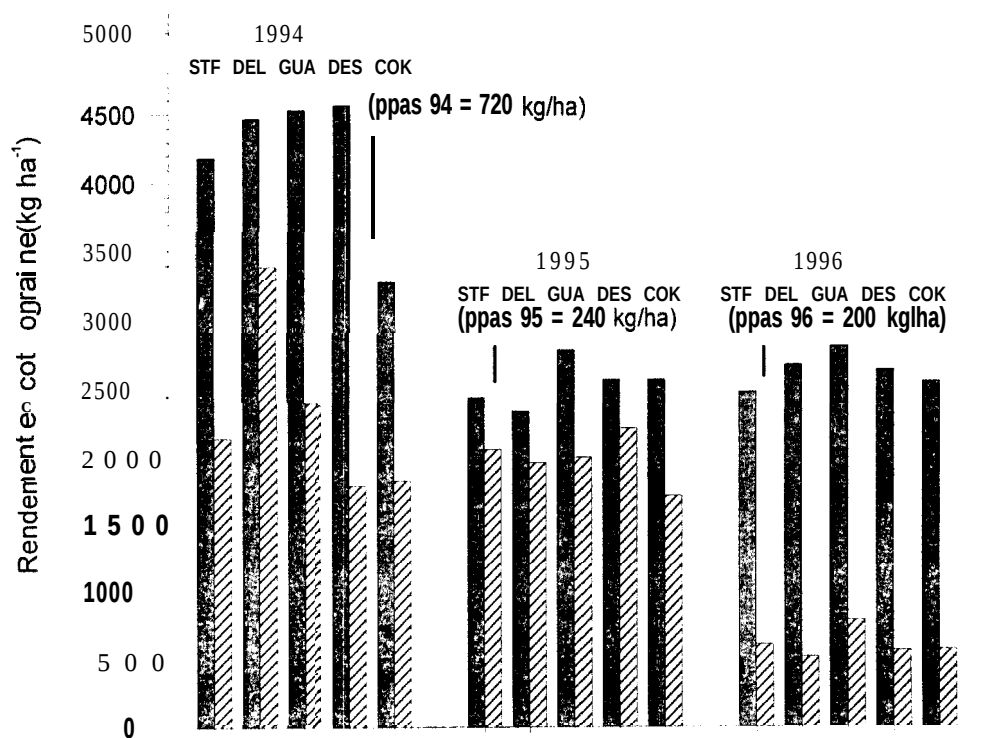


Figure 6-3 : Rendements moyens en coton graine par régime hydrique au cours des 3 années 1994, 1995 et 1996.

Moyennes sur 3 (1994 et 1996) et 4 (1995) répétitions. Régime irrigué en barres pleines et régime non irrigué en barres hachurées.

Ppas (P=0.05) associées aux effets d'interaction variété x régime indiquées (barre verticale).

raison du fait que les conditions hydriques les moins favorables ont tout de même conduit à l'obtention de rendements assez élevés.

Le choix des variétés pour les expérimentations de 1995 et 1996 a été fait à partir de ce groupe de 15 variétés, de façon à conserver dans un groupe de variétés de précocités comparables, une certaine variabilité à la fois du niveau de rendement potentiel, et de la sensibilité aux conditions de déficit hydrique de 1994. Ces variétés, qui sont toutes de l'espèce *Gossypium hirsutum*, sont représentées en noir sur les Figures 6-1 et 6-2.

6.2.2. Analyse globale du rendement des 5 variétés dans les 3 essais

Le niveau moyen de rendement varie de 600 (traitement NI en 1996) à 4200 kg ha⁻¹ (traitement IR en 1994) (Figure 6-3 et Annexe 6-2). Seul le niveau de production NI de 1996 peut être considéré comme représentatif des rendements observés en conditions réelles dans les régions de production cotonnière présentant un risque de sécheresse climatique.

Compte tenu du fait que, d'une part les facteurs de production ont été placés à un niveau optimal identique les 3 années (fertilisation, désherbage, protection phytosanitaire), et que d'autre part les 3 années se sont caractérisées par des conditions climatiques similaires de température de l'air et de demande évaporative, on peut considérer que les variations de rendement observées sont principalement dues aux traitements comparés, plus précisément aux quantités d'eau reçues (pluies et irrigations). Le niveau de rendement plus élevé en culture irriguée (traitement IR) en 1994 s'explique par les apports en eau plus importants (cumul de 728 mm en 1994, contre 618 et 603 mm en 1995 et 1996, Figure 3-2 et Tableau 3-1) qui se sont traduits par un allongement de la durée du cycle (Chapitre 5, § 5.3.1).

L'analyse globale des effets des traitements hydriques IR et NI, ou d'un éventuel effet d'interaction entre géotypes et régimes hydriques, n'a pas de sens car les situations hydriques IR et NI ne sont pas comparables d'une année à l'autre. Les valeurs moyennes de FTSW entre le début de la floraison et le « cutout » (Chapitre 3, § 3.3.4.2 et Tableau 3-2) permettent par exemple de placer les conditions des régimes NI-1994 et IR-1996 à un niveau assez comparable : 0.40 et 0.43. Le rendement moyen du traitement non irrigué de 1994 est d'ailleurs peu différent des rendements des traitements irrigués de 1995 et 1996.

Pour la même raison, il est difficile d'apporter à partir de la Figure 6-3 une interprétation globale des comportements variétaux en terme de réponse de la production à un déficit hydrique post-floral. Le comportement de la variété DEL en 1994 (bons rendements à la fois en IR et en NI) n'a pas été retrouvé les 2 autres années. La variété COK a un rendement significativement plus faible que les 4 autres variétés, mais seulement

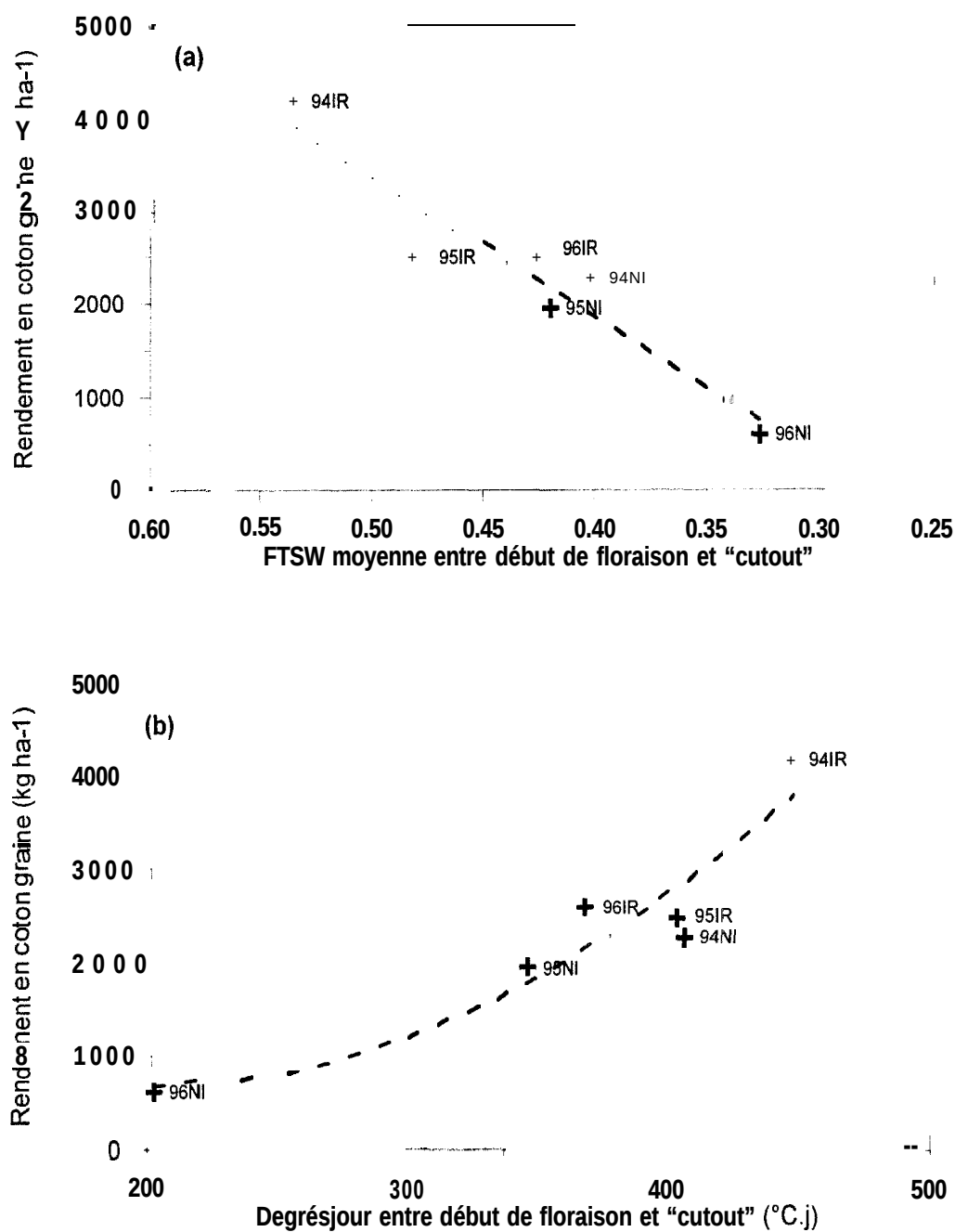


Figure 6-4 : Variations des rendements moyens en coton graine par régime hydrique en fonction: (a) de la FTSW moyenne pendant la période comprise entre le début de floraison et le "cutout", et (b) en fonction de la durée de cette période exprimée en degrés.jour.

dans les conditions les plus favorables du régime IR-1994. Mis à part le cas de la variété GUA, qui est la plus performante en moyenne, ces 3 essais donnent peu de résultats exploitables. Pour aller plus loin on peut assimiler ces essais à un réseau de 6 essais variétaux (3 années x 2 régimes hydriques). Se pose alors le problème de l'identification d'une variable permettant de rendre compte de la variabilité des rendements et intégrant les effets des régimes d'irrigation et de l'année, c'est-à-dire principalement de la pluviométrie.

6.2.3. Relation entre le rendement et l'état hydrique du sol ($\overline{FTSW}$) ou la durée de la période floraison - « cutout »

Pour chacune des combinaisons de régime hydrique et d'année, nous avons représenté le rendement en coton graine en fonction du niveau moyen de la FTSW pendant la période de floraison utile comprise entre le début de la floraison et le « cutout » (Figure 6-4a), et en fonction de la durée de cette période exprimée en somme de degrés.jour de températures de couvert (Figure 6-4b). Ces 2 dernières variables sont fortement liées entre elles, car le raccourcissement de la durée de cycle en condition de déficit hydrique (Figure 5-9 pour la durée de floraison utile) résulte essentiellement des effets du déficit hydrique sur la durée de la période d'émission des feuilles (Figure 4-9).

La Figure 6-4 montre que chacune des 2 variables utilisées permet d'apporter un cadre d'interprétation satisfaisant aux variations moyennes de rendement observées entre les 6 situations créées (2 régimes d'irrigation x 3 années). On constate sur la Figure 6-4a que les régimes irrigué et non irrigué ne peuvent pas être considérés comme des traitements expérimentaux identiques entre années car la $\overline{FTSW}$ est pratiquement la même par exemple entre les régimes IR-1996 et NI-1995. On peut regrouper l'ensemble des 6 situations en 3 catégories contrastées : la situation la plus favorable (IR-1994), la situation la plus défavorable (NI-1996) et les 4 situations intermédiaires à la fois en rendement, en FTSW moyenne (Figure 6-4a), et en durée de floraison utile (Figure 6-4b). Une autre représentation de la relation du rendement avec la $\overline{FTSW}$ est donnée à partir des résultats moyens des 2 variétés STF et DES dans le 2nd protocole de récolte en 1994. La variation de la production moyenne de coton graine par m² en 12 positions le long du gradient d'irrigation différentielle du dispositif de 1994 est représentée sur la Figure 6-5a en fonction de $\overline{FTSW}$ (moyenne entre les 2 dates de mesure en début de floraison et au « cutout ») calculée en chaque point (Chapitre 2, § 2.4.3.3).

La liaison du rendement avec la $\overline{FTSW}$ s'explique par les effets du déficit hydrique sur

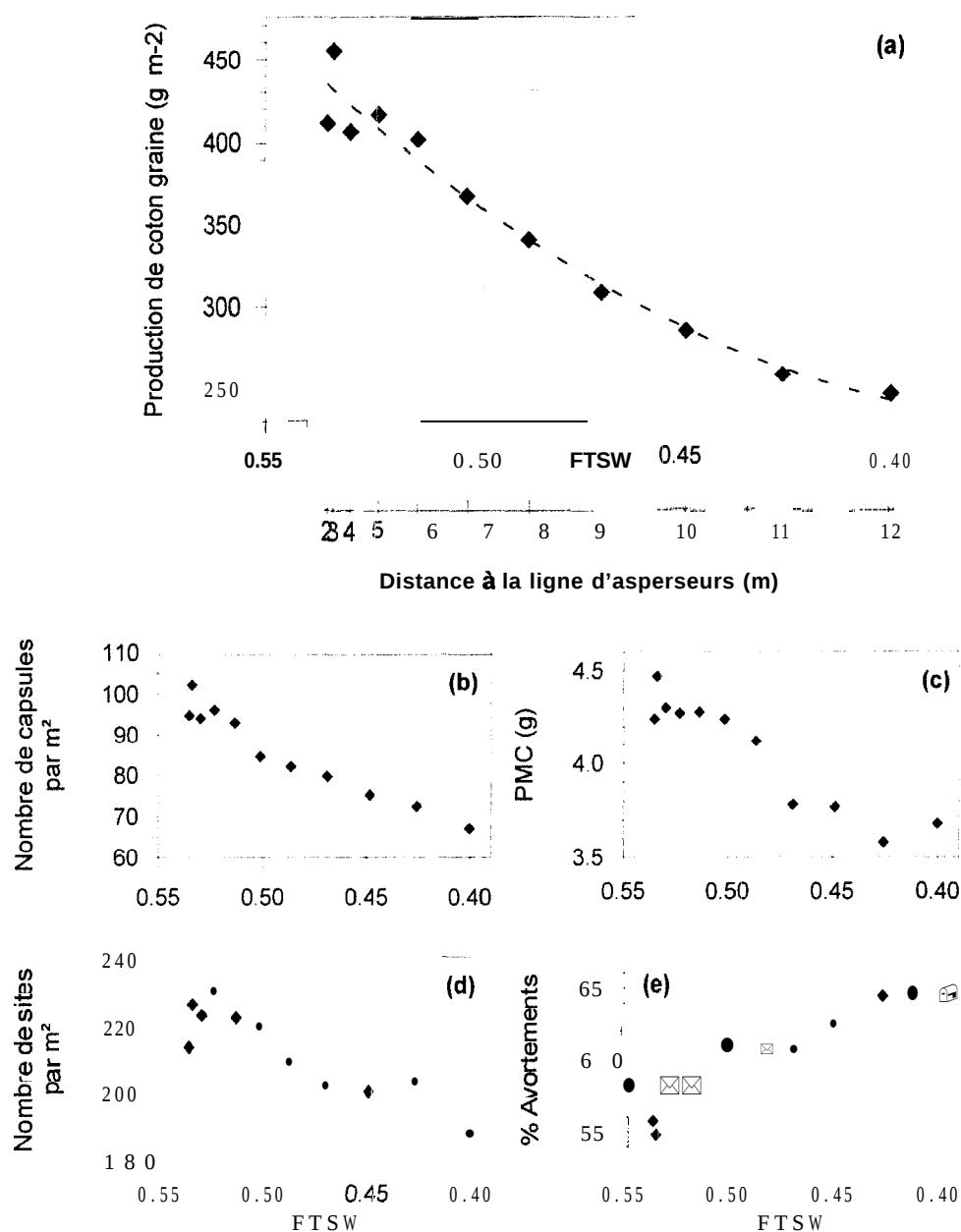


Figure 6-5 : Effets de la variation de la FTSW (gradient d'irrigation différentielle) dans l'essai de 1994 sur la production de coton par m^2 (a) et ses composantes: nombre de capsules par m^2 (b) et poids moyen de coton par capsule (c), et avec les composantes du nombre de capsules: nombre de sites fructifères par m^2 (d) et pourcentage d'avortements (e).

FTSW moyenne entre les dates 40 (début floraison) et 88JAL ("cutout") depuis les parcelles les plus irriguées proches des asperseurs aux parcelles les moins arrosées éloignées des asperseurs. Moyennes sur 6 variétés dans 2 répétitions, et 6 plantes par répétition.

la croissance foliaire (donc sur Ea) et sur la conductance stomatique (donc sur Eb) qui conditionnent tous deux la quantité d'assimilats disponibles pour la formation et le remplissage des capsules. D'autre part la durée de la période de floraison utile ($^{\circ}\text{C.j}$) semble pertinente car elle détermine, avec la vitesse de production de fleurs dont on a montré qu'elle variait peu, le nombre de sites reproducteurs et le nombre de capsules.

Les régressions proposées sur la Figure 6-4 ne peuvent pas être extrapolées. On peut en effet considérer le niveau de rendement des parcelles IR de 1994 (4200 kg ha^{-1}) comme une valeur proche du rendement maximum. Au-dessus d'une $\overline{FTSW}$ de 0.6, c'est-à-dire dans une situation d'alimentation hydrique très favorable, il est probable que le rendement se maintienne à une valeur plateau ne dépassant pas 4500 kg ha^{-1} , en particulier en raison des effets négatifs liés à l'excès de croissance végétative et à son impact négatif sur la croissance des capsules les plus âgées (Hearn, 1995).

6.2.4. Réponses des variétés

La même représentation de la Figure 6-4 a été reprise sur la Figure 6-6 en figurant les points moyens pour chaque variété et chaque combinaison année x régime hydrique. Malgré une dispersion importante des points, cette figure suggère que les variétés ne diffèrent pas pour la relation entre la $\overline{FTSW}$ entre début de floraison et « cutout » et le rendement (Figure 6-6a). Les différences de $\overline{FTSW}$ entre les variétés ne permettent pas d'expliquer la variation des rendements pour les 4 situations intermédiaires (94-NI, 95-IR et 95-NI et 96-IR),

La durée de la période de floraison utile amène par contre à analyser différemment les réponses variétales. On a montré dans le chapitre précédent que les variétés n'avaient pas le même degré de déterminisme, traduit par l'arrêt plus ou moins rapide de la floraison et par une durée de floraison utile (entre début de floraison et « cutout ») plus ou moins longue. Les 2 variétés les plus éloignées pour le caractère déterminé, STF et COK, se retrouvent sur la Figure 6-6b comme celles d'écartant le plus de la relation moyenne entre le rendement et la somme de degrés-jour entre début de floraison et « cutout ». La variété STF a une durée maximale de floraison plus longue que la variété COK. Ces 2 variétés n'ont par contre pas montré de différence de rendement entre elles excepté dans les conditions IR de 1994. Dans ces conditions, la variété COK, à développement plus déterminé (intervention précoce du « cutout »), n'a pas pu valoriser la plus forte disponibilité en eau des conditions IR-1994 du fait de la programmation « intrinsèque » plus précoce de son arrêt de croissance.

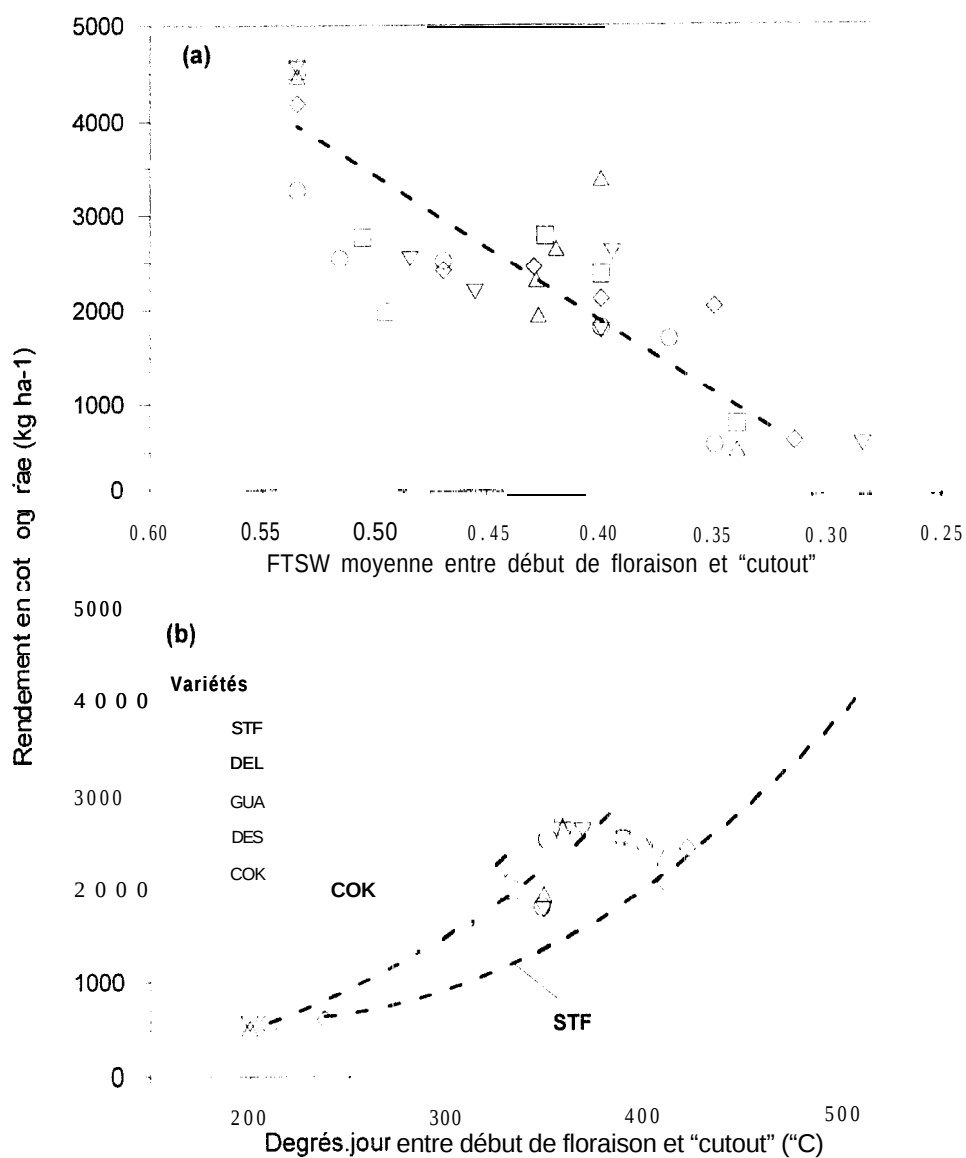


Figure 6-6 : Variations des rendements moyens en coton graine par variété et par régime hydrique en fonction: (a) de la FTSW moyenne pendant la période comprise entre le début de floraison et le "cutout", et (b) de la durée de cette période exprimée en **degrés.jour**.

Régressions en trait pointillé établies sur les points moyens par année et par régime hydrique (Fig. 6-4)

6.3. Cadre d'analyse composantes du rendement : Nombre de capsules et poids moyen capsulaire

6.3.1. Nombre de capsules récoltées

Le nombre de capsules récoltées se déduit du nombre total de sites reproducteurs émis (Chapitre 5), par la soustraction d'un terme incluant les abscissions (boutons floraux et jeunes capsules chutés estimés à partir des cicatrices de leur pédoncule, Chapitre 2 § 2.6.3) et les avortements d'organes (boutons floraux et capsules dont le développement est arrêté précocement) : $N_{\text{capsules}} = N_{\text{sites}} - (N_{\text{abscissions}} + N_{\text{avortements}})$.

6.3.1.1. Effets du déficit hydrique sur le nombre de capsules

Les nombres de capsules récoltées par m² en 1995 et 1996 sont donnés dans le Tableau 6-1. En 1995, il n'y a pas de différence entre les régimes hydriques, et en 1996 cette différence est hautement significative. Nos résultats (Figure 6-7a) confirment la forte liaison du rendement par unité de surface avec le nombre de fruits totaux récoltés (Wells et Meredith, 1984c ; Begonia et al., 1986).

6.3.1.2. Effets du déficit hydrique sur l'abscission

En conditions IFI, les taux d'abscission et d'avortements cumulés ont été de 50, 64 et 56% en 1994, 1995 et 1996 (Tableau 6-2). Le déficit hydrique n'a pas modifié ce taux en 95 et l'a augmenté en 1996. Le 1^{er} élément d'explication de l'effet plus important du déficit hydrique sur les avortements en 1996 comparativement aux 2 autres années résulte de l'intensité de la contrainte hydrique subie comme le montre la relation avec la $\overline{FTSW}$ (Figure 6-8). En 1994, la baisse du nombre de capsules par m² avec la $\overline{FTSW}$ (Figure 6-5b) s'explique à la fois par la baisse du nombre total de sites produits (période de floraison utile plus courte) (Figure 6-5d) et l'augmentation du taux d'abscissions et d'avortement cumulés (Figure 6-5e). Comme on l'a déjà observé dans le chapitre précédent à propos du rythme de floraison, il est difficile de dissocier les (effets propres liés à la contrainte hydrique de ceux liés aux températures élevées subies par les couverts NI. Par exemple la température de couvert à midi des plants NI est de 38°C (29°C sur les plantes irriguées dans le même temps) 20 jours après l'arrêt des apports en eau. Hodges et al. (1993) ont montré que l'exposition des plantes à une température de 40°C pendant 4 à 12 h affectait à la fois le poids moyen et le taux de rétention des capsules. Une durée de 12 h à 40°C annule rapidement le taux de rétention des capsules.

Tableau 6-1 : Nombre de capsules par m² en 1995 et 1996

Récoltes des parcelles utiles (9 m²). Nombre en régime irrigué (IR) et écart en régime non irrigué (NI) relatif au régime IR

Variétés	1995		1996	
	IR	(NI-IR)%	IR	(NI-IR)%
STF	50.6	-10	50.9	-63
DEL	50.4	=	62.3	-69
GUA	62.0	-16	60.0	-59
DES	61.9	-6	60.1	-66
COK	56.7	-24	54.8	-66
Moyennes	56.3	-11	57.6	-65
F Régimes	NS		***	
ETR1 (ddl)	7.6 (4)		5.0 (4)	
F Variétés	**		NS	
F Interaction	NS		NS	
ETR2 (ddl)	6.7 (24)		5.2 (16)	
CV (%)	12.7		13.3	

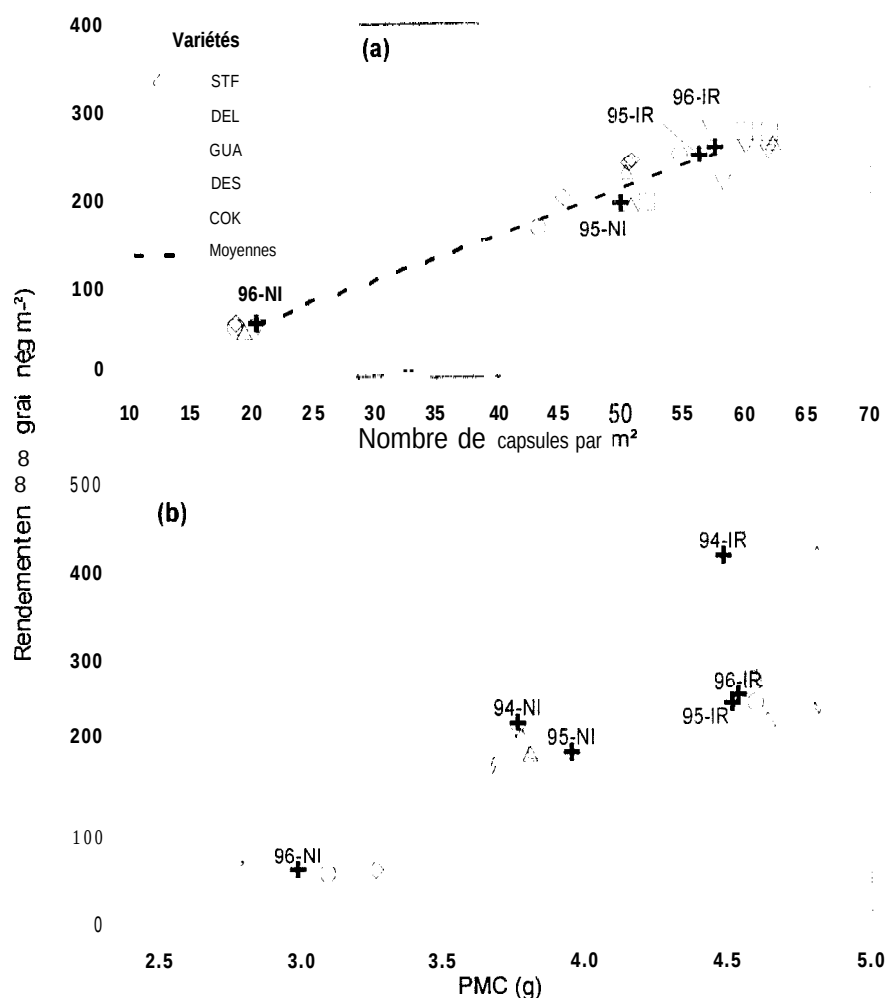


Figure 6-7 : Relation entre le rendement en coton graine et (a) : le nombre de capsules par m², et (b) : le poids moyen de coton par capsule, PMC (b)

Nombre de capsules totales comptées en 1995 et 1996. PMC calculé chacune des 3 années.

L'analyse par position d'insertion sur les branches fructifères montre que la contribution supérieure des positions d'insertion des 1^{ers} et 2^{nds} noeuds au rendement final par plante, comparativement aux autres positions (80, 79 et 74% du poids de coton par plante en 1994, 1995 et 1996), et observée aussi bien en conditions irriguées que non irriguées, est pour partie due à un taux d'avortement plus faible sur ces positions (Figure 6-9).

6.3.1 3. Différences variétales

Des différences significatives entre les variétés ont été mises en évidence sur le nombre final de capsules en 1995, avec un avantage significatif des variétés GUA et DES (Tableau 6-1). Dans le cas de ces variétés ce résultat s'explique plutôt par le taux d'avortement des organes reproducteurs plus faible (Tableau 6-2), car les nombres totaux de sites fructifères ne sont pas différents (Tableau 5-1).

6.3.2. Poids moyen des capsules

6.3.2.1. Effets du déficit hydrique

En conditions irriguées le poids moyen de coton graine par capsule (PMC), toutes variétés confondues, est identique pour les 3 années (Tableau 6-3). Le PMC est plus élevé sur les premières positions d'insertion sur les branches fructifères (Figure 6-10).

Le PMC est plus faible sur les plantes non irriguées que sur les plantes irriguées (Tableau 6-3), et les capsules de toutes les positions sur les branches fructifères sont affectées par le déficit hydrique (Figure 6-10). Cette différence est significative chacune des 3 années mais la baisse est plus importante en 1996, où le déficit hydrique est le plus important. Les baisses de PMC sont de 16, 12 et 34% en régime NI par rapport au régime IR en 1994, 1995 et 1996. La Figure 6-11 montre qu'au-dessus d'une $\overline{FTSW}$ de 0.4-0.45 le PMC est stable à une valeur maximale de 4.5 g. En dessous de ce seuil de déficit hydrique du sol, une baisse de la $\overline{FTSW}$ entraîne une réduction du PMC. Les récoltes de petites parcelles conduites en 1994 montrent également que le PMC n'est affecté par le déficit hydrique qu'à partir d'un certain seuil de $\overline{FTSW}$ (Figure 6-5c). Mais à la différence de la représentation des 3 moyennes IR et NI des 3 années sur la Figure 6-11, en 1994 la baisse de PMC intervient pour des valeurs de $\overline{FTSW}$ supérieure (0.5), ce qui pourrait s'expliquer par le fait qu'il y a eu plus de capsules formées : en irrigué près de 95 capsules par m² en 1994 (Figure 6-5b), contre 60 en 1995 et 1996 (Tableau 6-1).

Tableau 6-2 : Pourcentage cumulés d'abscissions et d'avortements en 1994, 1995 et 1996

En 1994, les mesures ont été faites sur 6 variétés, desquelles les résultats de STF et DES ont été extraits. Chaque année, 6 plantes par parcelle élémentaire ont fait l'objet d'une analyse détaillée de la production par plante

Variétés	% abscission et avortements					
	1994		1995		1996	
	IR	NI	IR	NI	IR	NI
STF	55.2	66.2	66.9	66.4	60.8	71.8
DEL			66.8	63.5	51.5	76.2
GUA			60.9	60.6	58.2	73.5
DES	45.5	58.9	60.9	60.9	52.8	69.0
COK			62.9	68.4	56.5	70.4
Moyennes	50.4	62.6	63.7	64.0	56.0	72.2
F Régimes			NS		*	
ETR1 (ddl)			6.4 (3)		6.3 (4)	
F Variétés			NS		NS	
F Interaction			NS		NS	
ETR2 (ddl)			3.3 (30)		5.4 (16)	
cv (%)			5.2		8.4	

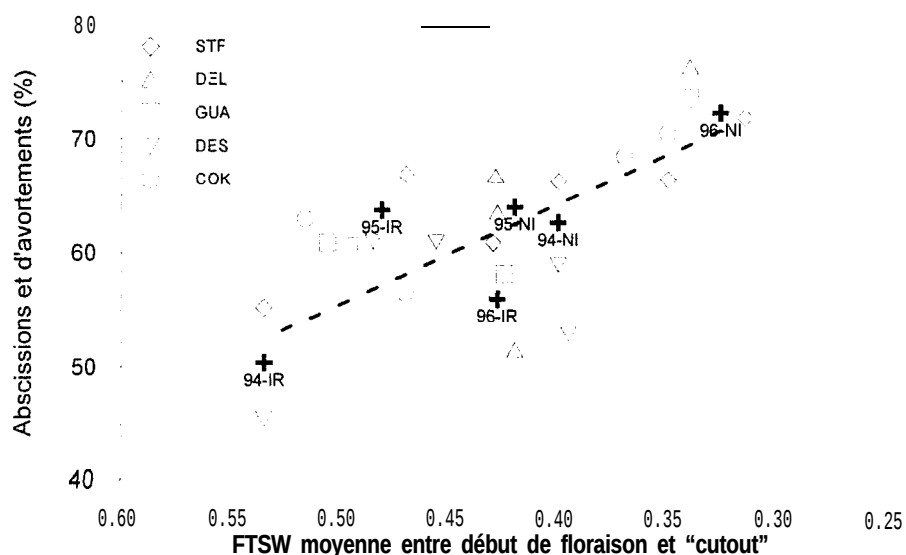


Figure 6-8 : Relation entre le pourcentage d'abscissions et d'avortements des organes reproducteurs et la FTSW moyenne pendant la durée de la période de floraison utile comprise entre début de floraison et "cutout"

Pour l'année 1994 seules les variétés STF et DES ont fait l'objet de mesures par plante, et les valeurs de FTSW correspondantes sont des moyennes des FTSW par régime mesurées sur l'ensemble des parcelles.

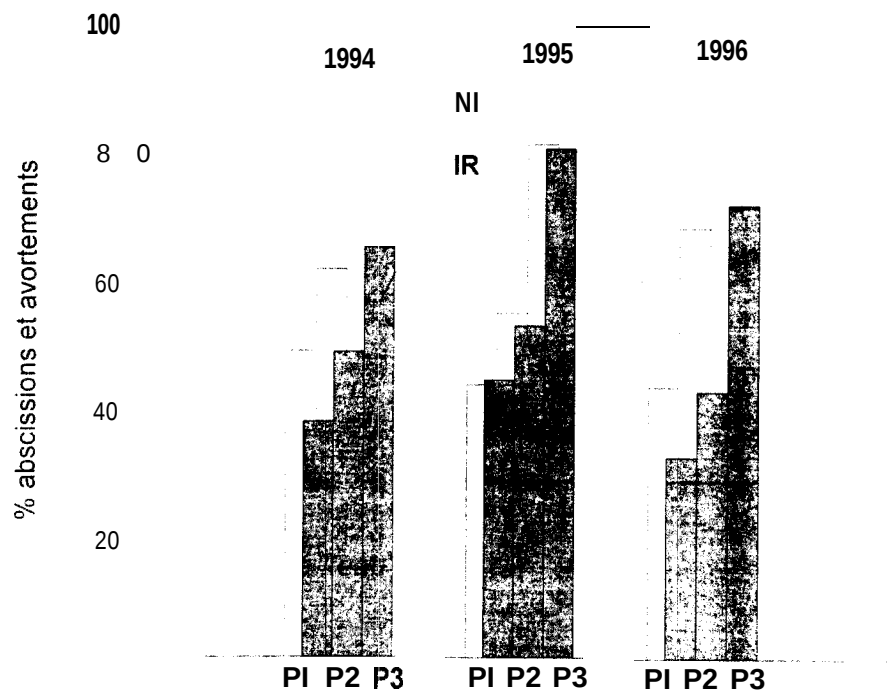


Figure 6-9 : Pourcentages d'abscissions et d'avortements en fonction des positions d'insertions sur les branches fructifères.

Régimes hydriques symbolisés par des barres en grisé (régime irrigué, IR) et des barres évidées (régime non irrigué NI). Positions notées P1, P2 et P3 pour les positions en 1er noeud des BF, en 2nd noeud des BF et en insertion sur toutes les autres positions confondues. Moyennes sur 2 variétés en 1994 et 5 variétés dans 4 (1995) et 3 (1994, 1996) répétitions. Mesures faites sur 6 plantes par parcelle élémentaire.

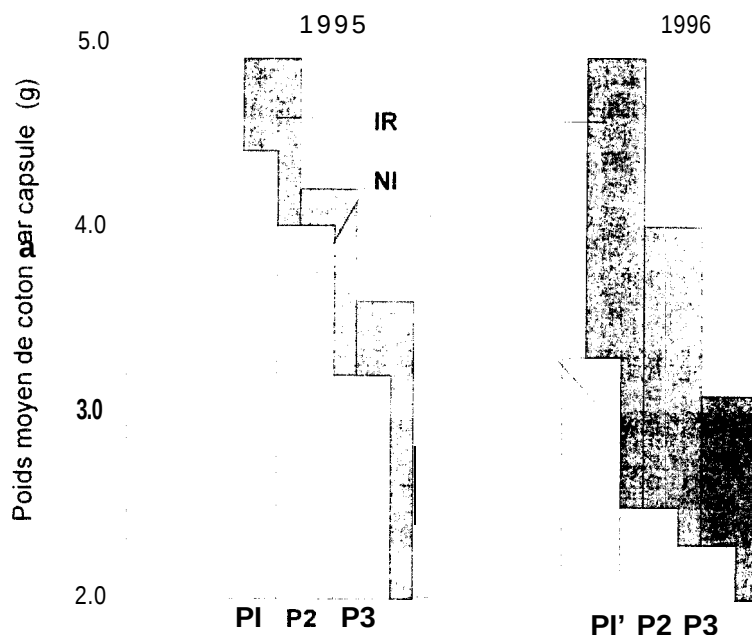


Figure 6-10 : Poids moyen de coton par capsule en fonction de sa position sur les branches fructifères.

Régimes hydriques symbolisés par des barres en grisé (régime irrigué, IR) et des barres évidées (régime non irrigué NI). Positions notées P1, P2 et P3 pour les positions en 1er noeud des BF, en 2nd noeud des BF et en insertion sur toutes les autres positions confondues. Moyennes sur 5 variétés dans 4 (1995) et 3 (1996) répétitions. Mesures faites sur 6 plantes par parcelle élémentaire.

Tableau 6-3 : Poids moyen de coton graine par capsule en 1994, 1995 et 1996

En 1995 et 1996 le poids moyen de coton graine par capsule (PMC) est calculé à partir de la récolte totale de coton graine par parcelle élémentaire (9 m²) et du nombre de capsules récoltées. En 1994, PMC est estimé à partir de la pesée d'un échantillon de 30 capsules saines par parcelle (PMC maximal), et de la relation entre le poids moyen réel mesuré sur la récolte totale de 6 plantes par parcelle et PMC maximal.

Variétés	PMC (g)					
	1994		1995		1996	
	IR	(NI-IR)%	IR	(NI-IR)%	IR	(NI-IR)%
STF	4.82	-21	4.80	-6	4.83	-32
DEL	4.69	-13	4.59	-17	4.27	-38
GUA	4.59	-12	4.59	-17	4.63	-32
DES	4.04	-19	4.11	-8	4.37	-36
COK	4.31	-14	4.51	-13	4.60	-33
Moyennes	4.49	-16	4.52	-12	4.54	-34
F Régimes	**		*		*	
ETR1 (ddl)	0.34 (4)		0.32 (4)		0.07 (4)	
F Variétés	**		**		*	
F Interaction	NS		NS		NS	
ETR2 (ddl)	0.47 (24)		0.33 (24)		0.31 (16)	
CV (%)	9.3		7.8		8.3	

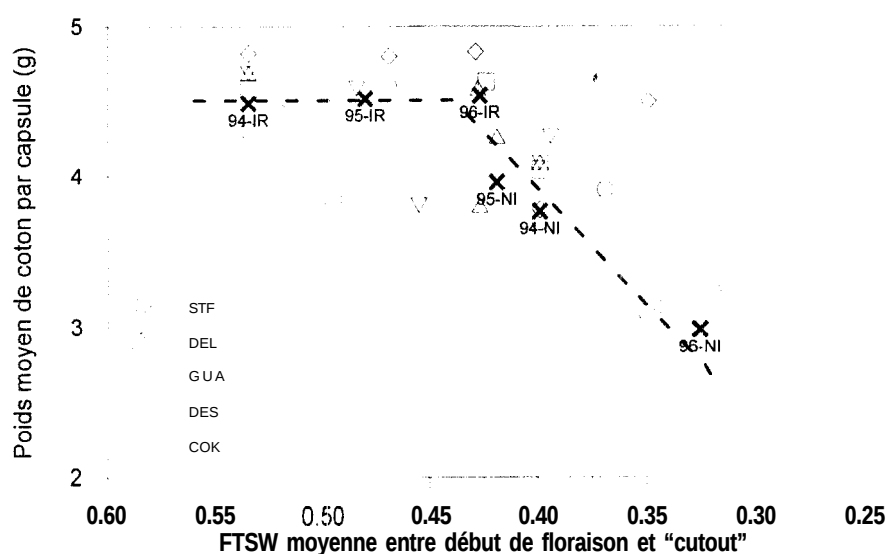


Figure 6-11 : Relation entre le poids moyen de coton par capsule et la FTSW moyenne pendant la durée de la période de floraison utile comprise entre le début de floraison et le "cutout".

Pour l'année 1994 les valeurs de FTSW sont des moyennes des FTSW par régime mesurées sur l'ensemble des parcelles

Dans nos conditions de déficit hydrique postfloral, toutes les capsules des plantes NI effectuent leur croissance dans une situation de contrainte hydrique du sol d'intensité croissante (Figure 3-5). La baisse de PMC en conditions de déficit hydrique résulte de l'incapacité des plantes non irriguées à couvrir la demande en assimilats de leurs puits reproducteurs. La conductance stomatique (Figure 3-9c) baisse en relation à la baisse de FTSW. Dans une gamme de faibles valeurs de g_s , la relation entre l'assimilation du CO_2 et la conductance pour le CO_2 est linéaire (Hutmacher et Krieg, 1983; Ephrath *et al.*, 1990, et Faver *et al.*, 1996, sur coton; Katerji et Bethenod, 1997, sur tournesol et maïs), et on peut supposer que la photosynthèse baisse avec la FTSW. L'embryon et les fibres passent en phase de gain rapide de poids sec (phase d'accumulation de cellulose dans les fibres, et de lipides et de protéines dans les embryons) environ 2 semaines après l'anthèse (Stewart 1986). Les premières capsules émises par les plantes NI atteignent ce stade à une date à laquelle la FTSW est faible (de 0.4 et de 0.2 en 1995 et 1996). A ce stade g_s (donc la photosynthèse), et l'indice foliaire (donc la quantité de rayonnement absorbé) des plantes non irriguées sont beaucoup plus faibles que celles des plantes irriguées.

6.3.2.2. Différences variétales

Des différences significatives de poids moyen de coton par capsule entre les variétés sont obtenues chaque année (Tableau 6-3). Une valeur proche du potentiel génétique est donnée par la moyenne obtenue en conditions irriguées sur les 3 années confondues, avec les valeurs respectives de : STF (4.82 g), GUA (4.60), COK (4.47), DEL (4.52) et DES (4.17). Ces différences de PMC entre variétés devraient s'analyser à partir de différences sur le nombre de graines par capsule, - le poids des 100 graines, et - le poids de fibre porté par 100 graines, données non disponibles dans nos essais. La Figure 6-11 suggère que les 5 variétés répondent de la même façon au déficit hydrique sur le PMC.

6.4. Cadre d'analyse de la production de biomasse et de l'indice de récolte

6.4.1. Biomasse totale aérienne

La cinétique d'accumulation de la biomasse totale sèche aérienne des plantes IR est comparable en 1995 et 1996 (Figure 6-12a). Sur la période d'augmentation à peu près linéaire, soit approximativement entre le début de la floraison et l'ouverture des 1^{ères} capsules, et sur 3 dates de mesures en 1995 et 4 dates en 1996 espacées en moyenne de 2 semaines, la vitesse moyenne d'accroissement de la matière sèche aérienne est de $24 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Mauney (1986) a obtenu une vitesse de production de matière sèche de 25 à

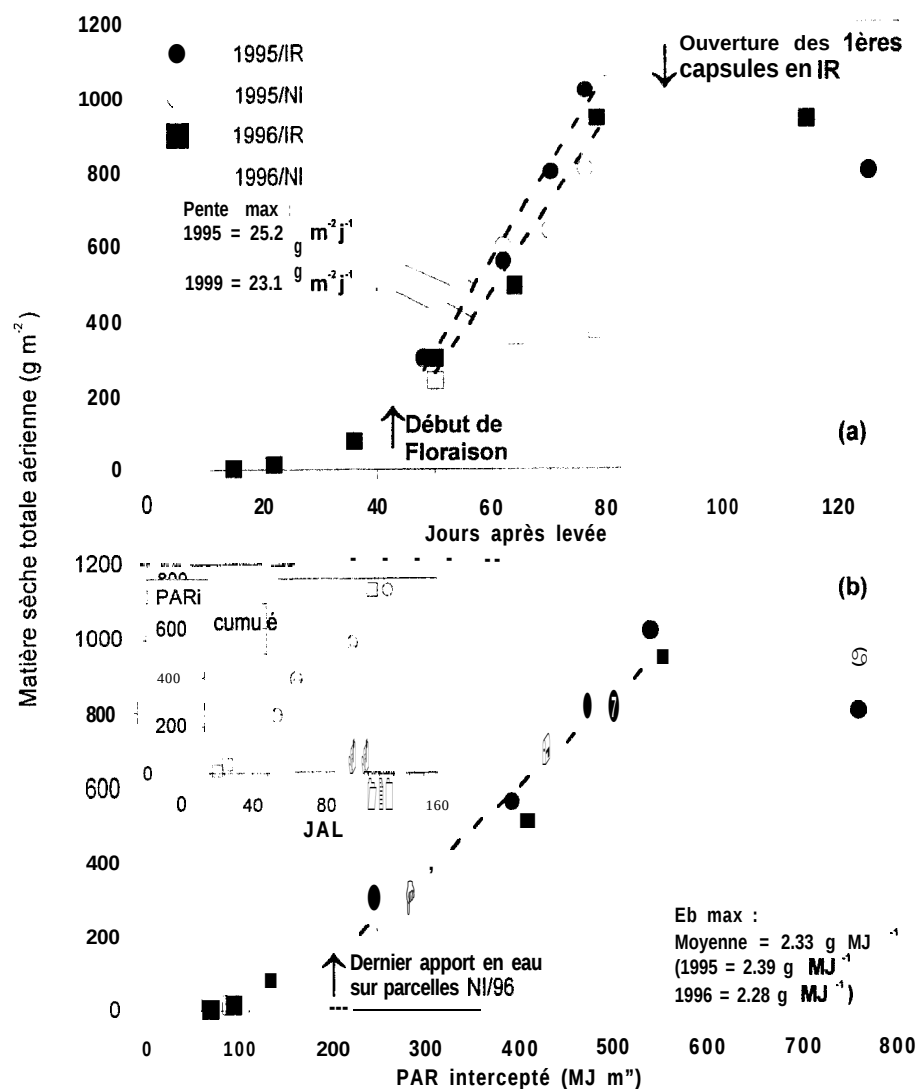


Figure 6-12 : Variation par régime hydrique de la production de matière sèche aérienne : (a) en fonction des jours après levée, et (b) en fonction de la quantité cumulée de PAR intercepté en 1995 et 1996. Insert Fig. 6-12b : Evolution en 1995 et 1996 du PARi cumulé des plantes IR en fonction des jours après levée (JAL).

Régimes irrigué (IR, symboles pleins) et non irrigué (NI, symboles évidés) en 1995 (ronds) et en 1996 (carrés). Les quantités de PAR intercepté des plantes IR de 1995 ont été estimées en considérant que LAI et Ei ont évolué de façon identique à 1996, Matières sèches moyennes par régime mesurées sur 40 et 30 plantes (5 variétés, 3 ou 4 répétitions).

Tableau 6-4 : Biomasses aériennes finales

Biomasses calculées sur la base de la somme de la production de coton graine et de tout, ou partie, de la matière sèche aérienne finale : - tiges seules en 1994, - tiges et partie de feuilles en 1995, et - matière sèche totale aérienne en 1996.

Variétés	Biomasse aérienne finale (g m ⁻²)					
	1994 (tiges)		1995 (tiges+partie des feuilles)		1996 (biomasse aérienne totale)	
	IR	NI	IR	NI	IR	NI
STF	830	480	800	620	900	350
DEL	890	710	810	580	960	350
GUA	800	480	760	570	920	370
DES	880	410	770	650	930	360
COK	640	390	760	560	870	320
Moyennes	760	450	780	600	910	350
F Régimes			***		**	
ETR1 (ddl)			40 (4)		140 (4)	
F Variétés			NS		NS	
F Interaction			NS		NS	
ETR2 (ddl)			66 (24)		70 (16)	
cv (%)			14.0		11.3	

30 g m⁻² j⁻¹, et a rappelé que ce taux pouvait atteindre une valeur maximale de 40 g m⁻² j⁻¹ chez le cotonnier, soit un taux élevé parmi les plantes en C3. Pendant cette période la quantité de biomasse produite est proportionnelle à la quantité de rayonnement absorbé (§ 6.4.4.1, Figure 6-12b).

La biomasse totale aérienne finale est réduite de façon significative en conditions non irriguées (Figure 6-12a) par rapport aux conditions irriguées (baisses de 41, 23 et 61% en 1994, 1995 et 1996), et aucune différence entre les variétés n'est relevée, ni aux différentes dates de mesure (résultats non montrés), ni en fin de cycle (Tableau 6-4).

6.4.2. Indice de fructification et indice de récolte

6.4.2.1. Effets du déficit hydrique

Les pesées de matière sèche reproductive (MS_{reprod}) effectuées au cours du cycle ont pris en compte l'ensemble des organes reproducteurs (boutons, fleurs et capsules à différents stades de maturation). L'indice de fructification, égal au rapport de MS_{reprod} et de la matière sèche totale aérienne, se différencie donc de l'indice de récolte (HI, voir Equations 6-2) car il intègre en plus de la fibre et de la graine, l'ensemble des composantes des organes reproducteurs boutons floraux, fleurs, carpelles et bractées des capsules matures.

La variation de l'indice de fructification en fonction des sommes de degrés-jour de couvert depuis levée est représentée sur la Figure 6-13, et les HI moyens de fin de cycle sont donnés dans le Tableau 6-5.

En 1995, l'indice de fructification est temporairement accru en condition de déficit hydrique (Figure 6-13), et l'indice de récolte est identique entre les régimes hydriques en fin de cycle (Tableau 6-5). Sequeira et El Zik (1992) ont observé sur 6 variétés, une augmentation de l'indice de récolte et du nombre de sites fructifères par unité de surface foliaire en conditions non irriguées. Ceci résulte probablement de la plus grande sensibilité de la croissance foliaire (et donc de la production de biomasse) au déficit hydrique par rapport au développement des organes reproducteurs (Belaygue, 1996). Par contre dans les conditions de déficit hydrique plus important de 1996, l'indice de récolte est plus faible que sur des plantes irriguées, probablement en raison de l'augmentation du taux d'avortement des capsules et boutons floraux (Tableau 6-2).

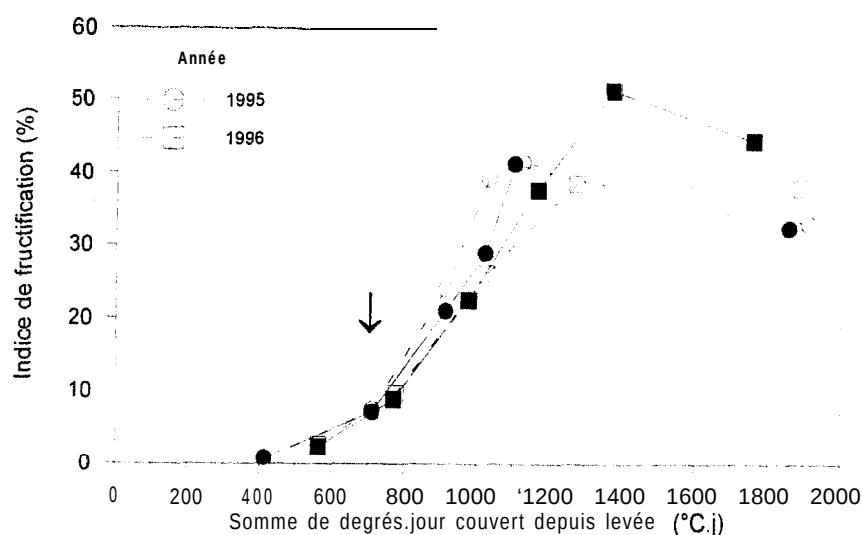


Figure 6-13 : Variation par régime hydrique de l'indice de fructification (pourcentage de la biomasse sèche fructifère à la biomasse totale aérienne) en fonction des sommes de degrés.jour depuis levée en 1995 et 1996.

5 dates en cours de cycle en 1995 (ronds) et 1996 (carrés). Mesures finales en 1995 faites sur le coton graine seul. Moyennes des 5 variétés sous régime irrigué (symboles pleins) et non irrigué (symboles évidés). Début des traitements de sécheresse à environ 700°C depuis levée (flèche).

Tableau 6-5 : Indice de récolte (HI) en fin de cycle

HI est calculé comme le rapport (en pourcentage) de la production de coton graine à tout, ou partie de la matière sèche aérienne finale : • tiges seules en 1994, • tiges et partie de feuilles en 1995, et • matière sèche totale aérienne en 1996.

Variétés	Indice de récolte (%)					
	1994 (tiges)		1995 (tiges+partie des feuilles)		1996 (biomasse aérienne totale)	
	IR	NI	IR	NI	IR	NI
STF	51.5 a	42.5 a	30.3 ab	33.0 a	27.4	17.8
DEL	49.9 a	47.0 a	28.5 b	33.0 a	28.1	16.3
GUA	56.9 a	49.8 a	37.0 a	34.8 a	30.1	20.5
DES	51.7 a	42.8 a	32.9 ab	34.3 a	28.5	16.6
COK	51.3 a	46.7 a	33.4 ab	30.4 a	29.5	17.9
Moyennes	52.3	45.7	32.4	33.1	28.7	17.8
F Régimes	**		NS		*	
ETR1 (ddl)	3.7 (4)		4.5 (4)		1.5 (4)	
F Variétés	*		*		NS	
F Interaction	NS		NS		NS	
ETR2 (ddl)	4.4 (24)		3.2 (24)		2.5 (16)	
CV (%)	8.9		9.8		10.5	

6.4.2.2. Différences *variétales*

L'analyse variétale de l'indice de fructification montre un avantage **significatif** de la variété GUA sur l'ensemble des dates de mesures (écart hautement significatif dans l'analyse en série des 6 dates de mesure en 1996). Cet avantage de GUA sur l'indice de fructification se retrouve chacune des 3 années sur HI final (Tableau 6-5). Cet avantage de la variété GUA par rapport aux autres variétés n'est pas seulement relié à un décalage phénologique et à une plus grande précocité, car GUA est aussi supérieur aux 2 autres variétés de même précocité de floraison, DES et COK.

6.4.3. **Biomasse et utilisation de l'eau (Eq. 6-2a)**

6.4.3.1. *Evapotranspiration réelle (ETR)*

Les quantités d'eau perdues par évapotranspiration (Chapitre 3, § 3.5), et cumulées entre le semis et la maturité des dernières capsules, diffèrent entre les régimes hydriques et les années (Tableau O-6).

Pour les 4 niveaux d'alimentation hydrique obtenus en 1995 et 1996, la biomasse aérienne finale est proportionnelle à l'ETR cumulée sur l'ensemble du cycle (Figure 6-14a). La régression linéaire obtenue est proche de celle trouvée par Howell et al. (1984) dans le cas de cultures de cotonnier à forte densité de peuplement et pour une gamme plus large de valeurs de biomasse et d'ETR (trait pointillé sur la Figure 6-14a). Cette liaison confirme que l'obtention d'une production maximale de biomasse aérienne est indissociable d'une forte consommation en eau (Gerik et al., 1995). Ceci suppose toutefois que les autres facteurs limitants, comme l'azote aient été levés, comme l'a montré Payne (1997) pour l'azote chez le mil dans les zones sahéliennes.

6.4.3.2. *Efficiencia de l'eau (WUE)*

L'efficiencia de l'eau consommée par la culture (WUE) a été calculée par le rapport entre la biomasse aérienne finale et l'ETR cumulée sur le cycle. A l'échelle du cycle on ne peut pas assimiler WUE et l'efficiencia de l'eau transpirée en raison de la part de l'évaporation du sol, pendant la période où E_a n'est pas maximale (Villalobos et Fererez., 1990). WUE est d'autant plus forte que les quantités d'eau consommée sont importantes (Figure 6-14b). Ceci résulte probablement du fait que la durée de la période d'émission des noeuds et donc de croissance en biomasse (Figure 6-12) est d'autant plus courte que le déficit hydrique était important. Pour des déficits hydriques plus précoces on obtient généralement une décroissance de WUE avec l'ETR (Jones, 1993 ; Wright et Nageswara

Tableau 6-6 : ETR cumulées sur le cycle en 1995 et 1996.

Variétés	ETR (mm)			
	'1995 (II? JAL)		1996 (100 JAL)	
	IR	NI	IR	NI
STF	521	468	607	314
DEL	559	454	584	321
GUA	532	429	598	322
DES	548	412	595	315
COK	518	447	577	314
Moyennes	535	442	592	317
F Régimes	**			
ETR1 (ddl)	0.8 (4)		19.3 (4)	
F Variétés	NS		NS	
F Interaction	NS		NS	
ETR2 (ddl)	19.9 (8)		14.0 (16)	
CV (%)	4.1		3.1	

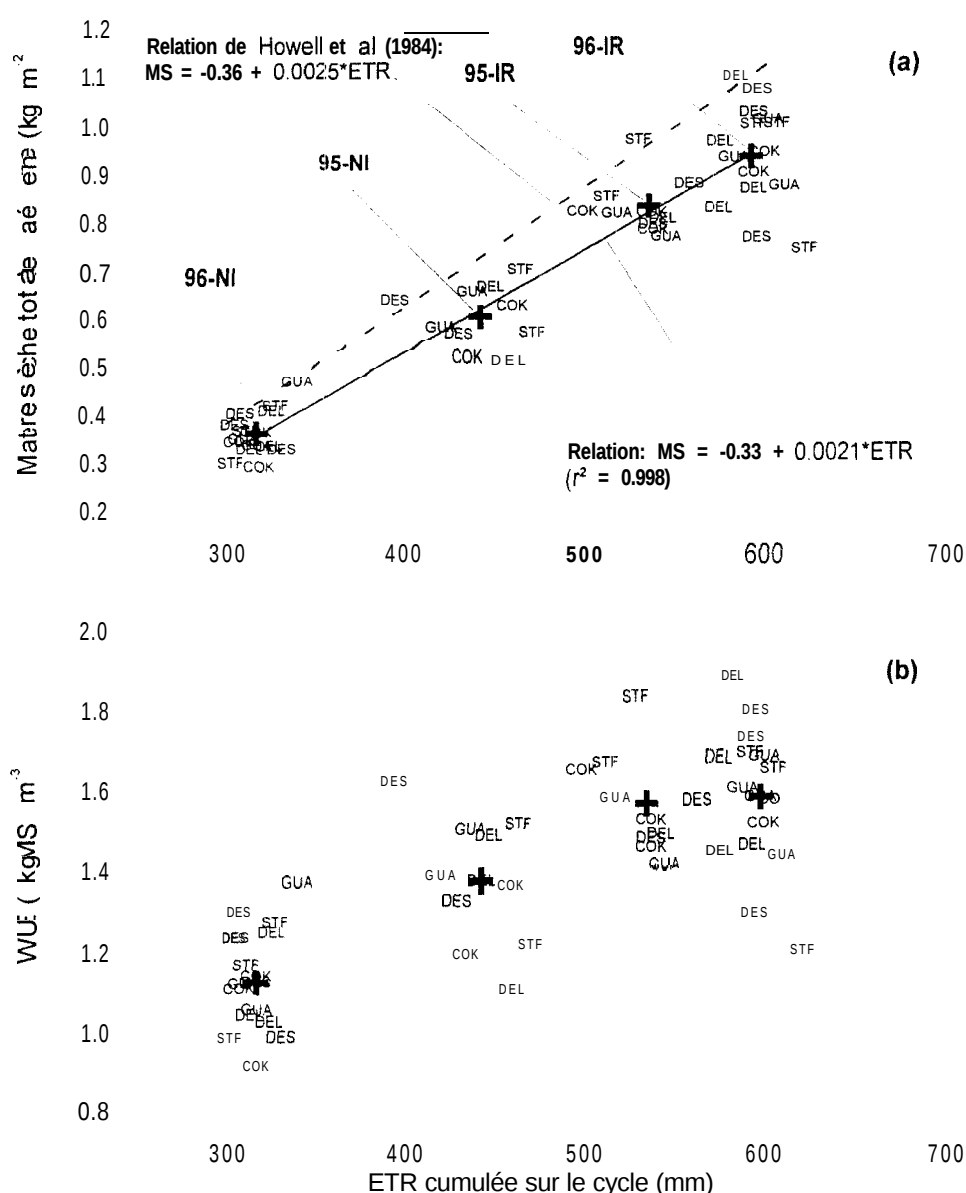


Figure 6-14 : (a) Relation de la matière sèche totale aérienne produite avec l'ETR cumulée sur le cycle en 1995 et 1996. (b) relation du WUE en kg de matière sèche aérienne finale totale par m3 d'ETR cumulée sur le cycle en fonction d'ETR cumulée sur le cycle.

Données parcellaires (variété) et moyennes par régime hydrique.

Rao, 1994). Dans la littérature les chiffres de WUE cités pour le coton sont généralement calculés sur la base de la production de fibre avec une fourchette de 0.1 à 0.3 kg Fibre m^{-3} d'eau donnée par Jordan (1986). Dans notre cas le WUE maximal de 1.6 kg MS m^{-3} (Figure 6-14b) correspondrait à environ 0.2 kg Fibre m^{-3} (avec un HI de 0.3 sur le coton graine, et un pourcentage de fibre moyen par kg de coton graine de 40%).

Les WUE ne sont pas significativement différents entre les variétés, ni sur les valeurs calculées en fin de cycle, ni sur les valeurs calculées pendant une période du cycle où l'efficience d'absorption du rayonnement par le couvert est maximale, et l'évaporation du sol minimale (Figure 6-14b). Quisenberry et Roark (1976) ont estimé au champ le WUE sur IL. variétés de coton différentes par leur développement plus ou moins déterminé. Ils ont montré une variation du classement des variétés pour le WUE en fonction des conditions d'irrigation, et ont conclu à une supériorité du WUE des types les plus indéterminés en condition d'alimentation hydrique moins favorable. De même, Quisenberry et Mc Michael (1991) ont mis en évidence des différences génotypiques significatives de WUE (biomasse totale aérienne et racinaire et quantité d'eau transpirée par pesées de pots). Leur étude portait sur 25 géotypes incluant des races primitives apparentées à *G. hirsutum* et des variétés récentes. Ces dernières ont des WUE inférieurs à ceux des races primitives. Ces auteurs ont trouvé une forte corrélation positive entre WUE et biomasse produite, ce qui a conduit Gerik et al. (1995) à proposer de sélectionner pour de fortes efficacités de transpiration.

6.4.3.3. Surface foliaire spécifique

Cette variable, assez simple à mesurer, a été présentée comme une alternative possible à la mesure du paramètre de discrimination isotopique $^{13}C/^{12}C$ (Δ) (Wright et Nageswara Rao 1994), qui lui-même apporte une estimation indirecte de WUE (§6.1.2.2). La surface foliaire spécifique en $cm^2 g^{-1}$ (ou la masse surfacique foliaire, en $g cm^{-2}$) a par ailleurs été corrélée avec la capacité photosynthétique sur maïs, canne à sucre et sur plusieurs espèces de légumineuses (travaux cités par Nageswara Rao et Wright, 1994).

Bien que n'entrant pas directement dans le cadre d'analyse proposé pour l'analyse du rendement (Eq. 6-2), les mesures de surface foliaire spécifique faites en 1995 et 1996 ont permis de mettre en évidence des différences significatives entre les variétés (Tableau 6-7), sans différence entre les régimes hydriques en 1995, conformément à ce qui a été observé par Reddy et al (1989). En 1996 les mesures ont été réalisées avant la différenciation des régimes d'irrigation. Les 2 variétés GUA et DES ayant les surfaces spécifiques les plus faibles, elles pourraient avoir une efficacité de transpiration supérieure aux autres variétés,

Tableau 6-7 : Surface foliaire spécifique (cm² g⁻¹) mesurée en 1995 et 1996
Effet lié aux régimes hydriques non significatif en 1995. Mesures sur des échantillons de 50 feuilles par parcelle en 1995 et sur toutes les feuilles de 3 plants par parcelles en 1996

Variété	1995 (78 JAL)	1996 (36 JAL)
STF	186	230 b
DEL	180	208 ab
GUA	176	190 a
DES	182	189 a
COK	192	216 ab
F variétés	NS	**

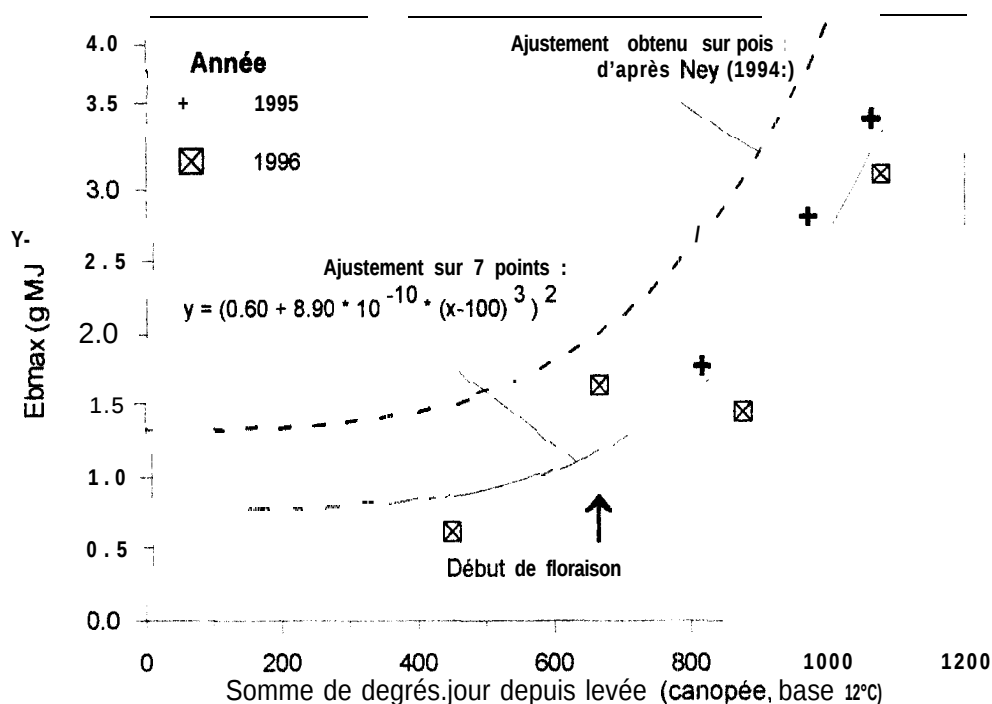


Figure 6-15 : Evolution de l'efficacité biologique d'utilisation du rayonnement au cours du cycle. Plantes irriguées en 1995 et 1996.

L'ajustement obtenu sur pois (Ney, 1994) est du type :

$$y = (1.15 + 8.90 \cdot 10^{-10} \cdot x^3)^2$$

d'après la relation entre ces deux variables établies par Wright et Nageswara Rao (1994). Il reste cependant à vérifier cette relation dans le cas du cotonnier. Néanmoins, nos calculs de WUE n'ont pas montré de différences entre les variétés. Pettigrew et Meredith (1994) ont comparé au champ 18 variétés, dont la variété DES, sur le rendement et différentes composantes des échanges gazeux. La variété DES est la plus productive dans leur groupe de variétés, et elle se différencie par sa surface foliaire spécifique inférieure. Ces auteurs ont établi par ailleurs une corrélation négative significative entre la surface foliaire spécifique et le taux d'échange de CO_2 de la feuille.

6.4.4, **Biomasse et bilan radiatif (Eq. 6-2b)**

6.4.4 1. *Efficience biologique maximale*

La quantité de rayonnement photosynthétiquement actif intercepté a été calculée à pas de temps journalier en multipliant la valeur de PAR incident, fonction du rayonnement global (Chapitre 2, § 2.1.2), par la valeur de E_i estimée à l'échelle de la journée. Cette dernière est calculée à partir du E_i mesuré au midi solaire (ou calculé par interpolation entre deux mesures) avec le LAI2000, en utilisant la formule de Charles-Edwards et Lawn (1984) (Chapitre 2, § 2.7.1).

Pour l'année 1995, nous avons considéré qu'en conditions irriguées les LAI et E_i étaient identiques à ceux de 1996 en raison du fait que les plantes avaient suivi les mêmes cinétiques de croissance en hauteur, et en raison de la bonne relation du LAI avec la hauteur (Annexe 6-3). Ce calcul n'a été fait que sur les parcelles IR de 1995, les E_i des parcelles NI ne pouvant pas être estimées.

En culture irriguée, la production de biomasse aérienne par m^2 est proportionnelle à la quantité de PAR intercepté, du moins pendant la période comprise entre 50 et 75 JAL, soit approximativement pendant la période de floraison (Figure 6-12b). La pente de la droite de régression entre ces deux variables est égale à l'efficience biologique de conversion du rayonnement, E_b . La valeur obtenue 'alors en conditions irriguées peut être considérée comme la valeur maximale de cette efficience ($E_{b,\text{max}}$). Les valeurs obtenues sont très proches pour les deux années, ce qui permet de calculer une valeur moyenne de $E_{b,\text{max}}$ (2.3 g MS MJ^{-1} de PAR intercepté). La valeur trouvée se situe dans la gamme des valeurs obtenues par Gosse et al. (1986) pour les plantes en C3 : 2 à 3 g MS MJ^{-1} . Elle est par contre supérieure aux chiffres de 1.7 à 1.9 g MS MJ^{-1} obtenus par Sadras et Wilson (1997a) sur cotonnier. Rosenthal et Gerik (1991) ont trouvé une variation entre 1.2 et 1.7 g MS MJ^{-1} en fonction des années et des variétés, mais ces valeurs ont été mesurées pendant la

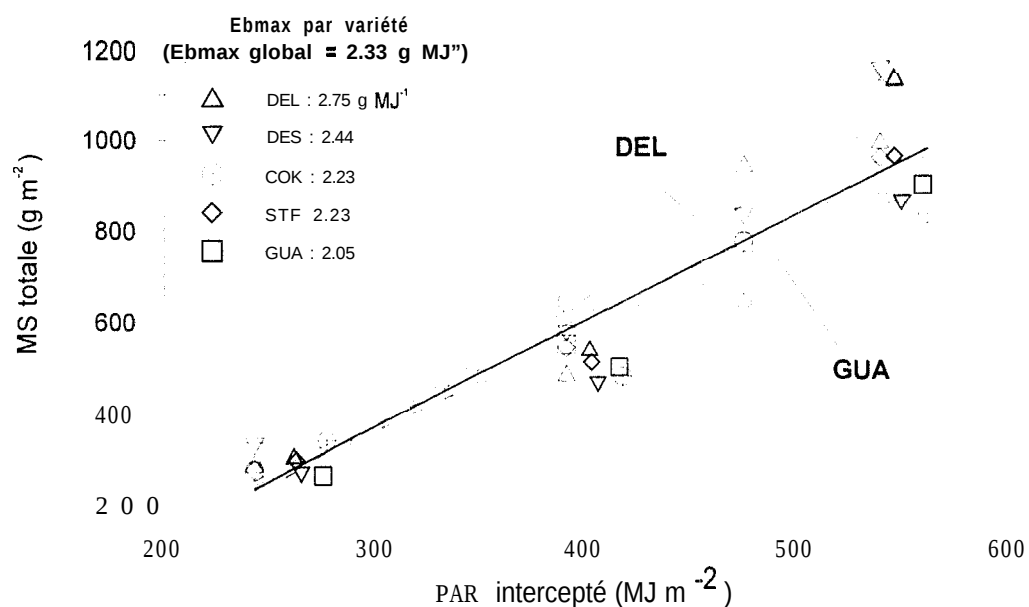


Figure 6-16 : Pente par variété des régressions reliant la matière sèche aérienne totale à la quantité cumulée de PAR intercepté. Parcelles irriguées.
Efficiencia biológica d'utilisation du rayonnement (Ebmax)
 Mesures faites à 4 dates en 1995 (symboles en trait fin) et 3 dates en 1996 (traits épais). Matières sèches moyennes mesurées sur 6 à 8 plantes en fonction des dates

période végétative. Or les travaux de Nley (1994) et Guilioni (1997) sur le pois montrent par exemple que la valeur de $E_{b_{max}}$ évolue au cours du cycle de la plante. Un calcul d'efficience biologique entre deux mesures de biomasse aérienne sur les plantes irriguées montre que, chez le cotonnier $E_{b_{max}}$ augmente également au cours du cycle, en suivant une évolution (en fonction des sommes de température) proche de celle du pois (Figure 6-15). Les plus faibles valeurs obtenues en début de cycle traduisent probablement l'allocation préférentielle des assimilats vers les racines (Gosse et al., 1986). Au cours de la floraison l'augmentation de $E_{b_{max}}$ pourrait résulter d'une stimulation de la photosynthèse par la forte demande en assimilats des capsules et d'une remobilisation du carbone précédemment stocké dans les racines (Ney, 1994).

6.4.4.2. Effet du déficit hydrique sur E_b

Les plus faibles valeurs de biomasse produites pendant la floraison en culture non irriguée résultent de la baisse d'efficience biologique, du moins en 1996 où le déficit hydrique est le plus fort (Figure 6-12). La valeur moyenne de E_b calculée pour les plantes non irriguées en 1996 est de 0.9 g MS MJ^{-1} soit 65 % de la valeur obtenue sur les plantes irriguées. Avec l'augmentation du déficit hydrique au cours du cycle la valeur de E_b des plantes non irriguées s'annule progressivement, comme l'indique le plafonnement plus précoce de la production de biomasse sur la Figure 6-12b.

La réduction de E_b en culture non irriguée peut s'expliquer par une baisse de photosynthèse résultant de la fermeture stomatique en réponse au dessèchement du sol (Chapitre 3. Figure 3-9c). Mais la plus faible photosynthèse des plantes non irriguées pourrait aussi s'expliquer par les températures élevées de feuillage des plantes NI, et par leurs effets sur la respiration (Guilioni, 1997). D'après Burke et al. (1988) la fenêtre cinétique thermique optimale du cotonnier serait comprise entre 23.5 et 32°C. Le niveau supérieur de cette fenêtre est rapidement dépassé dans le cas des températures au midi solaire des couverts non irrigués (Annexe 3-2). Une autre raison possible de la baisse de E_b en conditions non irriguées pourrait provenir de l'erreur liée au fait que la biomasse racinaire n'est pas prise en compte. En effet il a souvent été montré que la part du système racinaire dans la biomasse totale augmentait avec des conditions de déficit hydrique (Cutler et Rains, 1977 ; Fernandez et al., 1996).

Cependant la Figure 6-12b montre que la plus faible biomasse finale des cultures non irriguées de 1996 résulte également d'une diminution de la quantité de rayonnement intercepté, du moins l'année la plus sèche (1996), du fait de la baisse plus rapide de E_b

(Figure 4-12).

6.4.4 3. Différences variétales sur Eb_{max}

La Figure 6-16 suggère une différence, bien que non significative, de Eb_{max} entre les variétés. avec une plus faible valeur pour GUA (2.05 g MS MJ⁻¹) et une plus forte valeur pour DEL (2.75 g MS MJ⁻¹). Ce classement des variétés sur Eb_{max} ne peut être relié à des différences de conductance maximale (Chapitre 3), ni au classement observé des variétés pour la surface spécifique foliaire (Tableau 6-7).

6.5. Conclusion

- Des différences significatives de rendement (2600 à 4600 kg de coton graine par ha dans les conditions les plus favorables), et un effet d'interaction significatif entre variétés et régimes d'irrigation, ont été mis en évidence en 1994. L'analyse globale des 3 essais pour la réponse des 5 variétés communes à différents régimes d'irrigation post florale, est compliquée en raison du fait que les régimes « irrigué » et « non irrigué » n'ont pas reproduit le même état hydrique du sol d'une année à l'autre.
- Sur la base d'un cadre d'analyse des composantes du rendement (Eq. 6-1), il apparaît clairement que nos conditions de contrainte hydrique terminale ont affecté à la fois le poids moyen individuel des capsules et leur nombre. Le nombre de capsules reste cependant le principal facteur explicatif des différences de rendement. La baisse de ce nombre résulte en partie de la diminution du nombre de sites fructifères émis (Tableau 5-1) et, 2 années sur 3, d'une augmentation du taux d'avortement (Tableau 6-2). Le chapitre précédent a montré que la baisse du nombre total de sites fructifères en conditions de déficit hydrique était principalement déterminée par le raccourcissement de la durée de la période de floraison utile, la vitesse de floraison étant stable. Ceci se traduit par une relation entre le rendement et la durée de la période de floraison utile (Figure 6-4b).

L'augmentation du taux d'avortement, comme la baisse de PMC en condition de déficit hydrique, peuvent s'expliquer par la diminution du flux d'assimilats disponibles pour les fruits. La FTSW moyenne pendant la période de floraison, et ses relations avec la conductance stomatique et la croissance foliaire, permettent de quantifier les baisses de photosynthèse en condition de déficit hydrique. Les différences de FTSW moyenne permettent donc d'expliquer les différences de taux d'avortement (Figure 6-8) et la variation de PMC (Figure 6-11) entre les 6 situations expérimentales (3 années x 2

régimes hydriques).

Entre les variétés, on a observé à la fois des différences de PMC et de nombre de capsules par m². Les différences de nombres de capsules finales peuvent s'expliquer à la fois par des différences de durée de la floraison utile, donc de nombres de sites émis, et des différences de taux d'abscission et d'avortement d'organes reproducteurs entre les variétés (Tableau 6-Z).

- Des 2 termes des Equations 6-2, biomasse et indice de récolte, le premier permet plutôt d'expliquer les variations de rendement entre années et entre régimes hydriques, tandis que l'indice de récolte permet plutôt d'expliquer les différences entre les variétés. La variété GUA est supérieure sur ce caractère (Tableau 6-4), et cette variété est aussi la plus stable en rendement sur les 6 situations analysées (Figure 6-3).

L'augmentation de l'indice de récolte apparaît comme une voie possible d'amélioration de la production chez le cotonnier (Meredith et Wells, 1989). La capacité de remobilisation des assimilats stockés dans les tiges et les feuilles en direction des fruits en conditions de déficit hydrique est un des processus participant à un indice de récolte élevé. Ces assimilats constituent la source essentielle de carbone et d'azote lorsque la photosynthèse est faible. Sur un plan pratique, cette capacité peut être estimée de façon indirecte et sur un grand nombre de géotypes, en simulant à l'aide de défoliants des conditions de sécheresse tardive (Blum et al., 1983 sur blé). Cette approche est actuellement testée sur légumineuses (Turner, communication personnelle) mais n'a, à notre connaissance, jamais été utilisée sur cotonnier.

- L'approche d'analyse de la production basée sur l'efficience de l'eau (WUE) et l'eau transpirée, a montré : (i) que la quantité de biomasse aérienne était proportionnelle à l'ETR cumulée sur l'ensemble du cycle et, (ii) que WUE était d'autant plus forte que les quantités d'eau étaient plus importantes. Les ETR cumulées et les WUE ne sont pas différents entre les variétés dans nos conditions. Néanmoins, certains auteurs ont montré, en particulier sur coton (Cook et El Zik, 1993) et sur arachide (Wright et Nagesawara Rao, 1994), qu'il existait une part de variabilité génétique sur ces caractères. Ce cadre d'analyse, et ses 3 déterminants WUE, eau transpirée et HI, sont actuellement utilisés en Australie et en Inde dans un programme de sélection de géotypes d'arachide mieux adaptés à la sécheresse (Wright, communication personnelle)

- Le cadre d'analyse de la production de biomasse basé sur le bilan **radiatif** a montré que sous l'**effet** du déficit hydrique, les efficacités d'interception, E_i , (Chapitre 4, Figure 4-12) et de conversion du **rayonnement**, E_b , (§ 6.4.4.2) étaient rapidement affectées. Ces 2 variables ne permettent cependant pas de différencier les variétés.
- La durée de cycle, elle-même dépendante de la durée de floraison utile, ressort ici comme le facteur d'explication essentiel des différences dans les quantités de rayonnement intercepté dans les différents régimes hydriques.

7. DISCUSSION (GENERALE ET CONCLUSION)

L'approche utilisée dans cette thèse et ses principales conclusions ont été présentées dans une communication aux Beltwide cotton conferences organisées par le National Council of America (5 au 9 janvier 1998, San Diego, USA) (Lacape et al., 1998b sous presse, Annexe 7-I) ; et une communication sera aussi faite en 1998 à la World Cotton Research Conference-2, organisée par l'International Cotton Advisory Committee du 6 au 12 septembre 1998 à Athènes (Grèce) (Lacape et Wery, en préparation).

7.1. Caractérisation de la contrainte hydrique

La fraction d'eau transpirable du sol (FTSW), calculée à partir des mesures de teneur en eau du sol, a permis de prendre en compte la variabilité des conditions environnementales inhérente à des conditions d'expérimentation en champ. Cette variabilité tenait aussi bien au sol (variabilité de la texture entre parcelles et en fonction de la profondeur dans le sol) qu'au climat (différences de pluviométrie entre années). Le calcul de cette variable de caractérisation de l'état hydrique du sol dans la zone racinaire permet d'analyser l'ensemble de nos résultats (3 années x 2 régimes hydriques x 5 variétés) de façon globale, en mettant en relation les états hydriques du sol et de la plante (Lacape et al., 1998a ; Annexe 3-I).

La relation établie sur deux années entre la FTSW et le potentiel hydrique foliaire de base (Figure 3-4) confirme que la FTSW donne une indication du potentiel hydrique moyen du sol dans la zone prospectée par les racines, et permet d'estimer le niveau de contrainte hydrique effectivement perçue par les plantes. La variable FTSW serait aussi à comparer à la teneur en abscissique du xylème, qui est un indicateur de stress valable dans une large gamme de conditions environnementales, d'enracinement et pour plusieurs génotypes (Tardieu et al., 1996). La relation trouvée avec le potentiel hydrique foliaire de base peut s'expliquer par le fait que les paramètres servant à calculer la FTSW : bornes supérieure et inférieure de la TTSW et profondeur d'extraction racinaire en particulier, sont déterminés sur chacune des parcelles. Dans une expérimentation variétale le déficit hydrique subi par la plante pourrait être caractérisé également par le potentiel de base ou par la teneur en ABA de la sève du xylème (Tardieu et al., 1996 ; Wery et al., 1997). Cependant dans le cadre d'un réseau d'essais variétaux la FTSW offre l'avantage de pouvoir être calculée à posteriori à partir d'une simulation du bilan hydrique (Wery et al., 1996). La mesure de l'état hydrique du sol dans quelques essais du réseau permettrait de caler les

principales relations utilisées dans ce bilan (travail en cours à partir de nos essais).

Cette approche de caractérisation de la contrainte hydrique est indispensable à l'analyse de la réponse à un déficit hydrique de géotypes pouvant différer dans leur cinétique de consommation de l'eau du sol (Ray et *al.*, 1997, sur maïs ; Wery et *al.*, 1997, sur tournesol). Dans notre cas les 5 variétés n'ont pas montré d'importante différence dans l'évolution de leur FTSW au cours du cycle (Figure 3-6). Ces variétés appartiennent à l'espèce *G. hirsutum* et leur phénologie, leur morphologie et leur consommation en eau sont comparables. La comparaison de la réponse au déficit hydrique d'espèces diploïdes, de races sauvages, ou de types variétaux portant des caractères génétiques jouant sur la morphologie (forme de feuille okra, port **cluster**) imposerait par contre une telle approche.

L'estimation au niveau de contrainte hydrique du sol grâce à la FTSW nous fournit : une variable quantitative permettant d'analyser un ensemble de 6 situations contrastées d'alimentation hydrique (3 années x 2 régimes d'irrigation) en les assimilant à 6 essais. Une approche de ce type pourrait s'appliquer à l'analyse de réseaux d'essais variétaux conduits sous différentes conditions environnementales, en limitant leur nombre, donc le coût **global** du réseau. Les essais pourraient être classés en groupes homogènes pour le déficit hydrique subi par les plantes, à partir de l'évolution de la FTSW mesurée ou simulée. Cette approche permettrait d'analyser aussi bien des variables intégratives comme le rendement, que des variables à pas de temps court. Les différences génotypiques et les interactions entre géotype et milieu (lieux ou années différents) devraient alors pouvoir s'interpréter à partir des écarts observés par rapport à une courbe d'ajustement caractéristique de l'espèce et établie sur les moyennes entre toutes les variétés, entre état hydrique du sol et variables de caractérisation de la plante (Wery et *al.*, 1997).

7.2. Cadre d'analyse « état hydrique »

La FTSW a permis de développer un cadre d'interprétation des variations (au cours du temps entre régimes hydriques et entre années) **des différentes variables d'état hydrique des feuilles à pas de temps court** (Figure 3-9), **ou de la transpiration journalière** du couvert estimée par le rapport ETR/ETM (Figure 3-10). La forme des relations que nous avons trouvées au champ entre variables d'état hydrique des plantes et FTSW est semblable à celle trouvée par d'autres auteurs en pots ou au champ (Ray et Sinclair, 1997, sur maïs ; Lecœur et Sinclair, 1996, sur pois ; Sadras et Milroy, 1996).

Les réponses des variables TER, CWSI et ETR/ETM, à la baisse **de** FTSW, diffèrent entre les plantes irriguées et les plantes non irriguées. Dans le cas de CWSI, cette

différence peut être liée à la mesure elle-même et à l'erreur plus importante faite sur les faibles valeurs de CWSI. Dans le cas du rapport ETR/ETM et de la TER, les plantes IR sont affectées à partir d'un niveau de contrainte hydrique du sol plus important, que celui des plantes NI. Ceci résulte de la différence de vitesse de mise en place du déficit hydrique entre les parcelles non irriguées : baisse rapide de la FTSW, et les parcelles irriguées : baisse plus lente suivant une période plus ou moins longue pendant laquelle la FTSW s'est maintenue à une valeur sub-optimale de 0.3-0.4 (Figure 3-5). Cutler et Rains (1977) ont montré le rôle important de l'endurcissement de plantes de cotonnier par un déficit hydrique pour les réponses des variables d'état hydrique des feuilles à un déficit hydrique ultérieur. La réponse des plantes à la sécheresse dépend du parcours d'état hydrique du sol suivi par la culture. La manifestation la plus évidente de cette différence de réponse à la FTSW entre plantes irriguées et non irriguées vient de la comparaison des réponses des variables TER et Ψ_f à la FTSW. Le maintien de la TER en culture irriguée, dans une période où Ψ_f est abaissé, permet de conclure à la mise en place d'un ajustement osmotique dans le cas des plantes irriguées (Lecœur et al., 1992).

Certains auteurs expliquent l'accumulation de solutés observée dans certaines conditions de déficit hydrique (Munns, 1988), par le fait qu'un déficit hydrique affecte davantage l'expansion foliaire donc l'utilisation des assimilats, qu'il ne réduit la photosynthèse (Krissek, 1986 ; Wery, 1996). Chez le cotonnier (Ephrath et al., 1990), comme chez d'autres plantes (Katerji et Bethenod, 1997), on observe un décalage entre les effets du déficit hydrique sur la conductance stomatique et l'assimilation du CO_2 . L'ajustement osmotique et le maintien de turgescence qui en résulte, ne peuvent être directement interprétés comme des mécanismes assurant le maintien de la production de biomasse et du rendement en conditions sèches (Munns, 1988 ; De Raïssac, 1992). Chez le cotonnier, Quisenberry et al. (1984) ont par exemple trouvé une relation négative entre l'ajustement osmotique et la production de biomasse. Dans notre cas, nous n'avons pas trouvé de différence entre les variétés pour la production de biomasse aérienne (Tableau 6-4). Il semble que la capacité supérieure d'évitement de la déshydratation de la variété STF (maintien de la TER avec une baisse de FTSW et de potentiel hydrique foliaire, Figure 3-9b), ne se traduise pas par une croissance en biomasse et un rendement supérieur pour cette variété en conditions sèches.

La variété DEL montre également un comportement différent des autres variétés pour la réponse de ses indicateurs d'état hydrique à l'état hydrique du sol. Lorsque le déficit hydrique augmente (FTSW décroissante) cette variété subit une baisse plus rapide de son

état hydrique foliaire (TER et Ψ_f ; Figures 3-9a et 3-9b) et de sa transpiration journalière (ETR/ETM , Figure 3-10), et un échauffement plus important de ses feuilles (CSW , Figure 3-9d). Par contre, nous n'avons observé aucune différence génotypique pour la réponse de la conductance stomatique au dessèchement du sol (Figure 3-9), ce qui confirme les résultats obtenus sur orge (Borel et al., 1997) et sur tournesol (Wery et al., 1997). Le plus faible évitement de la déshydratation de la variété DEL serait donc plutôt lié à une moins bonne capacité d'absorption de l'eau du sol par les racines, associée à des caractères comme la profondeur, la densité, ou la résistance hydraulique du système racinaire. Ceci est en partie vérifié car les valeurs d' ERD et ERD_{max} en 95 et 96, ont classé à chaque fois (écart non significatif) ce génotype comme le moins profondément enraciné (Annexe 2-2). Une étude conduite en 1995 a également montré que dans le cas de cette variété le système racinaire présent sur la façade translucide de tubes rhizotrons, et mesuré sur les 4 premières semaines de croissance, était moins profond et moins ramifié que chez les 4 autres variétés (résultats non montrés). L'absence de différence entre les variétés pour la conductance stomatique mesurée au midi solaire et pour les ETR journalières devrait, si l'hypothèse d'une moindre absorption d'eau de DEL était vraie, se traduire par une baisse plus rapide de la $FTSW$ au moins en début de déficit hydrique, ce que nous n'avons pas observé. Il faudrait cependant effectuer des mesures de déficit hydrique du sol plus fréquentes compte tenu des boucles de récurrence à pas de temps journalier entre état hydrique du sol et transpiration du couvert (Wery, 1996) : une plus forte transpiration un jour donné entraînant une $FTSW$ réduite le lendemain, elle même provoquant une baisse de transpiration. Par ailleurs l'égalité des $FTSW$ entre variétés pourrait ici être liée au fait que nous avons appliqué les mêmes cinétiques d'enracinement entre les variétés, en raison de l'absence de différences significatives sur les estimations de ERD (Chapitre 2, § 2.4.2). Un suivi de g_s sur la journée serait également nécessaire pour vérifier si l'absence de différence variétale sur les mesures faites à midi traduit un comportement identique pour toutes les variétés sur toute la journée.

Nos résultats confirment **l'intérêt des variables TER et $CWSI$ comme indicateurs de l'état hydrique des plantes**. Leur relative facilité de mise en oeuvre sur un grand nombre de plantes (dans notre cas, 30 parcelles élémentaires étaient mesurées chaque jour en faisant 3 à 4 mesures de TER et de température de couvert par parcelle) et l'obtention de différences variétales pour la relation entre ces variables et l'état hydrique du sol permettent d'envisager leur utilisation en sélection chez le cotonnier. Cependant nos résultats

confirment aussi que ces variables à pas de temps court ne permettent pas de prévoir les capacités de production de différentes variétés en conditions sèches.

Différents processus moléculaires et biochimiques sont impliqués dans les réponses, des plantes au déficit hydrique, et on peut aujourd'hui quantifier leur variabilité génétique au niveau des gènes et de leur expression (Turner, 1997 ; et revue récente de Prioul et al., 1997). Teulat et al. (1997) ont par exemple identifié, chez différents génotypes d'orge, et pour un état hydrique du sol identique, des QTL associés à la TER. Nos résultats soulignent cependant la nécessité dans ce cadre de ne pas conduire une sélection basée sur ces indicateurs tels que TER ou CWSI, ou encore la recherche de marqueurs moléculaires de caractères de tolérance induits par des conditions de déficit hydrique, indépendamment d'une caractérisation du niveau de la contrainte hydrique perçue par les plantes.

7.3. Cadre d'analyse « croissance foliaire »

Toutes les composantes de l'indice foliaire sont sensibles à un déficit hydrique du sol : nombre de branches, nombre et surface individuelle des feuilles.

Le cotonnier a un rythme d'émission des feuilles très sensible au déficit hydrique estimé par le niveau moyen de FTSW (Figure 4-11) conformément à ce qui a été observé sur de nombreuses espèces (Belaygue et al., 1996). Cette **sensibilité diffère entre les variétés, la variété GUA étant plus sensible que les 4 autres** (Figure 4-11).

Au cours du cycle d'une plante à croissance indéterminée comme le cotonnier, la croissance végétative (croissance et émission de phytomères) et la production fructifère (émission des fleurs et développement en capsules) sont rapidement en concurrence. A l'échelle de la plante entière cette compétition permet d'expliquer les effets du déficit hydrique sur la durée de la période de floraison (et sur la durée du cycle) et sur l'abscission et l'avortement d'organes reproducteurs.

Les variétés STF et DEL ont un rythme de développement (vitesse d'émission des phytomères hors de l'extrémité apicale) **plus rapide** que les autres variétés en conditions irriguées (Tableau 4-2). On pourrait attendre de ce comportement une plus grande rapidité de mise en place de l'indice foliaire au moins en conditions irriguées, avec pour conséquence une quantité de PAR absorbée supérieure, moins d'évaporation au niveau du sol, et une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'eau (cadre d'analyse production de biomasse et bilan radiatif). Cependant les mesures réalisées avec le LAI 2000 ont montré qu'il n'y avait aucune différence d'efficacité d'interception du rayonnement entre variétés aussi bien en conditions irriguées qu'en conditions non irriguées (Figure 4-12 et

§ 6-4-3-2). Il semble que les fortes vitesses d'émission des feuilles soient associées à une plus faible surface individuelle des feuilles (Tableaux 4-1 et 4-2), cette compensation expliquant l'absence de différences sur l'indice foliaire entre les variétés.

7.4. Cadre d'analyse « développement reproducteur »

Malgré le choix de variétés de même groupe de précocité on constate une différence maximale de 3 jours dans la date de floraison entre les deux variétés extrêmes. Cependant cette différence de précocité a peu d'influence dans nos essais car les variétés les plus précoces en floraison ne sont pas plus productives dans les conditions de déficit hydrique les plus sévères (NI-1996).

La vitesse de floraison est peu sensible au déficit hydrique aussi bien à l'échelle de la tige principale (Figure 5-8) que de la plante entière.

La baisse, au cours du cycle, du nombre de noeuds au-dessus de la dernière fleur blanche (Figure 5-6), **NAWF**, traduit la différence entre les vitesses d'émission de noeuds et de fleurs sur la tige principale (Figure 5-7). La date à laquelle le NAWF est égal à 5 peut être considérée comme la fin de la période d'émission des fleurs utiles au rendement (Bourland *et al.*, 1997). Cette date a également permis de donner une estimation satisfaisante de la date d'arrêt d'émission des noeuds sur la tige principale (Figure 4-9). Le déficit hydrique raccourcit la durée de la période de floraison utile car il ralentit le rythme d'émission des noeuds et a relativement peu d'effet sur le rythme d'émission des fleurs. La valeur de 5 pour NAWF est donc atteinte plus tôt en cas de déficit hydrique, ce qui avance la date d'arrêt d'émission des phytomères sur la tige par rapport à une plante bien alimentée en eau.

Les différences entre variétés sur la date à laquelle cette valeur de 5 noeuds est atteinte (Tableau 4-3), ou sur la durée comprise entre le début de floraison et la date de NAWF=5 (Tableau 5-4), rendent essentiellement compte du caractère plus ou moins déterminé de la variété caractérisé par la date de l'arrêt d'émission des phytomères (« cutout ») Le maintien d'un certain niveau du caractère indéterminé semble nécessaire au maintien d'un niveau de production suffisant à la fois en conditions de déficit hydrique et en conditions non limitantes en eau. L'exemple de la variété COK, précoce et déterminée, en apporte l'illustration (Figure 6-3) : son rendement dans les conditions hydriques les plus favorables de 1994 est bas.

Le suivi du **NAWF** est simple et rapide puisqu'il est basé sur des comptages

périodiques du nombre de noeuds sur la plante. **Il pourrait être utilisé en sélection pour estimer la durée de floraison utile des génotypes** dans différentes conditions d'alimentation hydrique.

7.5. Cadre d'analyse « composantes du rendement »

Les conditions de **déficit hydrique postfloral** ont provoqué chacune des 3 années **une réduction à la fois du poids moyen de coton par capsule** (Figure 6-1) **et du nombre de capsules récoltées par plante** (Tableau 6-1). La réduction du nombre de capsules en condition de déficit hydrique **est une conséquence de la réduction du nombre de sites fructifères émis** (par raccourcissement de la période de floraison utile, Tableau 5-4) **et de l'augmentation des avortements et abscissions** des organes reproducteurs (Tableau 6-2). Les différences de taux d'avortements et de PMC entre années et entre régimes hydriques peuvent être interprétées à partir du niveau moyen de contrainte hydrique ($\overline{FTSW}$) pendant la période de floraison utile (Figures 6-5, 6-8 et 6-1).

Les différences significatives de poids de coton par capsule entre les variétés (Tableau 6-3) ne peuvent pas être reliées aux différences de rendement observées. Deux variables ont montré **des différences entre les variétés : la durée de floraison utile** (Tableau 5-4) **et le taux d'abscission et d'avortement** d'organes reproducteurs (Tableau 6-2).

7.6. Cadre d'analyse « production de biomasse »

Des 2 termes., biomasse aérienne produite et indice de récolte, entrant dans ce cadre d'analyse du rendement, le premier permet plutôt d'expliquer les variations entre années et entre régimes hydriques, tandis que l'indice de récolte permet plutôt d'expliquer les différences entre variétés.

Nos résultats montrent que **l'indice de récolte** (basé sur le poids de coton graine), ou l'indice de fructification (basé sur le poids total des fruits), est un indicateur **de la capacité des variétés à produire en conditions sèches**. Les mesures de répartition de biomasse aérienne à différentes dates en 1996 et en fin de cycle sur les 3 années (Tableau 6-5) ont mis en évidence **des effets génotypiques significatifs** sur l'indice de fructification, avec une supériorité de la variété GUA sous toutes les conditions d'alimentation hydrique. Pour cette variété on a observé une sensibilité plus grande de la vitesse d'émission des noeuds de la tige à la FTSW (Figure 4-11), mais ce ralentissement du développement n'est pas lié à un ralentissement de la production de biomasse aérienne. Nos données ne

permettent cependant pas de distinguer les causes et les effets dans cette relation Inverse entre l'augmentation de l'indice de fructification et la baisse du rythme d'émission des noeuds.

Ce caractère, mesuré soit par un indice de récolte, soit par un ratio des productions sèches végétative et fructifère, a cependant été peu utilisé comme critère de sélection. D'après Meredith et Wells (1989), il existerait sur ce caractère une marge d'amélioration des rendements chez le cotonnier. La relative stabilité de l'indice de récolte face aux variations des conditions environnementales montre qu'une sélection sur ce caractère pourrait indifféremment être conduite en conditions limitantes ou non limitantes. Cependant la mesure de ce caractère ne peut se faire qu'à maturité physiologique. La capacité de remobilisation des assimilats des feuilles vers les fruits et les graines en croissance est importante à prendre en considération car le développement reproducteur se réalise dans une période de faible photosynthèse (Pettigrew, 1997). Une technique d'estimation indirecte de cette capacité de remobilisation, qui contribue à l'amélioration de l'indice de récolte en conditions sèches, a été proposée par Blum et al (1983) sur blé. Cette technique; utilisée sur blé consiste à simuler un stress hydrique terminal en appliquant un produit défoliant

Toutes les composantes introduites dans les cadres proposés pour analyser la production de biomasse (Chapitre 6-4) permettent de donner une part d'explication aux différences entre les années et à la baisse de rendement en conditions de déficit hydrique

- **arrêt précoce de la croissance du LAI et donc limitation de l'efficience d'interception E_i** , (Figure 4-12) résultant d'une réduction par le déficit hydrique de la taille finale des feuilles (Figure 4-5), de la vitesse (Figure 4-1) et de la durée d'émission des feuilles sur la tige (Tableau 4-3).
- **réduction de la durée de la période d'interception du rayonnement** résultant du raccourcissement de la durée du cycle induite par l'arrêt plus précoce d'émission des phytomères (Tableau 4-3).
- **réduction de l'efficience de conversion, E_b , du rayonnement intercepté** résultant d'une baisse de la conductance stomatique avec le dessèchement du sol (Figure 3-9c).

Ni la biomasse aérienne finale, ni les termes E_i journalier et E_b moyen sur le cycle, entrant dans les équations d'élaboration de la biomasse aérienne journalière **n'ont montré de différences entre les variétés**, que ce soit pour leurs valeurs en conditions hydriques favorables, ou pour leurs réponses à un déficit hydrique postfloral

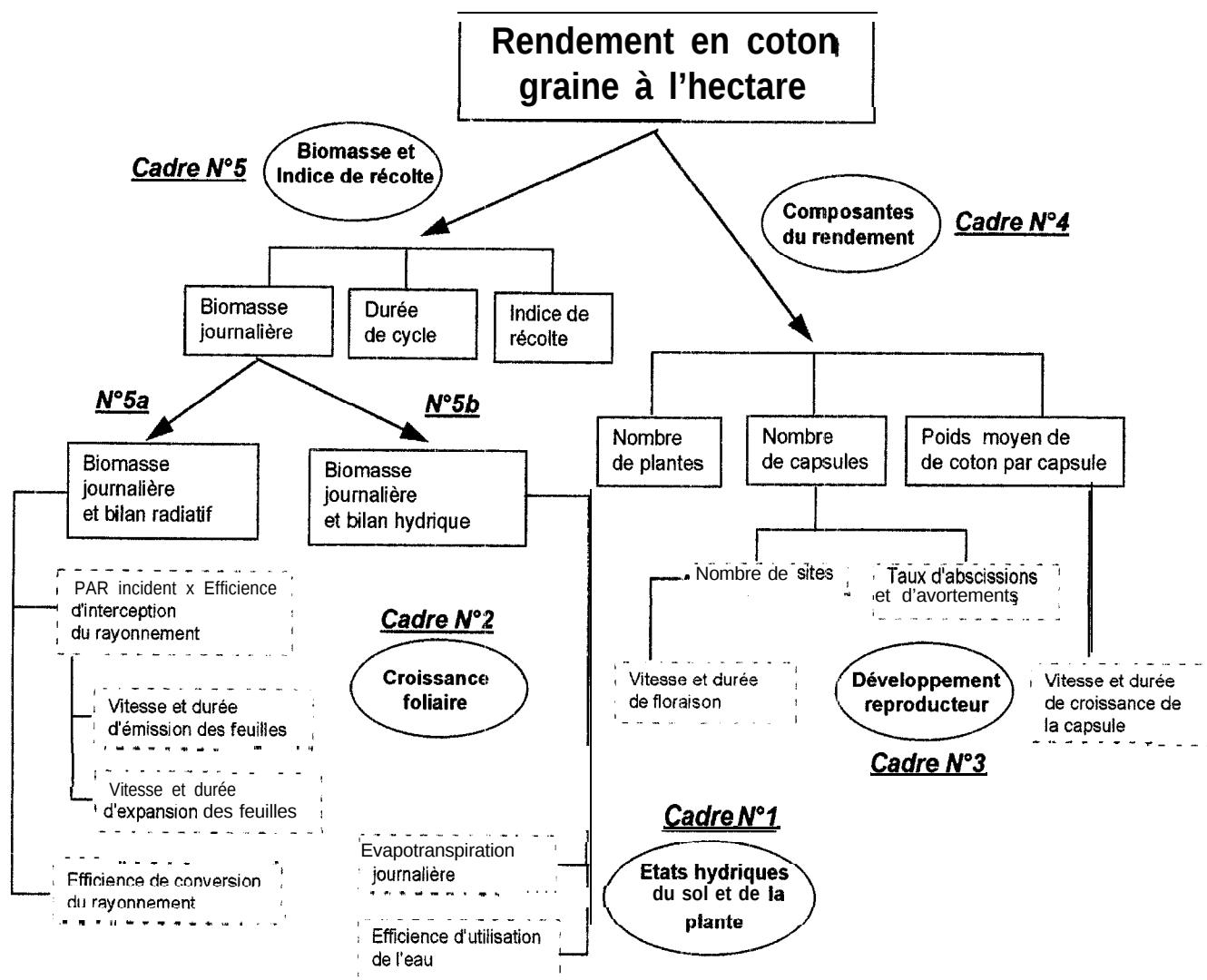


Figure 7-1 : Schéma d'élaboration du rendement en coton graine à l'hectare et différents cadres d'analyse.

Les cadres d'analyse sont figurés de couleur rouge, et les termes élémentaires de ces cadres d'analyse sont figurés avec des encadrés en trait pointillé.

- Cadre N°1 : Cadre d'analyse « état hydrique »,
- Cadre N°2 : Cadre d'analyse « croissance foliaire »,
- Cadre N°3 : Cadre d'analyse « développement reproducteur »,
- Cadre N°4 : Cadre d'analyse « composantes du rendement »,
- Cadre N°5 : Cadre d'analyse « biomasse et indice de récolte »,
 - N°5a : Biomasse et bilan radiatif,
 - N°5b : Biomasse et bilan hydrique.

L'approche d'analyse de la production de biomasse basée sur l'efficacité de l'eau a montré que (i) la quantité de biomasse aérienne était proportionnelle à l'ETR cumulée sur le cycle, (ii) l'efficacité de l'eau consommée était d'autant plus forte que les quantités d'eau disponibles étaient plus importantes. Nous n'avons observé aucune **différence entre les variétés pour les quantités d'eau consommées au cours du cycle (Tableau 6-6) ou pour l'efficacité de l'eau**. Néanmoins, le programme d'amélioration génétique pour l'adaptation à la sécheresse de l'arachide conduit en Australie et en Inde constitue un bon exemple de la mise en application de ce cadre d'analyse dans un programme de sélection variétale (Nageswara Rao et Wright, 1996). Ces auteurs ont dans un premier temps identifié des géniteurs possédant des niveaux élevés d'expression des composantes de ce cadre d'analyse : efficacité de l'eau, quantité d'eau transpirée et indice de récolte. Les descendances de croisements entre ces géniteurs devraient permettre de sélectionner des lignées recombinantes pour les différents caractères (Wright, communication personnelle).

7.7. Conclusion : place des différents cadres d'analyse dans un programme de sélection

Sur un plan général, les objectifs principaux que l'on peut assigner à une approche intégrant la physiologie dans un programme de sélection se situent à 3 niveaux :

- **l'identification de caractères utilisables dans des tests de criblage en sélection.** Ces caractères, outre leur liaison (corrélation génétique) avec le rendement, doivent à la fois présenter une variabilité de leur niveau d'expression et posséder une héritabilité suffisante pour permettre un gain génétique.
- **le choix de variétés à utiliser comme géniteurs** dans des programmes de croisement. Ce choix sera basé (i) soit sur le niveau d'expression d'un caractère déterminé avec dans ce cas l'objectif d'introgresser par backcross successifs ce caractère dans un fond génétique différent, (ii) soit sur une combinaison optimale de différents caractères, par exemple en définissant des index de sélection (Baker, 1994) Ce dernier objectif peut conduire à définir un « idéotype » variétal (Fischer, 1981) Une approche de modélisation peut permettre alors de prédire l'impact du niveau d'expression des différents caractères sur le rendement mesuré sous différentes conditions environnementales.
- **l'aide à l'interprétation des réseaux d'essais variétaux conduits sur les variétés issues d'un programme de création variétale.**

Tableau 7-1 : Echelles d'organisation et échelles de temps des termes entrant dans les différents cadres d'analyse du rendement. Effets du milieu et du génotype d'après nos résultats.

Les effets relatifs du milieu sont les effets moyens d'un déficit hydrique terminal. Ils sont estimés généralement à partir des relations obtenues avec la fraction d'eau transpirable du sol, FTSW. Les effets du milieu et les effets génotypiques sont estimés en fonction de leur importance et de leur prépondérance l'un par rapport à l'autre, selon une échelle relative : ++ effet très marqué, + effet marqué, (+) effet modéré, et 0 effet non mis en évidence.

Cadre d'analyse	Composante	Niveau de pertinence	Echelle de temps	Effets du milieu	Effets du génotype
« Etat hydrique »		Organe	Minutes/journée	++	(+0) ⁽ⁱ⁾
« Croissance foliaire »	Vitesse d'expansion	Phytomère/Organe	Jour/Semaine	++	(+)
	Durée d'expansion	Phytomère/Organe	Semaine	++	(+)
	Vitesse d'émission	Plante moyenne	Cycle	++	+
	Durée d'émission	Plante moyenne	Cycle	++	+
« Développement reproducteur »	Vitesse de floraison	Plante moyenne	Jour/Semaine	(+)	0
	Durée de floraison	Plante moyenne	Cycle	++	+
	Abscissions et avortements	Organe/Plante moyenne	Semaine/Cycle	+/- ⁽ⁱⁱ⁾	++
« Composantes du rendement »	Nombre de capsules	Unité de Surface	Cycle	++	+
	Poids moyen par capsule	Unité de Surface	Mois	+/(+) ⁽ⁱⁱ⁾	++
« Biomasse ...	Indice de récolte	Unité de Surface	Cycle	+/(+) ⁽ⁱⁱ⁾	++
	Durée de cycle	Peuplement	Cycle	++	+
et bilan radiatif »	PAR intercepté	Peuplement	Journée	++	0
	Efficacité de conversion du ray		Semaine/Cycle	++	0
et bilan hydrique »	ETR	Unité de Surface	Journée	++	0
	Efficacité de l'eau	Peuplement	Semaine/Cycle	+	(+) ⁽ⁱⁱⁱ⁾

(i) Différences variétales sur les réponses de la TER, de CWSI et de la transpiration moyenne, à la FTSW ; pas de différences dans les réponses de Ψ_f et de g_s

(ii) Effet marqué dans le cas d'un déficit hydrique sévère.

(iii) Différences variétales sur la surface spécifique foliaire (caractère lié à l'efficacité de l'eau).

Les différents cadres et variables d'analyse que nous avons utilisés (Figure 7-I) n'ont pas apporté le même niveau d'explication en fonction du type d'objectif visé : analyse variétale ou analyse des effets année et régime hydrique dans nos essais (que l'on peut assimiler à des effets lieux dans des réseaux d'essais). Ces résultats sont synthétisés dans le Tableau 7-1.

Toutes les variables d'analyse du rendement sont, à un degré plus ou moins important, affectées par des conditions de déficit hydrique terminal (Tableau 7-V, mais seules certaines d'entre-elles ont montré une variation dans notre groupe de génotypes. Les variables pour lesquelles nous avons mis en évidence une **variabilité génotypique** (soit de son niveau d'expression en conditions irriguées, soit de sa réponse au déficit hydrique), se situent au niveau des cadres d'analyse les plus intégrateurs, il s'agit principalement de **l'indice de récolte et de la durée de la floraison**. Un indice de récolte élevé est associé dans nos conditions à une meilleure capacité de rétention des capsules. La durée de floraison intègre à la fois la précocité de floraison et la durée de floraison utile. Les variables de la **croissance** et du développement à l'échelle de la plante et du phytomère ont également montré des différences entre les variétés (rythme d'émission des feuilles, taille des feuilles ou des capsules). Mais, dans le cas de la croissance foliaire, il semble que les différences sur la taille individuelle des feuilles et leur vitesse d'émission se compensent ce qui donne à toutes les variétés le même indice foliaire.

L'objectif de notre étude était de tester différentes approches d'analyse de la réponse des plantes au déficit hydrique et **d'identifier des variables reliées au rendement** en conditions sèches **plutôt que de proposer des génotypes tolérants à la sécheresse**. En première analyse, on peut néanmoins recommander une étude plus avancée du génotype Guazuncho II (ou de descendances de généalogies proches de celui-ci), et son utilisation dans des programmes de croisement.

La démarche analytique que nous avons utilisée dans la présentation de nos résultats est une démarche ascendante dans le niveau d'intégration des mécanismes concernés (Figure 7-I). Elle a commencé par l'analyse des composantes d'état hydrique de la plante et du sol (échelle de l'organe et pas de temps de quelques minutes à la journée) dans le Chapitre 3, pour terminer dans le Chapitre 6 par le rendement (échelle du peuplement et pas de temps du cycle). Une approche de sélection aurait un cheminement descendant, le rendement (objectif principal de la sélection), en constituant le point d'entrée.

Un certain nombre des relations que nous avons établies devraient permettre de

mettre au point un modèle de consommation en eau et de production du cotonnier à partir des modèles existant sur *pois (Wery *et al.*, 1996), sur soja (Sinclair, 1986) et sur blé (Amir et Sinclair, 1991). Ces modèles comportent un module de bilan hydrique permettant d'estimer la contrainte hydrique du sol (FTSW), et d'ajuster les termes du bilan de carbone. Ce sont donc des **outils aidant à interpréter des résultats d'essais variétaux** (en fourrissant des variables non mesurées) **ou à prévoir le comportement des géotypes** dans d'autres situations.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Al-Khafaf S., Wierenga P.J. et Williams B.C., 1978. Evaporative flux from irrigated cotton as related to leaf area index, soil water, and evaporative demand. *Agron. J.*, 70: 912-917.
- Amir J. et Sinclair T.R., 1991. A model of water limitation on spring wheat growth and yield. *Field Crops Res.*, 28: 59-69.
- Annerose D.J.M., 1990. Recherches sur les mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse. Application au cas de l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée au Sénégal, Thèse de Doctorat, Univ. Paris VI, 282p.
- Annerose D.J.M. et Diagne M., 1990. Caractérisation de la sécheresse en zone semi-aride. I. Présentation d'un modèle simple d'évaluation appliqué au cas de l'arachide cultivée au Sénégal. *Oléagineux*, 45(12): 547-557.
- Annerose D.J.M. 1992. Approche physiologique de l'adaptation à la sécheresse en zone semi-aride sahélienne et soudanienne. Etude de cas: Le CERAAS. In Workshop Field ecophysiological techniques for crop improvement in semi-arid areas, Monterotondo (Rome).
- Agrhymet, 1985. Atlas agroclimatique de la zone du CILSS, Coop. Fr. (Ed).
- Baker R.J., 1994. Breeding methods and selection indices for improved tolerance to biotic and abiotic stresses in cool season food legumes. *Euphytica*, 73: 67-72.
- Baker D.N. et Acock B., 1986. A conceptual model of stress effects. In J.R. Mauney et J. Mc D. Stewart, Cotton physiology, The Cotton found. ref. book series 1, Tennessee (USA), pp 243-257.
- Ball R.A., Oosterhuis D.M. et Mauromoustakos A., 1994. Growth dynamics of cotton plants during water deficit stress. *Agron. J.*, 86(5): 788-795.
- Basset D.M., Stockton J.R. et Dickens W.L., 1970. Root growth of cotton as measured by P^{32} uptake. *Agron. J.*, 62: 200-203.
- Begonia G.B., Hesketh J.D. et Hodges H.F., 1986. Effects of long term drought and nitrogen on fruiting and yield of cotton. In J.M. Brown (ed.), Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis (USA). 71-74.
- Belaygue C., 1996. Croissance végétative et développement reproducteur sous contrainte hydrique chez le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.). Thèse de Doctorat, ENSA-Montpellier, 87p.
- Belaygue C., Wery J., Cuwan A.A. et Tardieu F., 1996. Contribution of leaf expansion, rate of leaf appearance and stolon branching to growth of plant leaf area under water deficit in white clover. *Crop Sci.*, 36: 1240-1246.
- Ben Haj Salah H., 1996. Analyse de la vitesse de croissance foliaire du maïs (*Zea mays* L.) en conditions climatiques fluctuantes Conséquences de déficits hydriques dans le sol. Thèse de doctorat, INA Paris Grignon, 76p.
- Ben Haj Salah H. et Tardieu F., 1997 Quantitative analysis of the combined effects of temperature, evaporative demand and light on leaf elongation rate in well watered field and laboratory grown maize plants. *J. Exp. Bot.*, 47(304): 1689-1698.
- Benson N.R. et Vories E.D., 1995. Variation in growth pattern among cotton cultivars using node above white flower. In J.M. Brown (ed.), Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis (USA), 524-530.
- Best E.C., Riney J.B. et Krieg D.R., 1997. Factors affecting source-sink relations in cotton. In J.M. Brown (ed.), Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis (USA), 1387-1389.
- Blum A., 1974. Genotypic responses in sorghum to drought stress. I. Response to soil moisture stress. *Crop Sci.*, 14: 361-364.
- Blum A., 1979. Genetic improvement of drought resistance in crop plants: a case for sorghum. In H. Musseli et R.C. Staples Stress physiology in crop plants, John Wiley et Sons, New York (USA), pp.430-445.
- Blum A., Poiarkova H., Gozlan G. et Mayer J., 1983. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post anthesis stress. I. Effects on translocation and kernel growth. *Field Crops Res.*, 6: 51-58.
- Blum A., 1988. Plant breeding for stress environments. CRC Press Inc., Boca Raton (USA), 223 p
- Blum A., 1992. The role of physiological techniques in breeding for stress tolerance. In Workshop Field ecophysiological techniques for crop improvement in semi-arid areas, Monterotondo (Rome).
- Bordowsky J.P., Lyle W.M. et Keeling J.W., 1994. Crop rotation and tillage effects on soil water and cotton yield. *Agron. J.*, 86: 1-6.
- Bordowsky J.P. et Lyle W.M., 1997. Planned soil water depletion of irrigated cotton on the southern high plains. In J.M. Brown (ed.), Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis (USA), 1403-1406.

- Borel C., Simmoneau T., This D. et Tardieu F., 1997.** Stomatal conductance and ABA concentration in the xylem sap of barley lines of contrasting genetic origins, *Aust. J. Plant Physiol.*, 24: 607-615.
- Bourland F.M. et Bird L.S., 1985.** A diallel analysis of seedling growth in cotton. *Field Crops Res.*, 10(2): 197-203.
- Bourland F.M., Stringer S.J. et Halter J.D., 1991.** Maturity of cotton cultivars in Arkansas as determined by nodes above white bloom. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 560-563.
- Bourland F.M., Oosterhuis D.M. et Tugwell N.P., 1992.** Concept for monitoring the growth and development of cotton plants using main stem node counts. *J.Prod.Agric.*, 5(4): 532-538.
- Bourland F.M., Tugwell N.P., Oosterhuis D.M. et Cochran M.J., 1994.** Cotton plant monitoring: the Arkansas system (an overview). In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1280-1281.
- Bourland F.M., Oosterhuis D.M. et Lammers J.D., 1997.** Critical NAWF values for identifying the last effective boll population. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1361-1362.
- Bouslama M. et Schapaugh W.T., 1984.** Stress tolerance in soybeans. I. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance. *Crop Sc.*, 24: 933.
- Bruce R.R. et Römkens J.M., 1965.** Fruiting and growth characteristics of cotton in relation to soil moisture tension. *Agron. J.*, 57: 135-140.
- Burke J.J., Mahan J.R. et Hatfield J.L., 1988.** Crop specific thermal kinetics Windows in relation to wheat and cotton biomass production. *Agron. J.*, 80(4): 553-556.
- Charles-Edwards D.A. et Lawn R.J., 1984.** Light interception by grain legumes crops. *Plant Cell Environ.*, 7: 247-251.
- Charles-Edwards D.A., Doley D. et Rimmington G.M., 1986.** The light use efficiency. in *Modelling plant growth and development*, Academic Press, New York, pp.56-70.
- Charreau C. et Nicou R., 1971.** L'amélioration du profil cultural dans les sols sableux et sablo-argileux de la zone tropicale Ouest-africaine et ses incidences agronomiques. *Bulletin agronomique* N°23, IRAT, 254 p.
- Chopart J.L. et Kone D., 1985.** Influence de différentes techniques de travail du sol sur l'alimentation hydrique du maïs et du cotonnier en Côte d'Ivoire. *Agronomie Trop.*, 40(3): 223-229.
- Chopart J.L., 1996.** Comparison of several methods of studying the maize deep root system under field conditions. Fifth symp Int. Soc. of root Res., Clemson (USA), 2p.
- CIRAD-ISRA, 1984.** La sécheresse en zone intertropicale: Pour une lutte intégrée. Actes du colloque organisé à Dakar par le Centre de Coopération Internationale pour le Développement (CIRAD) et l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA).
- CMDT, 1996.** Cellule de suivi-évaluation, Annuaire statistique 95196, enquête agricole permanente
- Cognée M., 1988.** Température et développement en culture cotonnière méditerranéenne. *Coton et Fibres Trop.*, 43(2): 85-94.
- Combaud S., 1996.** Croissance foliaire d'un couvert de pois (*Pisum sativum* L.) soumis à un déficit hydrique: conséquences sur le rendement en graines et la consommation en eau. Thèse de Doctorat, ENSA-M, 83p.
- Constable G.A., 1976.** Temperature effects on the early development of cotton. *Aust J. Exp. Agric. and Anim Husband.*, 16: 905-910.
- Constable G.A. et Rawson H.M., 1980.** Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of cotton. *Aust. J. Plant Physiol.*, 7: 89-100.
- Constable G.A., 1986.** Growth and light receipt by mainstem cotton leaves in relation to plant density in the field. *Agric For. Meteorol.*, 37: 279-292.
- Cook C.G. et El-fik K.M., 1988.** Relationship of cotton root traits and leaf canopy temperature with drought tolerance and productivity. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 563-564.
- Cook C.G. et El-Zik K.M., 1993.** Fruiting and lint yield of cotton cultivars under irrigated and non irrigated conditions. *Field Crops Res.*, 33: 411-421.
- Cornish K., Radin J.W., Turcotte E.L., Lu Zhenmin et Zeiger E., 1991.** Enhanced photosynthesis and stomatal conductance of Pima cotton (*Gossypium barbadense* L.) bred for increased yield. *Plant Physiol.*, 97: 484-489.
- Crozat Y. et Kasemsap P., 1997.** Plant monitoring techniques for analysing yield differentiation between cotton fields and improving crop management. Prog. Report Doras project, Univ. Kasetsart, Bangkok (Thaïlande), 20p.

- Cull P.O., Hearn A.B. et Smith R.C.G., 1981. Irrigation scheduling of cotton in a climate with uncertain rainfall I. Crop water requirements and response to irrigation. *Irrig. Sc.*, 2: 127-140.
- Cutler J.M. et Rains D.W., 1977. Effects of irrigation history on responses of cotton to subsequent water stress. *Crop Sc.*, 17: 329-334.
- Dancette C., 1983. Estimation des besoins en eau des principales cultures pluviales en zone soudano-sahélienne. *Agron. Trop.*, 38(4):281-293.
- De Raissac M., 1992. Mécanismes d'adaptation à la sécheresse et maintien de la productivité des plantes cultivées. *Agron. Trop.*, 46(1): 29-39.
- Do F., Winkel T., Cournac L. et Louguet P., 1996. Impact of late season drought on water relations in a sparse canopy of millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.). *Field Crops Res.*, 48: 103-113.
- Doorenbos J. et Kassam A.H., 1987. Réponses des rendements à l'eau, bulletin d'irrigation et de drainage, Bulletin FAO N°33, 222 p.
- Dwyer L.M. et Stewart D.W., 1984. Indicators of water stress in corn (*Zea mays* L.). *Can. J. Plant Sci.*, 64: 537-546.
- Eberhart S.A. et Russell W.A., 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sc.*, 6: 36-40.
- Ephraïm J.E., Marani A. et Bravdo B., 1990. Effects of moisture stress on stomatal resistance and photosynthetic rate in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). I. Controlled levels of stress. *Field Crops Res.*, 23: 117-131.
- Erickson P.I., Ketring D.L. et Stone J.F., 1991. Response of internal tissue water balance of peanut to soil water. *Agron. J.*, 83: 248-253.
- Faver K.L., Gerik T.J., Thaxton P.M. et El-Zik K.M., 1996. Late season water stress in cotton II. Leaf gas exchange and assimilation capacity. *Crop Sc.*, 36: 922-928.
- Fernandez C.J., Cothren J.T. et McInnes K.J., 1992. Carbon and water economies of well-watered and water-deficient cotton plants treated with mepiquad chloride. *Crop Sc.*, 32: 175-180.
- Fernandez C.J., Cothren J.T. et McInnes K.J., 1996. Partitioning of biomass in water and nitrogen-stressed cotton during pre-bloom stage. *J. Plant. Nutr.*, 19(3&4):595-617.
- Finlay K.W. et Wilkinson G.N., 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding program. *Aust J. Agric Res.*, 14: 742-754.
- Fischer R.A., 1981. Optimizing the use of water and nitrogen through breeding of crops. *Plant Soil*, 58: 249-278.
- Fischer K.S., Edmeades G.O. et Johnson E.C., 1989. Selection for the improvement of maize yield under moisture deficits. *Field Crops Res.*, 22: 227-243.
- Fok M., 1997. Etat, production et exportation cotonnières, industrie textile et développement économique. Une histoire économique du coton/Textile dans le monde. Thèse de Doctorat, Univ. de Montpellier I, 720p. + annexes.
- Fowler J.R., Assadian H. et Brar A.S., 1985. Efficient use of limited irrigation water. *Cott. Gin and Oil Mill Press*, 1: 14-16.
- Fryxell P.A., 1984. Taxonomy and germplasm resources. In R.J. Kohel et C.F. Lewis, *Cotton Am. Soc. Agron. Agronomy series 24* Madison (USA), pp.27-57.
- Fussell L.K., Bidinger F.R. et Bieler P., 1991. Crop physiology and breeding for drought tolerance: research and development. *Field Crops Res.*, 27: 183-199.
- Gardner B.R., Blad B.L. et Watts D.G., 1981. Plant and air temperatures in differentially irrigated corn. *Agric. Meteorol.*, 25: 207-217.
- Garrott D.J., Ottman M.J., Fangmeier D.D. et Husman S.H., 1994. Quantifying wheat water stress with the crop water stress index to schedule irrigations. *Agron. J.*, 86: 195-199.
- Gerik T.J. et Rosenthal W.R., 1990. Varietal differences in radiation use efficiency in cotton. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis. National Council of Am., Memphis (USA)*, 52.
- Gerik T.J., Landivar J.A. et Faver K.L., 1995. The physiology of cotton water use efficiency. In G.A. Constable and N.W. Forrester, *Challenging the future: proceedings of the world cotton conference-1*, Brisbane, pp.57-65.
- Gerik T.J., Faver K.L., Thaxton P.M. et El-Zik K.M., 1996a. Late season water stress in cotton: I. Plant growth, water use, and yield. *Crop Sc.*, 36: 914-921.
- Gerik T.J., Gannaway J.R., El-Zik K.M., Faver K.L. et Thaxton P.M., 1996b. Identifying high yielding varieties with C-13 carbon isotope analysis. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis (USA)*, 595-596.

- Gosse G., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M. et Aiiirand J.P., 1986. Production maximale de rnatière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 6(1): 47-56.
- Gouet J.P. et Philippeau G., 1992. Analyse de variance, comment interpréter les résultats d'une anaiyse de variance?, Fascicule ITCF, 47p.
- Grimes D.W., Yamada H. et Dickens W.L., 1969. Functions for cotton (*Gossypium hirsutum* L.) production from irrigation and nitrogen fertiilization variables I. Yield and evapotranspiration. *Agron. J.*, 16: 769-773.
- Grimes D.W., Miller R.J. et Dickens L., 1970. Water stress during flowering of cotton. *Calif. Agric.*, 4-6
- Grimes D.W. et Yamada H., 1982. Relation of cotton growth and yield to minimum leaf water potential. *Crop Sc.*, 22: 134-139.
- Grimes D.W. et El-Zik K.M., 1990. Cotton. In irrigation of agricultural crops, Am. Soc. of Agron.. *Agronomy monograph* 30, Madison (USA), pp.741-772.
- Guiiioni L., 1997. Effets des hautes températures sur la croissance végétative et le développement des organes reproducteurs chez le pois (*Pisum sativum* L.cv Messire). Conséquences sur la production de biomasse et le nombre de graines. Thèse de Doctorat, ENSA-Montpellier, 103 p.
- Guiiioni L., Wery J. et Tardieu F., 1997. Heat stress induced abortion of buds and flowers in pea: is sensitivity linked to organ age or to relations between reproductive organs?. *Ann. Bot.*, 80: 159-168.
- Guinn G. et Mauney J.R. et Fry K.E., 1981. Irrigation scheduuing and plant population effects on growth, bloorn rates, boll abscission, and yield of cotton. *Agron. J.*, 73: 529-534.
- Guinn G. et Mauney J.R., 1984a. Fruiting of cotton I. Effects of moisture status on flowering. *Agron. J.*, 76: 90-94
- Guinn G. et Mauney J.R., 1984b. Fruiting of cotton. li. Effects of moisture status and active boll load on boll retention. *Agron. J.*, 76: 94-98.
- Guinn G., 1985a. Absciscic acid and cutout in cotton. *Plant Physiol.*, 77: 16-20.
- Guinn G., 1985b. Fruiting of cotton. III. Nutritional stress and cutout. *Crop Sc.*, 25: 981-985.
- Guinn G., 1986 Hormona relations during reproduction. In J.R. Mauney et J. Mc D. Stewart, *Cotton physiology*, The Cotton found. ref. book series 1, Tennessee (USA), pp 112-135.
- Guo Y. Landivar J.A., Hengeiier J.C. et Moore J., 1994. Responses of cotton leaf water potential and transpiration to vapor pressure deficit and salinity under arid and humid ciimate conditions. *Beit.Cot.Prod.Conf National Council of Am.*, Memphis (USA), 1301-1308.
- Guthrie D.S., 1991. Cottor response to starter fertilizer placement and pianting dates. *Agron. J.*, 83: 836-839,
- Hake K.. El-Zik K.M., Johnson-Hake S. et Mauney J.R., 1990. Cotton growth and development for production agriculture. *Nat. Cotton Council (USA)*, 17 p.
- Hanks R.J., Keiier J., Rasmussen V.P. et Wilson G.D., 1976. Line source sprinkler for continuous variable irrigation crop production studies. *Soil Sc.. Soc.. Am.*, 40: 426-429.
- Yanks R.J., Sisson D.V., Hurst R.L. et Hubbard K.G., 1980, *Statisticai anaiysis* of results from irrigation experiments using the line source sprinkler system. *Soil Sc. Soc. Am.*, 44: 886-888.
- Harris J.L., Krieg D.R. et Staggenborg S.A., 1992. Production and retention of fruit as affected by water and nitrogen supplies. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1073-1074.
- Hatfield, J.L., Quisenberry, J.E et Diibeck, R.E., 1987. Use of canopy temperatures to identify water conservation in cotton germplasm. *Crop Sci.*, 27(2): 269-273.
- Hau B., 1997. L'amélioration du cotonnier au CIRAD-CA. Document CIRAD-CA, 25p.
- Hay R.K.M., 1995. Harvest Index: a review of its use in plant breeding and crop physiology. *Ann. Appiied Biol.*, 126: 197-216.
- Mearn A.B., 1969a. Growth and performance of cotton in a desert environment. I. Morphological development of the crop. *J. Agric.Sci., Camb.* 73: 65-74.
- Hearn A.B., 1969b. Growth and performance of cotton in a desert environment. II. Dry matter production. *J. Agric..Sci., Camb.*, 73 75-86.
- Hearn A.B. et Constable G.A., 1984a. Cotton. In P.R. Goldsworthy et N.M. Fisher, *The physiology of tropical crops*, J. Wiley & Sons Ed., New York (USA), pp.495-527.
- Hearn, A.B. et Constable, G.A., 1984b. Irrigation for crops in a Sub-Humid environment. VII. Evaluation of Irrigation strategies for cotton. *Irrig. Sci.*, 5: 75-94.

- Hearn **A.B.**, 1995. The principles of cotton water relations and their application in management. In G.A. Constable and N.W. Forrester, **Challenging the future: proceedings of the world cotton conference-1**, Brisbane. Australia, pp.66-92.
- Heitholt **J.J.**, Pettigrew **W.T.** et Meredith **W.R.Jr**, 1992. Light interception and lint yield of narrow-row cotton. *Crop Sc.*, 32: 728-733.
- Heitholt **J.J.**, 1993. Cotton boll retention and its relationship to lint yield. *Crop Sc.*, 33: 486-490
- Hesketh **J.D.**, Baker **D.N.** et Duncan **W.G.**, 1972. Simulation of growth and yield in cotton: II. Environmental control of morphogenesis. *Crop Sc.*, 12: 435-439.
- Hesketh **J.D.**, Lane **H.C.**, Alberte **R.S.** et Fox **S.**, 1975. Earliness factors in cotton: new comparisons among genotypes. *Cotton Grow. Rev.*, 52: 126-135.
- Hicks **S.K.** et Lascano **R.J.**, 1995. Estimating of leaf area index for cotton canopies using the LI-COR LAI 2000 plant canopy analyzer. *Agron. J.*, 87: 458-464.
- Hodges **H.F.**, Reddy **K.R.**, Mc Kinion **J.M.** et Reddy **V.R.**, 1993. Temperature effects on cotton. *Bull. Mafes.MSU (Mississippi S.)*, 90, 15p.
- Howell **T.A.**, Hatfield **J.L.**, Yamada **H.** et Davis **K.K.**, 1984a. Evaluation of cotton canopy temperature to detect crop water stress. *Trans. ASAE (Am. Soc. Agric. Eng.)*, 27: 84-88.
- Howell **T.A.**, Davis **K.R.**, Mc Cormick **R.L.**, Yamada **R.L.** et Walhood **V.T.**, 1984b. Water use efficiency of narrow row cotton. *Irrig. Sc.*, 3: 195-214.
- Hsiao **T.C.**, Silk **W.K.** et Jing **J.**, 1985. Leaf growth and water deficits. In N.R. Baker, W.J. Davies et C.K. Ong (Ed), *Control of leaf growth. Soc.for Exp. Biol. Sem. series 27*, Cambridge, Univ. Press, Cambridge (UK), pp.239-266.
- Hustnan **S.H.** et Garrot **D.J.Jr**, 1992. Water stress effects on cotton lint yield using infrared thermometry to schedule irrigations. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1109-1110
- Hutmacher **R.B.** et Krieg **D.R.**, 1983. Photosynthetic rate control in cotton. *Plant Physiol.*, 73: 658-661
- Idso **S.B.**, Reginato **R.J.**, Reicosky **D.C.** et Hatfield **J.L.**, 1981a. Determining soil induced water potential depressions in alfalfa by means of infrared thermometry. *Agron. J.*, 73: 826-830.
- Idso **S.B.**, Jackson **R.D.**, Pinter Jr **P.J.**, Reginato **R.J.** et Hatfield **J.L.**, 1981b. Normalizing the stress degree day parameter for environmental variability. *Agric. Meteorol.*, 24: 45-55.
- Idso **S.B.**, 1982. Non water stressed baselines: a key to measuring and interpreting plant water stress. *Agric. Meteorol.*, 27: 59-70.
- INRA, 1995. Proceedings Congrès International sur les Etudes Intégrées de la Tolérance à la Sécheresse des Plantes Supérieures - Interdrought, Montpellier.
- Jackson **B.S.** et Arkin **G.F.**, 1986. Quantifying cultivar differences in cotton. *Field Crops Res.*, 14: 75-86.
- Jackson **P.**, Robertson **M.**, Cooper **M.** et Hammer **G.**, 1996. The role of physiological understanding in plant breeding; from a breeding perspective. *Field Crops Res.*, 49: 1-37.
- Jackson **R.D.**, Reginato **R.J.** et Idso **S.B.**, 1977. Wheat canopy temperature: a practical tool for evaluating water requirements. *Water Res. Res.*, 13(3):651-656.
- Jackson **R.D.**, Idso **S.B.**, Reginato **R.J.** et Pinter **P.J.Jr**, 1981. Canopy temperature as a crop water stress indicator. *Water Res. Res.*, 17(4): 1133-1138.
- Jackson **R.D.**, 1982. Canopy temperature and crop water stress. In Hillel **D.**, Ed., *Advances in irrigation*, vol.1, Academic Press, NY, pp.43-85.
- Jackson **S.H.**, 1991. Relationships between normalized leaf water potential and crop water stress index values for acala cotton. *Agric. Water Manag.*, 20: 109-118.
- Jamieson **P.D.**, Brooking **I.R.**, Porter **J.R.** et Wilson **D.R.**, 1995. Prediction of leaf appearance in wheat: a question of temperature. *Field Crops Res.*, 41: 35-44.
- Jenkins **J.N.**, Mc Carty **J.C.Jr** et Parrott **W.L.**, 1990a. Effectiveness of fruiting sites in cotton: yield. *Crop Sc.* 30: 365-369.
- Jenkins **J.N.**, Mc Carty **J.C.Jr** et Parrott **W.L.**, 1990b. Fruiting efficiency in cotton: boll size and boll set percentage. *Crop Sc.*, 30: 857-860.
- Jeuffroy **M.H.** et Warembourg **F.R.**, 1991. Carbon transfer and partitioning between vegetative and reproductive organs in *Pisum sativum* L. *Plant Physiol.*, 97: 440-448.

- Jones H.G., **1993**. Drought tolerance and water-use efficiency. In J.A.C. Smith et H. Griffiths, Water deficits: plant responses from cell to community, Bios Scientific Publ., Oxford (UK), pp.193-203.
- Jordan W.R., 1986. Water deficits and reproduction. In J.R. Mauney et J. Mc D. Stewart, Cotton physiology, The Cotton found. ref. book series 1, Tennessee (USA), pp. 63-72.
- Kale H.B., Bharad G.M. et Desmukh S.V., **1991**. Effect of plant density on moisture utilization and yield of *hirsutum* cottons under rainfed conditions. Ann. Plant Physiol., **5**(2): 183-187.
- Katerji N. et Bethenod O., 1997. Comparaison du comportement hydrique et de la capacité photosynthétique du maïs et du tournesol en condition de contrainte hydrique. Conclusions sur l'efficience de l'eau. Agronomie, **17**: 17-24.
- Kerby T.A. et Buxton D.R., 1976. Fruiting as affected by leaf type and population density. In J.M. Brown (ed.), Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis (USA), 67-70.
- Kerby T.A., Cassman K.G. et Keeley M., 1990. Genotypes and plant densities for narrow-row cotton systems. 1. Height, nodes, earliness, and location of yield. Crop Sc., **30**(3): 644-649.
- Khalfaoui J-L.B., 1990. Genetic of adaptation to drought of cultivated species and consequences on plant breeding. Bull. Soc. Bot. Fr., Actual. Bot., **137** (1): 125-137.
- Khalfaoui J-L.B., **1991**. Approche de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse. Cas de l'arachide au Sénégal. In N. Chalbi et Y. Demarly, L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides, Compte rendu Journées scientifiques réseau Biotechnologies Végétales, Tunis, 12189, John Libbey, Londres (UK), 51-63.
- Kohel R.J. et Benedict C.R., 1987. Growth analysis of cottons with differing maturities. Agron. J., **79**: 31-34.
- Krieg D.R., **1983**. Photosynthetic activity during stress. Agric. Water Manag., **7**: 249-263.
- Krieg D.R. et Sung J.F.M., 1986. Source-sink relations as affected by water stress during boll development. In J.R. Mauney et J. Mc D. Stewart, Cotton physiology, The Cotton found. ref. book series 1, Tennessee (USA), pp. 73-78.
- Krisek D.L., 1986. Photosynthesis, dry matter production and growth in CO₂ enriched atmospheres. In J.R. Mauney et J. Mc D. Stewart. Cotton physiology, The Cotton found. ref. book series 1, Tennessee (USA), pp. 193-226.
- Lacape M.J., Wery J. et Annerose D.J.M., **1998a**. Relationships between plant and soil water status in five field grown cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivars. Field Crops Res. Sous presse.
- Lacape M.J., Wery J., Annerose D.J.M. et Jallas E., **1998b**. Analysis of cotton genotypic differences for plant responses to drought: relationships between the fraction of transpirable soil water (FTSW) and plant variables. In J.M. Brown (ed.), Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., San Diego (USA), sous presse.
- Lacape M.J. et Wery J. Ecophysiological studies on cotton varietal responses to drought. Comparison of different frameworks and applications to breeding programmes. World Cotton Conference-2, Athènes. Grèce, 09/1998, en préparation.
- Lafarge T., De Raïssac M. et Tardieu F. A test of thermal time: elongation rate of sorghum leaves has a common response to meristem temperature in diverse African and European environmental conditions. Field Crops Res. Sous presse.
- Landivar J.A., Baker D.N. et Jenkins J.N., **1983**. Application of GOSSYM to genetic feasibility studies. I. Analyses of fruit abscission and yield in Okra-Leaf cottons. Crop Sc., **23**: 497-504.
- Landivar J.A., **1991**. Physiological characteristics affecting the performance of cotton cultivars in different environments. In J.M. Brown (ed.), Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis (USA), 97-99.
- Landivar J.A. et Hickey J.A., **1997**. Using plant mapping to determine potential lint yield of cotton crops. In J.M. Brown (ed.), Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis (USA), 1362.
- Lecoœur J., Wery J. and Turc O., 1992. Osmotic adjustment as a mechanism of dehydration postponement in chickpea (*Cicer arietinum* L.) leaves. Plant Soil, **144**: 177-189.
- Lecoœur J., 1994. Réponses phénologiques et morphologiques du pois (*Pisum sativum* L.) à la contrainte hydrique. Thèse de doctorat sc. agron., ENSA-Montpellier, 99p.
- Lecoœur J., Wery J. et Sinclair T.R., **1995a**. A simple mechanistic model of water limitations for individual leaf area expansion of various dicot species. In INRA, Proceedings Colloque Interdrought, Montpellier (France).
- Lecoœur J., Wery J., Turc O. et Tardieu F., **1995b**. Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development. J. Exp. Bot., **46**, 229: 1093-1101.

- Lecoeur J.** et **Sinclair T.R.**, 1996. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. *Crop Sc.*, 36(2): 331-335.
- Lecoeur J., Wery J.** et **Sinclair T.R.**, 1996. Model of leaf expansion in field pea subjected to soil water deficits *Agron. J.*, 88: 467-472.
- Lecoeur J.** et **Guillioni L.** Rate of leaf production in response to soil water deficits in field pea. *Field Crops Res.*, sous presse.
- Leidi E.O., López J.M., López M.** et **Gutierrez J.C.**, 1993. Searching for tolerance to water stress in cotton genotypes: photosynthesis, stomatal conductance and transpiration. *Photosynthetica* (Prague), 28(3): 383-390
- Lu Zhenmin, Radin J.W., Turcotte E.L.** et **Percy R.G.**, 1994. High yields in advanced lines of Pima cotton are associated with higher stomatal conductance, reduced leaf area and lower leaf temperature. *Physiol Plant.*, 92: 266-272.
- Lu Zhenmin** et **Zeiger E.**, 1994. Selection for higher yields and heat resistance in Pima cotton has caused genetically determined changes in stomatal conductance. *Physiol. Plant*, 92: 273-278.
- Ludlow M.M.** et **Muchow R.C.**, 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water limited environments. *Adv. Agron.*, 43: 107-153.
- Ludwig L.J., Saeki T.** et **Evans L.T.**, 1965. Photosynthesis in artificial communities of cotton plants in relation to leaf area. I. Experiments with progressive defoliation of mature plants. *Aust. J. Biol. Sc.*, 18: 1103-1118.
- M'Biandoum M.**, 1990. Zonage agroclimatique du risque de sécheresse régional. Le cas du Nord-Cameroun. Mémoire ESAT, 36p.
- Maettens C., Blanchet R.** et **Puech J.**, 1974. Influence de différents régimes hydriques sur l'absorption de l'eau et des éléments minéraux par les cultures. *Ann. agron.*, 25(4): 575-586.
- Marani A., Phene C.J.** et **Cardon G.E.**, 1992. Calgos, a version of Gossym adapted for irrigated cotton. III. Leaf and boll growth routines. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am.. Memphis (USA), 1361-1364.
- Marini P., Kaiser R.** et **Villemin P.**, 1978. Etude à l'aide de P^{32} du développement racinaire du cotonnier sur deux types de sol de la plaine du Mangoky. *Coton Fibres Trop.*, 33(2): 291-306.
- Mateos L., Berengana J., Orgaz F.** **Diz J.** et **Fererez E.**, 1991. A comparison between drip and furrow irrigation in cotton at two levels of water supply. *Agric. Water Manag.*, 19: 313-324.
- Mauney J.R.**, 1966. Floral initiation of upland cotton *Gossypium hirsutum* L. in response to temperatures. *J. Exp. Bot.* 17: 452-459
- Mauney J.R.**, 1984. Anatomy and morphology of cultivated cottons. In R.J. Kohel et C.F. Lewis, *Cotton*, Am. Soc. Agron. Agronomy series 24, Madison, USA pp. 59-81.
- Mauney J.R.**, 1986. Vegetative growth and development of fruiting sites. In J.R. Mauney et J Mc D. Stewart *Cotton physiology*, The Cotton found. ref. book series 1, Tennessee (USA), pp. 11-28.
- Mc Mahon J.** et **Low A.**, 1972. Growing degree days as a measure of temperature effects on cotton *Cotton Grow Rev.*, 49: 39-49.
- Mc Michael B.L., Jordan W.R.** et **Powell R.D.**, 1973. Abscission processes in cotton: induction by plant water deficit *Agron. J.*, 65: 202-204.
- Mc Michael B.L.** et **Hesketh J.D.**, 1982. Field investigations of the response of cotton to water deficits, *Field Crops Res.*, 5: 319-333.
- Mc Michael B.L., Jordan W.R., Quisenberry J.E.** et **Dilbeck R.E.**, 1984. Leaf production and growth rates of exotic cottons. *Agron. J.*, 76: 901-905.
- Meredith W.R.Jr**, 1984a. Influence of leaf morphology on lint yield of cotton-enhancement by the sub-Okra trait. *Crop Sc.*, 245(5): 855-857.
- Meredith W.R.Jr**, 1984b. Quantitative genetics. In R.J. Kohel et C.F. Lewis, *Cotton*, Am. Soc. Agron Agronomy series 24, Madison, USA, pp. 131-150.
- Meredith W.R.Jr** et **Wells R.**, 1989. Potential for increasing cotton yields through enhanced partitioning to reproductive structures. *Crop Sc.*, 29: 636-639.
- Meredith W.R.Jr, Pettigrew W.T.** et **Heitholt J.J.**, 1996. Sub-Okra, Semi-smoothness, and Nectariless effect on cotton lint yield. *Crop Sc.*, 36: 22-25.
- Meritan M., Chanselme J.L., Lançon J.** et **Klassou C.**, 1993. L'amélioration du cotonnier au Cameroun. CIRAD, Montpellier (France) 57p.

- Meron M., Grimes D.W., Phene C.J. et Davies K.R., 1987.** Pressure chamber procedures for leaf water potential measurements of cotton. *Irrig. Sc.*, 8:215-222
- Ministère de la Coopération, 1991.** Le coton en Afrique de l'Ouest et du Centre. Situation et perspectives. Groupe de Travail Coopération Française. Ministère de la Coopération et du Développement (France), 353p.
- Monteith J.L., 1977.** Climate and efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 281: 277-294
- Morey P.R., Quisenberry J.E. et Roark B., 1974.** Variability in leaf anatomy in primitive and commercial stocks of cotton. *Crop Sc.*, 14: 595-598.
- Muchow R.C. et Sinclair T.R., 1991.** Water deficit effects on maize yields under current and « greenhouse » climates. *Agron. J.*, 83: 1052-1059.
- Munk D.S., Grimes D.W. et Kerby T.A., 1995.** Plant responses to late season water deficits in Acala cotton cultivars. In G.A. Constable and N.W. Forrester, Challenging the future: proceedings of the world cotton conference-1, Brisbane, Australia, pp.14-17.
- Munns R., 1988.** Why measure osmotic adjustment? *Proc. of the Int. Cong. of Plant Physiology*, New Delhi (India), 890-898.
- Mutsaers H.J.W., 1983.** Leaf growth in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) 1. Growth in area in main stem and sympodial leaves. *Ann. Bot.*, 51: 503-520.
- Nageswara Rao R.C. et Wright G.C., 1994.** Stability of the relationship between specific leaf area and carbon isotope discrimination across environments in peanut. *Crop Sc.*, 34: 98-103.
- Ney B. et Turc O., 1993.** Heat unit based description of the reproductive development of pea. *Crop Sc.*, 33: 510-514
- Ney B., 1994.** Modélisation de la croissance aérienne d'un peuplement de pois. In *Agrophysiologie du pois protéagineux*. UNIP-ITCF-INRA, pp. 39-48.
- Ney B., Duthion C. et Turc O., 1994.** Phenological response of pea to water stress during reproductive development. *Crop Sc.*, 34: 141-146.
- Oosterhuis D.M. et Wullschlegel S.D., 1987.** Osmotic adjustment in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaves and roots in response to water stress. *Plant Physiol.*, 84: 1154-1157.
- Oosterhuis D.M. et Wullschlegel S.D., 1988.** Cotton leaf area distribution in relation to yield development. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 82-84.
- Oosterhuis D.M., Ball R.A. et Hampton R.E., 1990.** Plant indicators of water stress for improved irrigation scheduling. *Proceedings of the 1990 cotton research meeting*. *Ark. Agric. Exp. Stn. Bull.*, 33-43.
- Oosterhuis D.M., Bourland F.M. et Tugwell N.P., 1992.** Basis for the nodes above white flower cotton monitoring system. *Ark. Farm. Res.*, 41(5): 3-5.
- Oosterhuis D.M., Bourland F.M. et Tugwell N.P., 1993.** Physiological basis for the nodes above white flower cotton monitoring system. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1181-1183.
- Oosterhuis D.M., 1995.** Effects of PGR-IV on the growth and yield of cotton: a review. In G.A. Constable and N.W. Forrester, Challenging the future proceedings of the world cotton conference-1, Brisbane, Australia, pp. 29-39.
- Parry G., 1982.** Le cotonnier et ses produits, Maisonneuve et Larose (France), 502p.
- Passioura J.B., 1977.** Grain yield, harvest index and water use of wheat. *J. Aust. In St. Agric. Sci.*, 43: 117-120.
- Passioura J.B., 1979.** Accountability, philosophy and plant physiology. *Search*, 10: 347-350.
- Payne W.A., 1997.** Managing yield and water use of pearl millet in the Sahel. *Agron. J.*, 89: 491-490
- Peng S., Krieg D.R. et Hicks S.K., 1989.** Cotton lint yield response to accumulated heat units and soil water supply. *Field Crops Res.*, 19: 253-262.
- Petersen K.L., Moreshet S. et Fuchs M., 1991.** Stomatal responses of field grown cotton to radiation and soil moisture. *Agron. J.*, 83: 1059-1065.
- Pettigrew W.T., Heitholt J.J. et Vaughn K.C., 1993.** Gas exchange differences and comparative anatomy among cotton leaf-type isolines. *Crop Sci.*, 33: 1295-1299.
- Pettigrew W.T. et Meredith W.R.Jr, 1994.** Leaf gas exchange parameters vary among cotton genotypes. *Crop Sc.*, 34: 700-705.
- Pettigrew W.T., 1997.** Investigations into cotton's photosynthetic decline at cut out. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1435.

- Phene C.J., **Hutmacher** R.B. et Davis K.R., 1992. Subsurface drip irrigation: cotton **does** not need to be a high water user, In J.M. Brown (ed.), **Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.**, National Council of Am., Memphis (USA), 489-493.
- Philippeau** G., 1985. Théorie des plans d'expérience, ITCF (Ed), Paris (France). 205p.
- Prioul J.L., **Quarrie** S., Causse M. et De Vienne D., 1997. Dissecting **complex** physiological functions through the use of molecular quantitative genetics. J. Exp. Bot., 48 (311): 1151-1163.
- Puech-Suanzes** I., Hsiao T.C., Fererez E. et Henderon D.W., 1989. Water stress effects on the carbon exchange rates of three upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) **cultivars** in the field. Field Crops Res., 21: 239-255.
- Quisenberry J.E. et Roark B., 1976. Influence of indeterminate growth habit on yield and irrigation water-use efficiency in upland cotton. Crop Sc., 16: 762-765.
- Quisenberry J.E., Jordan W.R., Roark B. et Fryrear D.W., 1981. Exotic cottons as genetic sources for drought resistance. Crop Sc. 21 889-896.
- Quisenberry J.E., **Cartwright** G.B. et Mc Michael B.L., 1984. Genetic relationship between turgor maintenance and growth in cotton germplasm. Crop Sc., 24: 479-482.
- Quisenberry J.E. et Mc Michael B.L., 1991. Genetic variation among cotton germplasm for water-use efficiency Environ. Exp. Bot., 31(4): 453-460.
- Radin J.W., Mauney J.R. et Guinn G., 1985. Effects of N fertility on plant water relations and stomatal responses to water stress in irrigated cotton. Crop Sc., 25(1): 110-114.
- Radin J.W., 1992. Reconciling water-use **efficiencies** of cotton in field and laboratory. Crop Sc., 32: 13-18.
- Radin J.W., Reaves L.L., Mauney J.R. et **French** O.F., 1992. Yield enhancement in cotton by frequent irrigations during fruiting. Agron. J., 84(4): 551-557.
- Ragazzi A., 1995. Infection of cotton by *Fusarium oxysporum* f.sp.vasinfestum as affected by water stress, Phytoparasitica, 23(4): 315-321.
- Ratliff L.F., **Ritchie** J.T. et Cassel D.K., 1983. Field measured limits of soil water availability as related to laboratory measured properties. Soil Sci. Soc. Am. J., 47: 770-775.
- Ray J.D. et Sinclair T.R., 1997. Stomatal closure of maize hybrids in response to drying soil. Crop Sci., 37: 803-807.
- Ray J.D., Samson B.K. et **Sinclair** T.R., 1997. Vegetative growth and soil water extraction of two maize hybrids during water deficits Field Crops Res., 52: 135-142.
- Ray L.L., Wendt C.W., Roark B. et Quisenberry J.E., 1974. Genetic modification of cotton plants for more efficient water use. Agric. Meteorol., 14: 31-38.
- Reddell** D.L., Prochaska J.F. et Cudrak A.J., 1987. Sequential water stress in cotton: a stress day index model. ASAE (Am. Soc. Agric. Eng.) meeting, I-23.
- Reddy K.R., Reddy V.R. et Hodges H.F., 1992. Temperature effects on early season cotton growth and development. Agron J., 84: 229-237.
- Reddy K.R., Hodges H.F. et Mc Kinion J.M., 1993. A temperature based model for cotton phenology. Biotronics, 22: 47-59.
- Reddy K.R., Hodges H.F. et Mc Kinion J.M., 1997. Modeling temperature effects on cotton internode and leaf growth. Crop Sc., 37: 503-509.
- Reddy V.R.**, Acock B., **Baker** D.N. et Acock M., 1989. Seasonal leaf area-leaf weight relationships in the cotton canopy. Agron. J., 81: 1-4.
- Reginato R.J., 1983. Field quantification of crop water stress. Trans. ASAE (Am. Soc. Agric. Eng.), 772-781.
- Rickman R.W. et Klepper B., 1995. 'The phyllochron: where do we go in the future? Crop Sc., 35: 44-49.
- Riney J.B., Best E.C. et Krieg D.R., 1997. Genetic and environmental factors affecting production and retention of fruiting sites. In J.M. Brown (ed.), Proc. Belt.Cot.Prod.Conf., National Council of Am., Memphis (USA), 1385-1387.
- Ritchie, J.T.**, 1981a. Water dynamics in the soil-plant-atmosphere system. Plant Soil, 58: 81-96.
- Ritchie, J.T.**, 1981 b. Soil water availability. Plant Soil, 58: 327-338.
- Roark B. et Quisenberry J.E., 1977. Environmental and genetic components of stomatal behavior in two genotypes of Upland cotton. Plant physiol., 59: 354-356.
- Rosenthal W.D., Arkin G.F., Shouse P.J. et Jordan W.R., 1987. Water deficit effects on transpiration and leaf growth. Agron. J., 79: 1019-1026.

- Rosenthal W.D. et Gerik T.J., 1991. Radiation use efficiency among cotton **cultivars**. *Agron. J.*, 83: 655-658.
- Roupçard M., 1987. Nord-Cameroun, ouverture et développement. Thèse de Doctorat, Université de Yaoundé, Cameroun, 516 p.
- Sadras V.O., 1996. Cotton responses to simulated **insect damage**: Radiation use efficiency, canopy architecture and leaf **nitrogen** content as affected by loss of reproductive organs. *Field Crops Res.*, 48: 199-208.
- Sadras V.O. et **Milroy S.P.**, 1996. **Soil** water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: a review. *Field Crops Res.*, 47: 253-266.
- Sadras V.O. et Wilson **L.J.**, 1997a. Growth analysis of cotton crops infested with spider mites: I. Light interception and radiation-use efficiency. *Crop Sc.*, 37: 481-491.
- Sadras V.O. et Wilson **L.J.**, 1997b. Growth analysis of cotton crops infested with spider mites: II. Partitioning of dry matter. *Crop Sc.*, 37: 492-497.
- Sadras V.O., Bange M.P. et **Milroy S.P.**, 1997. Reproductive allocation of cotton in response to plant and environmental factors. *Ann. Bot.*, 80: 75-81
- SAS Institute, 1988. SAS/STAT user's guide, Release 6.03 Edition. SAS Institute, Inc., Cary, (USA)
- Savage M.J., **Ritchie J.T.**, **Bland W.L.** et Dugas W.A., 1996. Lower limit of soil water availability. *Agron. J.*, 88 644-651.
- Schonfeld M.A., Johnson R.C., **Carver B.F.** et Morhinweg D.W., 1988. Water relations in winter wheat as drought **resistance** indicators. *Crop Sc.*, 28: 526-531.
- Sequeira R.A. et El-Zik K.M., 1992. Production and partitioning of dry **matter** in irrigated and water stressed cottons. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 604.
- Serena M., 1997. Etude comparative de la mise en place des capteurs aériens et souterrains chez *O. sativa* et *O. glaberrima* et de la relation avec leur comportement agronomique. Mémoire DAA, ENSA-Montpellier, 35p.
- Silim S.N. et **Saxena M.C.**, 1993a. Adaptation of spring sown chickpea to the Mediterranean basin. I. Response to moisture supply. *Field Crops Res.*, 34: 121-136.
- Silim S.N. et **Saxena M.C.**, 1993b. Adaptation of spring sown chickpea to the Mediterranean basin. II. Factors influencing yield under drought. *Field Crops Res.*, 34: 137-146.
- Sinclair T.R. et Ludlow M.M., 1985. Who taught plants thermodynamics? The **unfulfilled** potential of plant water **potential**. *Aust J. Plant Physiol.*, 12: 213-217.
- Sinclair, T.R. et tudlow, M.M., 1986. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 329-341.
- Sinclair T.R. et **Horie T.**, 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Sc.*, 29: 90-98.
- Singh S.P., 1975. Studres on the **effects** of soil moisture stress on the yield of cotton. *Ind. J. Plant Physiol.*, '18: 49-55.
- Sivakumar M.V.K., 1991. Drought spells and drought frequencies in West Africa. ICRISAT, **Research Bulletin N° 13**.
- Sivakumar M.V.K., 1992. Empirical analysis of dry spells for agricultural applications in West Africa. *J. Climate*, 5: 532-539.
- SODECOTON, 1984. Compte-rendu annuel d'activités, Campagne **1983/1984**.
- Souza **J.G.**, 1984. **Caractères** physiologiques de la résistance à la sécheresse du cotonnier et moyens de l'améliorer. In CIRAD-ISRA, La **sécheresse** en zone intertropicale: Pour une lutte intégrée, Dakar (Sénégal), pp.245-257
- Souza J.G. et **Vieira Da Silva J.**, 1987. Partitioning of carbohydrates in annual and **perennial** cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *J. Exp. Bot.* 38(192): 121 I-1218.
- Spollen W.G.**, Sharp R.E., Saab **I.N.** et Wu Y., 1993. Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potential. In J.A.C. Smith et H. Griffiths, **Water deficits: plant responses from cell to community**, Bios Scientific Publ., Oxford (UK), pp.37-52.
- Staggenborg S.A. et Krieg D.R., 1993. Fruit production and retention as affected by plant **density** and water supply. In J.M. Brown (ed.), *Proc.Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1244-1247.
- Staggenborg S.A. et Krieg D.R., 1994. Fruiting **site** production and fruit size responses of cotton to water supply per plant in J.M. Brown (ad.), *Proc.Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1351-1354.
- Stewart **J. Mc D.**, 1986. Integrated events in the flower and fruit. In J.R. Mauney et J. Mc D. Stewart, **Cotton** physiology, The Cotton found.ref. book **series 1**, Tenessee (USA), pp. 261-300.

- Stockton J.R., Doneen L.D. et Walhood V.T., 1961.** Boll shedding and growth of the cotton plant in relation to irrigation frequency. *Agron. J.*, 53: 272-275.
- Tardieu, F., 1996.** Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? *Plant Growth Regul.*, 20: 93-104.
- Tardieu F., Lafarge T. et Simmoneau T., 1996.** Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower interpretation of correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant Cell Environ.*, 16: 75-84.
- Taylor H.M. et Klepper B., 1974.** Water relations of cotton. I. Root growth and water use as related to top growth and soil water content. *Agron. J.*, 66: 584-588.
- Teulat B., Monneveux P., Wery J., Borries C., Souyris I., Charrier A. et This D., 1997.** Relationships between relative water content and growth parameters under water stress in barley. a QTL study. *New Phytol.*, 137: 99-107.
- Thanisawanyangkura S., Sinoquet H., Cretenet M. et Jallas E., 1997.** Diurnal changes in plant geometry and sunlit leaf area in cotton plant. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1390-1396
- Turner N.C. et Kramer P.J., 1980.** Adaptations of plants to water and high temperature stress: summary and synthesis, **Wiley** Interscience Publication, 419p.
- Turner N.C., 1981.** Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil*, 58: 339-366.
- Turner N.C., 1986.** Crop water deficits: a decade of progress. *Adv. Agron.*, 39: 1-51
- Turner N.C., Hearn A.B., Begg J.E. et Constable G.A., 1986.** Cotton (*Gossypium hirsutum* L.). physiological and morphological responses to water deficits and their relationship to yield. *Field Crops Res.*, 14: 153-170
- Turner N.C., Nicolas M.E., Hubick K.T. et Farquhar G.D., 1988.** Evaluation of traits for the improvement of water use efficiency and harvest index. In *Drought resistance in cereals*, proceedings of a symposium held in Cairo, Egypt, pp.177-189.
- Turner N.C., 1997.** Further progress in crop water relations. *Adv. Agron.*, 58: 293-338
- Turner N.C., 1998.** Drought resistance: a comparison of two frameworks. (Sous presse. chapitre d'ouvrage à paraître).
- Turner N.C., Wright G.C. et Siddique K.H.M., 1998.** Adaptation of grain legumes to water limited environments: selection for physiological, biochemical and yield component characteristics for improved drought resistance. (Sous presse, chapitre d'ouvrage à paraître).
- Unruh B.L. et Sivertooth J., 1996.** Comparisons between an upland and a Pima cotton cultivars I. Growth and yield. *Agron. J.*, 88: 583-589.
- Vaissayre M., Cauquil J. et Silvie P., 1995.** Protection phytosanitaire du cotonnier en Afrique tropicale. 3. Méthodes et moyens de lutte intégrée contre les ravageurs. *Agric. et Dév.*, 8: 3-24.
- Vaksmann M., Traoré S.B. et Doffangui K., 1992.** Le calcul de l'évapotranspiration potentielle selon la formule de Penman. Manuel d'utilisation de Sanji, version, 5.2. Projet Sol Eau Plante, note technique. 34 p.
- Van Iersel M.W. et Oosterhuis D.M., 1995.** Diurnal water relations of expanding and full-sized cotton fruits and subtending leaves. *Plant Cell Environ.*, 18: 807-812.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier N. et Artis P., 1982.** Efficience de conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, 3: 3-26.
- Varlet-Grancher C., Gosse G., Chartier M., Sinoquet H., Bonhomme R. et Allirand J.M., 1989.** Mise au point : rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 9: 419-439.
- Vieira R.M., White B.W. et Bourland F.M., 1988.** Genetic differences in cotton for lateral root development in the presence and absence of trifluralin. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., New Orleans (USA). 108.
- Vieira Da Silva J., 1984.** Applications des études fondamentales à l'amélioration de plantes résistantes à la sécheresse. *Bull. Soc. Bot. Fr., Act. Bot.*, 131: 51-57.
- Vigil E.L., Fang T.K., Thibodeaux D.P., Conkerton E. et Hinojosa O., 1991.** Progress report on the relationship between fiber quality and seed quality as affected by drought stress. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 859-863.
- Vigil E.L., Hinojosa O. et Thibodeaux D.P., 1994.** Effect of drought stress on cotton fiber quality. In J.M. Brown (ed.), *Proc. Belt.Cot.Prod.Conf.*, National Council of Am., Memphis (USA), 1487.

- Villalobos F.J. et Fererez E., 1990.** Evaporation measurements beneath corn, cotton and sunflower. *Agron. J* 82: 1153-1159.
- Wadleigh C.H. et Gauch H.G., 1948.** Rate of leaf elongation as affected by the intensity of the total soil moisture stress. *Plant Physiol.*, 23(4): 485-495.
- Wanjura D.F., Kelly C.A., Wendt C.W. et Hatfield J.L., 1984.** Canopy temperature and water stress of cotton crops with complete and partial ground cover. *Irrig. Sc.*, 5: 37-46.
- Wanjura D.F., Hatfield J.L. et Upchurch D.R., 1990a.** Crop water stress index relationships with cotton productivity. *Irrig. Sc.*, 11: 93-99.
- Wanjura D.F., Upchurch D.R. et Mahan J.R., 1990b.** Evaluating decision criteria for irrigation scheduling of cotton. *Trans. ASAE (Am. Soc. Agric. Eng.)*, 33(2): 512-518.
- Welles J.M. et Norman J.M., 1991.** Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agron. J.*, 8 : 818-825.
- Wells R. et Meredith W.R.Jr, 1984a.** Comparative growth of obsolete and modern cotton cultivars I. Vegetative dry matter partitioning. *Crop Sc.*, 24: 858-862.
- Wells R. et Meredith W.R.Jr, 1984b.** Comparative growth of obsolete and modern cotton cultivars. II. Reproductive dry matter partitioning. *Crop Sc.*, 24: 863-868.
- Wells R. et Meredith W.R.Jr, 1984c.** Comparative growth of obsolete and modern cotton cultivars. III. Relationship of yield to observed growth characteristics. *Crop Sc.*, 24: 868-872.
- Wells R., Meredith W.R.Jr et Williford J.R., 1986.** Canopy photosynthesis and its relationship to plant productivity in near isogenic cotton lines differing in leaf morphology. *Plant Physiol.*, 82: 635-640.
- Wety J., Silim S.N., Knights E.J., Malhotra R.S. et Cousin R., 1994.** Screening techniques and sources of tolerance to extremes of moisture and air temperature in cool season food legumes. *Euphytica*, 73: 73-83.
- Wery J., 1996.** Production de graines et fixation d'azote par des cultures de légumineuses sous contrainte hydrique. Habilitation à Diriger des Recherches, Univ. Montpellier II, 65p.
- Wery J., Lecoœur J., Ney B., Munier-Jolain N., Dumoulin V., Bourion V. et Duparque M., 1996.** Caractérisation du milieu et des génotypes de pois. In UNIP, Rapport d'activités 1995.
- Wery J., Griveau Y., Belhassen E., Jameau I., Seriyès E. et Tardieu F. 1997.** Analyse de la réponse de différents génotypes de tournesol au déficit hydrique. In Compte Rendu du programme valorisation et protection de la ressource en eau, C Riou (Ed.), INRA, Paris (France).
- Wopereis M.C.S., Kropff M.J., Maligaya A.R. et Tuong T.P., 1996.** Drought stress responses of two lowland rice cultivars to soil water status. *Field Crops Res.*, 46: 21-39.
- Wright, G.C. et Smith R.C.G., 1983.** Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. II. Root uptake and water use. *Aust. J. Agric. Res.*, 34(6): 627-636.
- Wright G.C. et Nageswara Rao R.C., 1994.** Groundnut water relations. In: J. Smartt (Ed.), *The groundnut crop*, Chapman and Hall, London (UK), pp.281-325.
- Wright G.C., Nageswara Rao R.C. et Basu M.S., 1996.** A physiological approach to the understanding of genotype by environment interactions. A Case study on improvement of drought adaptation in groundnut. In M. Cooper et G.L. Hammer. *Plant adaptation and crop improvement*. CAB International, Wallingford, pp.365-381.

ANNEXES

Annexe 1-1 : Présentation du CERAAS

Le CERAAS, Centre d'Etude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse, est un laboratoire à vocation régionale créé en 1989, à l'initiative des institutions régionales Ouest-africaines regroupées au sein de la CORAF et du CILSS. En effet, ces dernières ont recommandé la création au Sénégal d'un pôle d'excellence pouvant bénéficier à l'ensemble des pays de la zone. Cet outil vise à faire face au problème grandissant de la sécheresse dans les zones semi-arides, et compte tenu du manque de moyens des pays de ces zones pour conduire des programmes de recherche.

Historique

Le CERAAS trouve son origine dans un programme de recherche conjoint entre l'ISRA et le CIRAD sur l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse de l'arachide, initié en 1983. Ce programme était basé au Centre de Recherches (CNBA) de Bambey.

L'exécution de ce programme a permis le développement de compétences et l'acquisition d'importants résultats dans le domaine de l'amélioration de l'adaptation des plantes à la sécheresse.

Sur cette base, les instituts nationaux de recherche agricole des pays associés au sein de la CORAF et du CILSS ont confié à l'ISRA et au CIRAD, son principal partenaire, le mandat d'étendre leur expertise à l'échelle régionale. C'est dans ce contexte que le CERAAS a été créé en 1989.

Objectifs

Le CERAAS a pour objectif de contribuer aux efforts engagés par la communauté scientifique internationale pour stabiliser voire améliorer la production agricole dans les régions sèches. Cet objectif est réalisé à travers des actions de recherches, d'échanges, de concertation et de formation des chercheurs et des étudiants intégrés dans des programmes nationaux, régionaux et internationaux, travaillant dans le domaine de l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse des espèces vivrières.

Démarche scientifique

L'approche scientifique adoptée est pluridisciplinaire et inter-institutionnelle. Les disciplines concernées sont notamment : la physiologie, l'agronomie, la bioclimatologie, la sélection / génétique, la biochimie, la biologie moléculaire, la modélisation et la biométrie. Les Institutions concernées sont : les instituts de recherche agricole, les universités et les écoles supérieures d'agriculture en Afrique, en Europe et en Amérique du Sud.

Moyens

Les projets élaborés par le CERAAS, sont financés principalement par l'Union Européenne.

Le CERAAS dispose des ressources matérielles et humaines suivantes :

- bureaux et laboratoires de 900 m², une serre et 7 ha de champs d'expérimentation irrigués
- équipe de 29 agents dont 7 chercheurs et 8 techniciens.

Résultats importants

Les principaux résultats obtenus concernent la recherche scientifique, le développement et la formation

- La compréhension des mécanismes agrophysiologiques d'adaptation à la sécheresse d'une vingtaine d'espèces végétales et la contribution à la création de plusieurs programmes de sélection adaptés au niveau national, régional et international.
- La réalisation de nombreuses publications scientifiques sous forme d'articles, de communications, de posters, de rapports, de mémoires et de thèses.
- La création de modèles de simulation intégrant le bilan hydrique et le comportement physiologique des plantes, utilisés dans la production agricole pour l'aide à la décision.
- La mise au point et la proposition à la vulgarisation variétés d'arachide adaptées à la sécheresse au niveau national, régional et international.
- L'organisation de plus de 200 missions de recherche et de formation par la recherche, d'ateliers ayant réuni plus de 100 participants et la coordination et l'animation des activités de plus de 150 chercheurs d'Afrique d'Europe et d'Amérique du Sud.

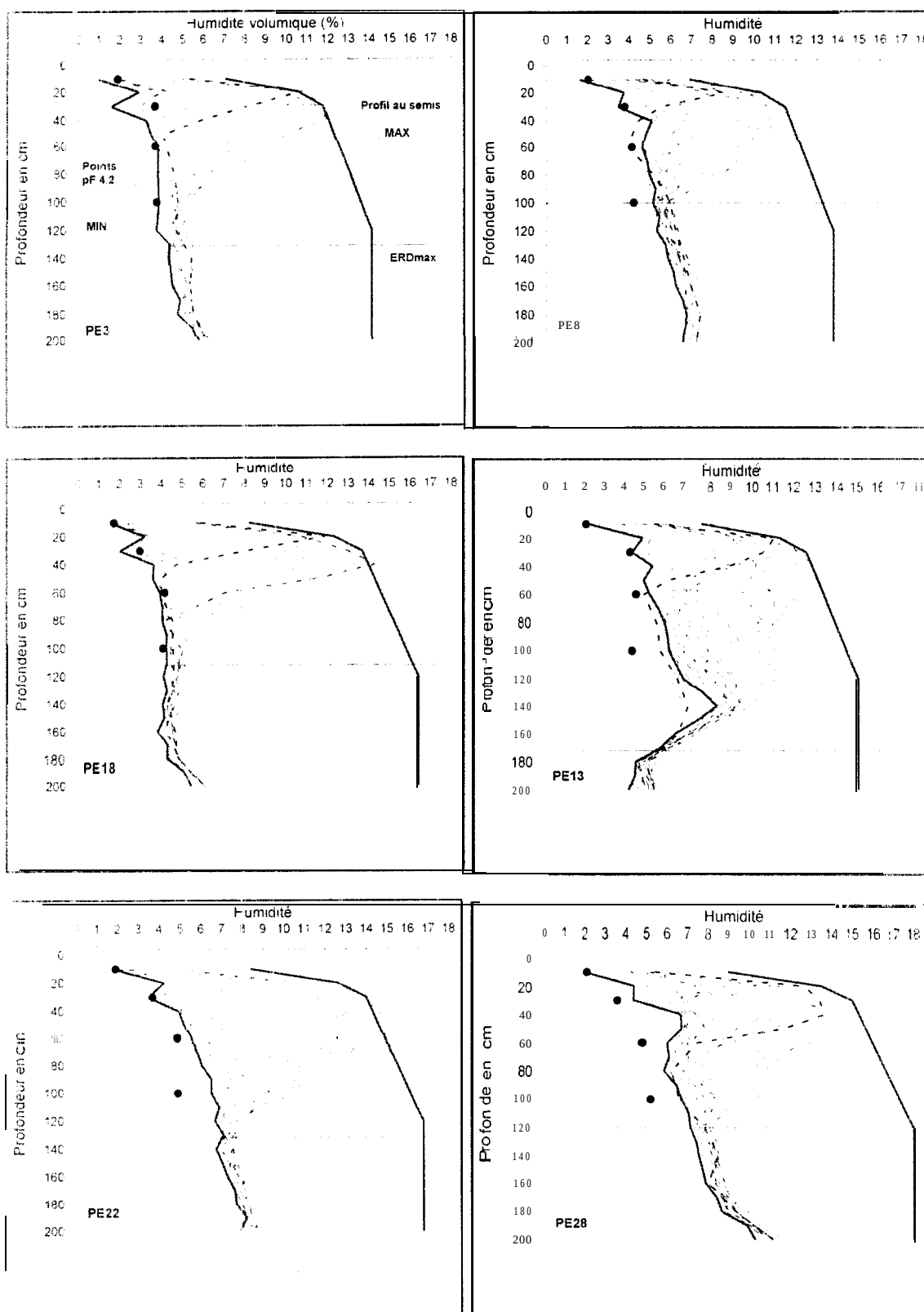
Perspectives

- Prise en compte des interactions entre sécheresse et fertilité des sols dans l'étude du comportement physiologique des plantes.
- Mise en place des techniques de la biochimie et de la biologie moléculaire dans ses activités de recherche pour moderniser les programmes de sélection.
- Appui au Comité National Interprofessionnel de l'Arachide (CNIA), à la Direction de l'Agriculture (DA), au Centre de Suivi Ecologique (CSE) et à l'ISRA pour le montage d'un Observatoire National de la Production Agricole au Sénégal.
- Montage avec l'ISRA, l'ENSA, l'UCAD et les partenaires européens, d'une formation diplômante spécialisée dans l'adaptation à la sécheresse et ouverte à la sous-région.

Contacts : CERAAS / CORAF BP 3320 THIES ESCALE • (Sénégal)

Tél : (+221) 952 49 93194 Fax : (+221) 951 50 03, Tel/Fax : (+221) 951 49 95 ;

e-Mail : ceraas@syfed.refer.sn ; site web : http://www.refer.sn/sngal_ct/rec/ceraas/accueil.htm



Annexe 2-1 : Exemples des profils d'humidités volumiques (en %) en fonction de la profondeur sur 3 parcelles non irriguées (PE3, PE18 et PE22) et 3 parcelles irriguées (PE8, PE13 et PE28) en 1996.

Profils aux différentes dates en traits pointillés fins, Profil au semis en trait pointillé gras (non mesuré sur la parcelle 22), Profils MAX et MIN utilisés pour le calcul de la TTSW en traits pleins gras. Profondeur maximale d'extraction racinaire (ERD_{max}) représentée par un trait horizontal. Sur chacune des 6 parcelles, les mesures en laboratoire des humidités à pF 4.2 (pression de 15 bars) moyennes sur les horizons 0-20 cm, 20-40 cm, 40-80 cm et 80-120 cm sont données (ronds).

Annexe 2-2 : Profondeur d'extraction racinaire (ERD) mesurée à différentes dates (en jours après levée) et profondeur maximale (ERD_{max}) dans les essais de 1995 et 1996.

Les effets liés aux régimes hydriques et aux interactions entre variétés et régimes hydriques (dates 61 JAL en 1995 et 48 JAL en 1996, et valeurs maximales) ne sont pas significatifs.

Variété	1995			1996	
	ERD ₃₃ (cm)	ERD ₆₁ (cm)	ERD _{max} (cm)	ERD ₄₈ (cm)	ERD _{max} (cm)
STF	110	200	225 a	113	127
GUA	124	185	250 a	108	137
COK	125	180	223 a	108	144
DEL	103	173	215 a	95	127
DES	120	193	252 a	108	123
Moyenne	116	186	233	106	132
Test F variétés	NS	NS	*	NS	NS
CV%	12.6	9.8	7.4	16.0	16.1

Annexe 2-3 : Caractéristiques technologiques de la fibre des 15 variétés étudiées sous 3 régimes d'irrigation en 1994

variété	régime	ML	UHML	UI%	STP8	ELO	IM	MR	PM%	H	HS	RD	B
IRMA 1243	H1	27.8	31.9	87	32.8	6.4	3.8	0.79	69.9	177	225	77.1	10.7
IRMA1243	H3	26.4	30.8	85.7	31.2	6.7	3.9	0.82	73.5	175	212	78.5	10.4
IRMA1243	H4	26.3	30.9	85.2	37.1	6.7	3	0.64	55.4	158	247	77.8	10.7
IRMA 772	H1	28.1	32.9	85.5	33.3	6	4.1	0.85	75.5	182	215	76.5	10.4
IRMA 772	H3	26.3	30.8	85.5	33.9	6	3.5	0.71	63	174	244	76	11.1
IRMA 772	H4	25.4	30.6	83	33.3	5.9	3.5	0.73	64.7	170	233	75.5	11.3
STAMF	H1	27.4	31.7	136.5	31.1	6	4.4	0.85	75.8	193	227	75	10.6
STAMF	H3	26.5	31.3	134.6	32.8	5.9	4.3	0.84	75.1	189	224	74.9	10.9
STAMF	H4	26.2	30.6	85.6	32.7	6.1	4.4	0.81	72.2	201	249	74.6	10.9
LINEA 100	H1	27	31.2	86.4	32.5	6.2	4.1	0.9	90	172	191	75.8	12
LINEA 100	H3	26.5	30.7	136.2	31.8	5.7	3.6	0.7	68.4	168	219	74.3	12.2
LINEA 100	H4	25.6	30.1	85.4	33.1	5.4	3.3	0.7	61.8	164	234	86.3	12.1
GUAZUNCHO II	H1	28.1	33	85.2	32.5	5.8	3.8	0.61	52.7	219	358	85.4	11.5
GUAZUNCHO II	H3	28.2	32.9	85.7	31.2	5.8	3.8	0.71	62.9	193	271	75.2	11.9
GUAZUNCHO II	H4	26.5	31.5	84.1	33.6	5.3	2.4	0.48	37.7	152	316	77.5	10.5
TIPO 0	H1	24.2	28.6	84.5	26.6	5.1	4.3	0.81	72.4	195	240	76.4	11.4
TIPO 0	H3	23.7	28.4	83.6	29.5	5.5	3.8	0.68	60	200	293	75	11.9
TIPO 0	H4	22.9	27.6	82.8	27.7	5	3.7	0.62	53	212	344	74.9	11.7
COKER 310	H1	27.2	32.1	84.7	28.6	5.7	3.8	0.67	59	202	301	75.7	11.1
COKER 310	H3	25.9	30.9	83.7	32.6	5.7	2.7	0.51	41.4	167	327	76.6	11.3
COKER 310	H4	27	32	84.5	31.3	5.7	3.2	0.59	50.4	182	308	74.8	11.5
DELTAPINE 90	H1	25.2	30	84.1	33.5	5.8	3.2	0.58	49.4	185	327	76.1	12.2
DELTAPINE 90	H3	26	30.5	85.2	37.7	5.9	2.5	0.49	38.1	160	329	77.9	11.1
DELTAPINE 90	H4	25.1	29.7	84.5	34.7	5.7	3	0.54	44.2	183	342	77.3	11.8
DES 119	H1	26.4	30.5	86.6	32.7	6.1	3	0.52	42.7	186	355	76.9	11.1
DES 119	H3	26.1	30.1	86.7	37.9	6.3	2.4	0.42	30.6	169	400	76.4	11.1
DES 119	H4	25	29.3	85.4	29.3	5.4	3.1	0.57	47.8	181	318	76.8	10.7
PAVLIKENI	H1	22.4	26.7	83.7	29.1	5.3	4.1	0.75	66.2	203	272	75.2	11.7
PAVLIKENI	H3	21.9	26.7	82.1	28.5	4.9	3.5	0.67	59.1	181	269	77.5	10.8
PAVLIKENI	H4	22.4	27.1	82.5	29	5.1	3.5	0.64	55.4	190	298	76.3	11.3
MNH 93	H1	25.2	29.4	85.6	28.7	5.2	3.7	0.68	59.8	193	283	74.5	11.7
MNH 93	H3	25.2	29.4	85.6	28.1	5.3	4.1	0.78	69.3	195	251	75.2	10.8
MNH 93	H4	24.8	29.5	84	29.9	4.9	2.9	0.55	46.1	170	307	75.4	10.6
SIOKRA	H1	26.5	31	85.4	31.6	5.8	3	0.62	53.4	161	259	79.8	9.5
SIOKRA	H3	27	31.6	85.5	33.2	5.9	2.8	0.54	44.4	167	309	78.5	9.9
SIOKRA	H4	26.4	31.1	84.9	30.6	5.5	3.3	0.67	58.5	169	254	78.1	9.5
PIMA S6	H1	31.1	35	88.8	43.6	6.8	2.8	0.61	52.1	150	247	66	14
PIMA S6	H3	30.5	34.6	88.1	39.3	7	3.6	0.78	69.3	165	213	65.7	14.1
PIMA S6	H4	29.4	33.4	88	41.2	7	3.1	0.66	58	158	239	65.5	14.2
CO VIETNAM	H1	17	21.9	77.8	23.8	5.8	5.9	0.92	81.5	267	290	70.2	10.2
CO VIETNAM	H3	17.5	22.4	77.9	22.4	5.6	6	0.92	81.6	273	296	72.9	10.1
CO VIETNAM	H4	17.2	22.2	77.4	22.8	5.4	5.5	0.81	72.4	270	332	72.2	9.5
CHANG FENG	H1	15.8	20.6	76.9	24.3	4.9	4.3	0.54	44.9	284	523	74.9	10.2
CHANG FENG	H3	16.2	21	77.2	23.6	5.2	5.4	0.74	65.5	286	388	74.8	11.2
CHANG FENG	H4	17.2	22.2	77.6	25	5.1	5.3	0.77	68.1	270	352	75.1	10.5

Relationships between plant and soil water status in five field-grown cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivars

M.J. Lacape^{a,*}, J. Wery^b, D.J.M. Annerose^a

^a CERAAS, BP 59, Bambey, Senegal

^b UFR d'Agronomie et Biochimotologie, ENSA-INRA, 2 Place Viala, 34060 Montpellier Cedex 1, France

Received 6 August 1997; revised 19 September 1997; accepted 20 September 1997

Abstract

The objective of this study was to evaluate the possibility of using the fraction of transpirable soil water (FTSW) under field conditions, to analyse genotypic differences in plant responses to soil water deficit. Two years of field experiments were carried out on a sandy soil under sub-sahelian conditions in Senegal. Five cotton cultivars (*Gossypium hirsutum* L.) with similar phenology but different yield responses to drought, were compared under two irrigation treatments differentiated after flowering. Because of differences in the rainfall pattern during the pre-flowering period, the two years resulted in marked differences in soil water hydration and effective rooting depth. Soil water deficit experienced by the plants in each elementary plot was characterized with FTSW, calculated with volumetric soil water content (measured with a neutron probe) from soil surface to the estimated effective rooting depth. Despite large differences of soil water content between years and irrigation treatments, FTSW was closely related to the predawn leaf water potential measured on the same day. Plant responses to soil water deficit were analysed with leaf water potential (ψ_l), relative water content (RWC), stomatal conductance (g_s) and crop water stress index (CWSI) measured during the crop cycle. Genotypic differences for these plant variables were found on some days, but they were frequently associated with genotypic differences in FTSW. The relationships between plant variables and FTSW, over two years of measurements and contrasting soil water profiles, were adjusted to typical logistic functions, previously used in other species. Leaf water status (ψ_l and RWC), g_s and CWSI did not change appreciably until FTSW reached 0.4–0.5. Significant genotypic differences were found in the relationships of RWC and CWSI with FTSW, which allowed the ranking of the five cultivars for dehydration avoidance. The absence of genotypic differences in the relationships between g_s and FTSW indicates that the higher dehydration avoidance of one of the cultivars (STAM F) is not linked to stomatal regulation, but probably to osmotic adjustment. Calculation of FTSW from soil water content measurements provided an efficient way to conduct genotypic comparison of plant response to drought in field conditions over two years of contrasted rainfall pattern. © 1997 Elsevier Science B.V.

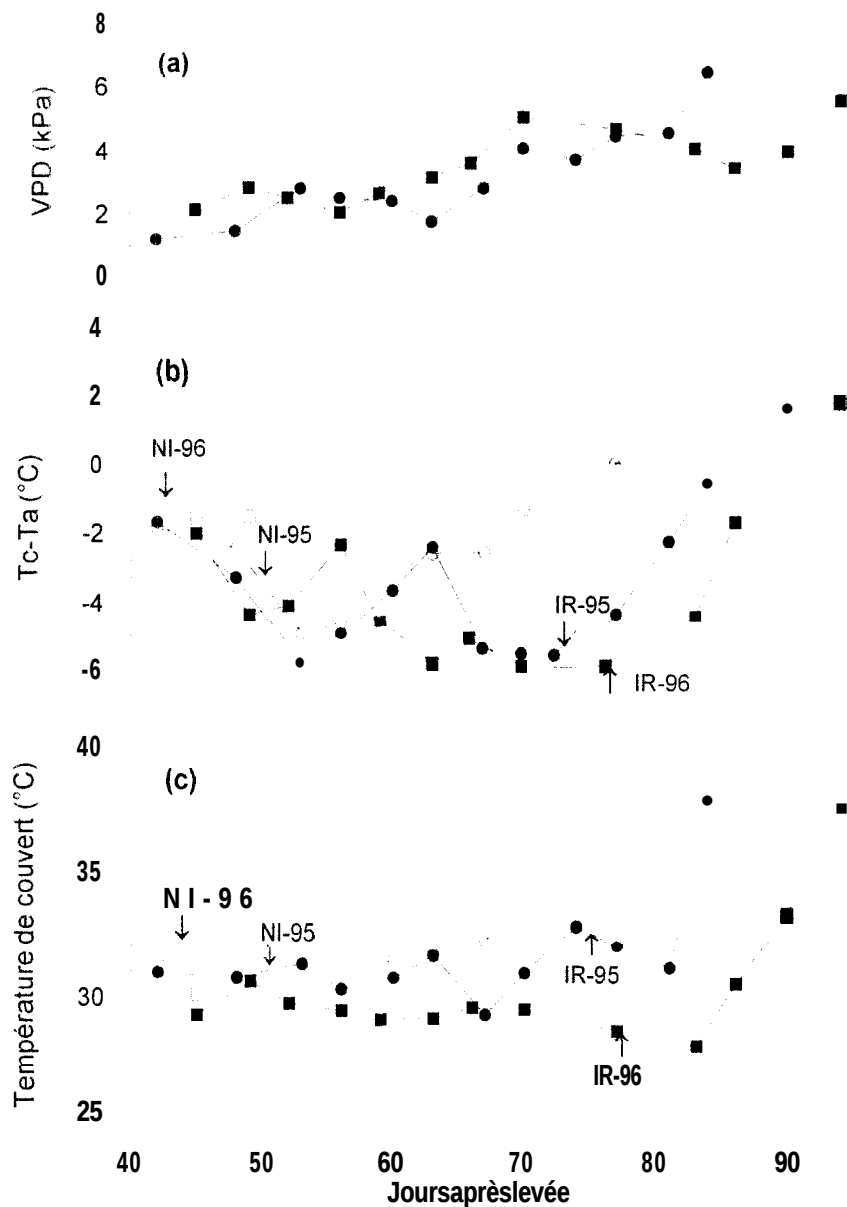
Keywords: Cotton; *Gossypium hirsutum* L.; Fraction of transpirable soil water; FTSW; Soil water deficit; Plant water status; Genotypic comparison

1. Introduction

In most tropical African countries, cotton is an agricultural product of great economic importance.

* Corresponding author. Tel.: +33-4-67-61-58-76; fax: +33-4-67-61-71-60; e-mail: lacape@cirad.fr.

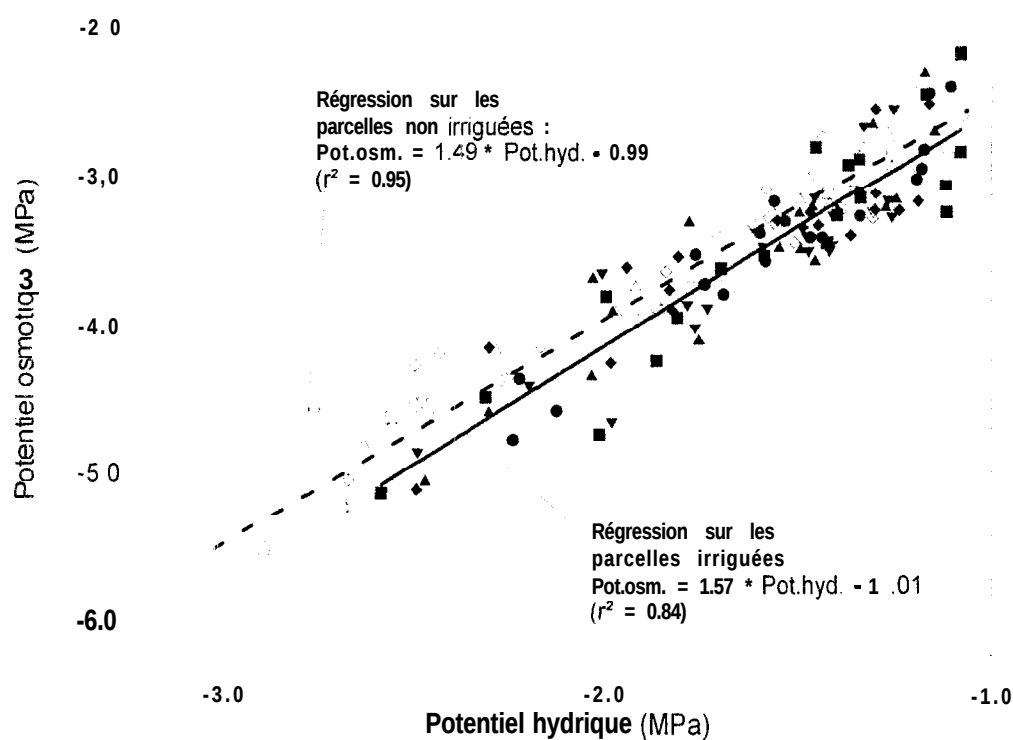
[†] Present address: CIRAD, Avenue Agropolis, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France.



Annexe 3-2 : Evolution au cours du cycle des VPD (a), différence de température entre couvert et air (b) et température de couvert (c) en fonction des jours après levée en 1995 (ronds) et 1996 (carrés).

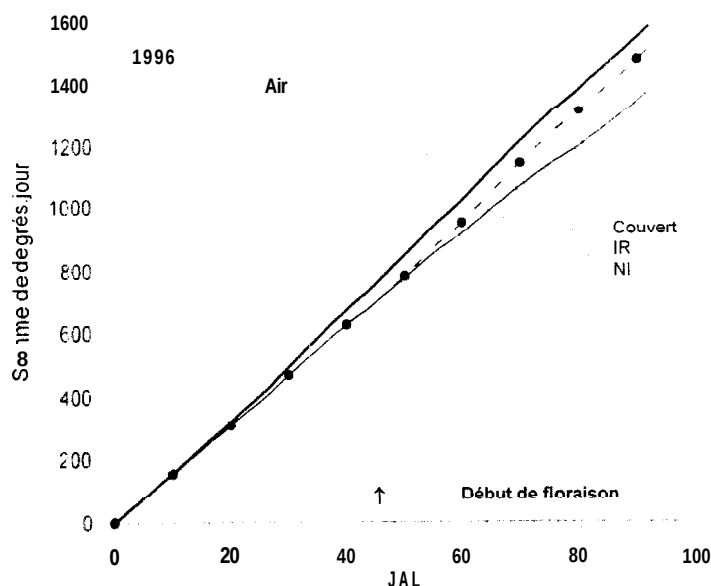
Moyennes par régime hydrique sur 10 (1995) et 15 (1996) parcelles sous régime irrigué (symboles pleins) et non irrigué (symboles évidés).

Derniers apports en eau sur les parcelles irriguées (IR) et non irriguées (NI) indiqués par des flèches.



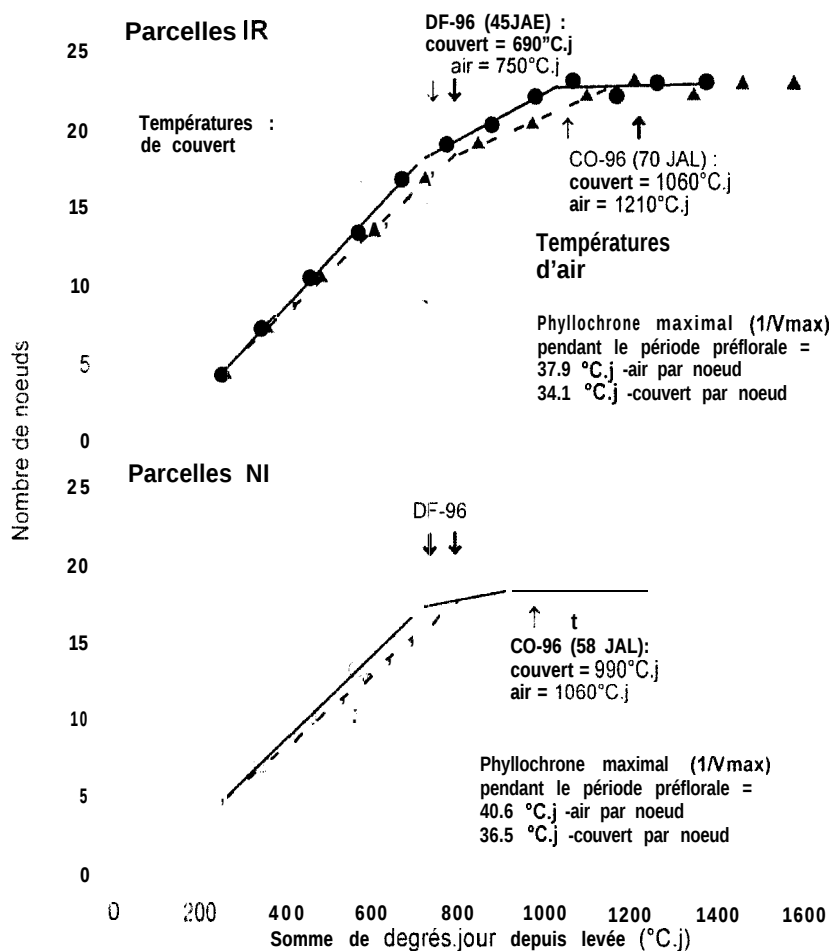
Annexe 3-3 : Variation du potentiel osmotique et du potentiel hydrique foliaire dans les essais de 1995 et 1996. Régime irrigué en symboles pleins et régime non irrigué en symboles évidés.

Mesures sur 4 (1995) et 3 (1996) plantes par parcelle, et 2 (1995) et 3 (1996) parcelles par variété. Mesures entre 39 et 68 JAL en 1995 et entre 37 et 86 JAL en 1996.



Annexe 4-1: Sommes de températures en fonction des nombres de jours après levée dans l'essai de 1996: comparaison des sommes de températures de l'air et des sommes de températures de couvert des plantes irriguées et non irriguées.

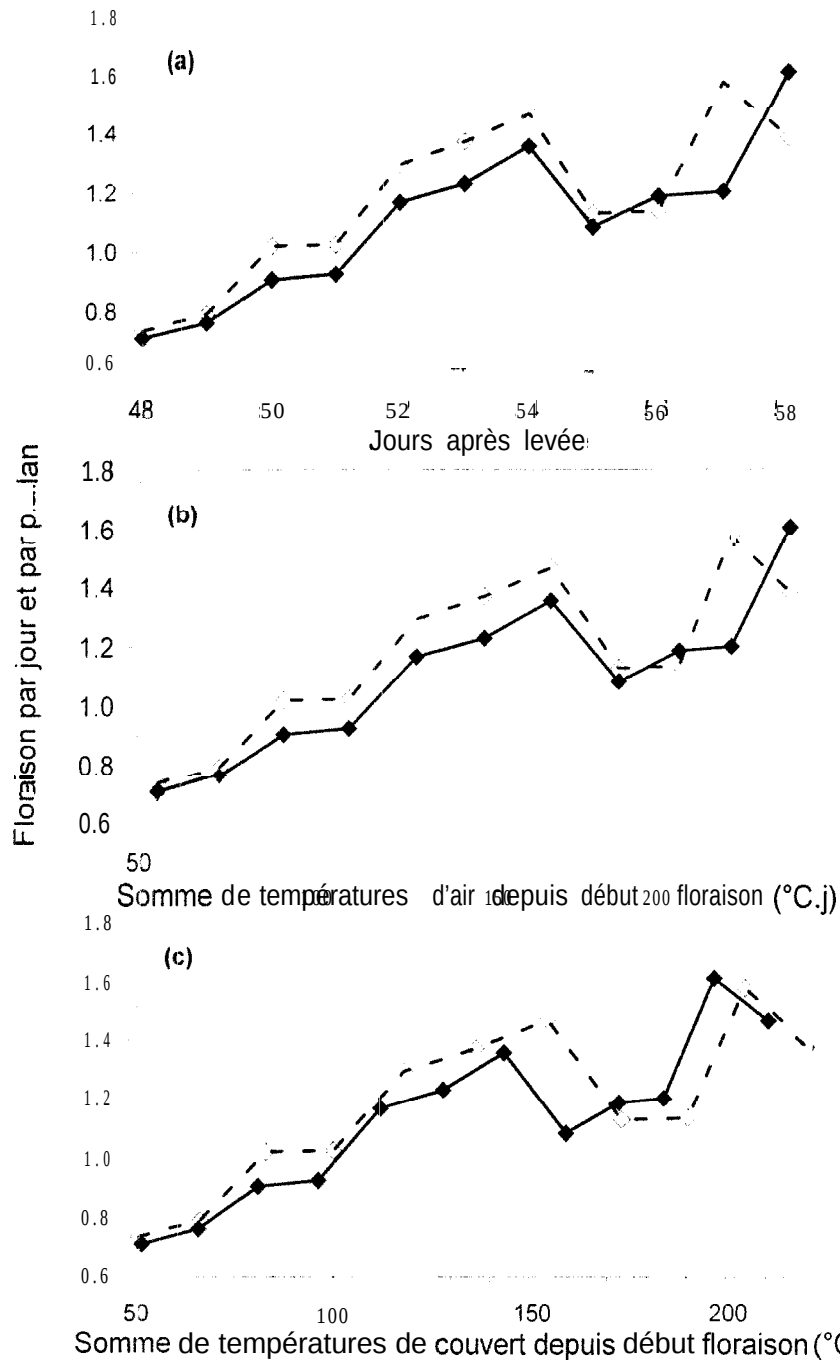
- Les sommes de températures sont calculées de la façon suivante :
- températures d'air: somme des températures moyennes journalières d'air sous abri (T_{moy}) avec $T_{\text{moy}} = (T_{\text{max}} + T_{\text{min}})/2$,
 - températures de couvert : somme des températures moyennes journalières de couvert T_{max} est remplacée par une valeur mesurée ou interpolée de température de couvert (T_c) entre 13h et 14h (radiothermométrie) : $T_{\text{moy}} = (T_c + T_{\text{min}})/2$



Annexe 4-2: Comparaison de l'évolution du nombre de noeuds sur la tige principale en fonction des sommes de températures d'air et des sommes de températures de couvert depuis levée (base 12°C) en 1996.

Annexe 4-3 : Nombre de noeuds de la tige, hauteur des plants et rapport de la hauteur au nombre de noeuds (HNR) en fin de cycle. Année 1994 (date de 92 JAL), année 1995 (97 JAL) et année 1996 (92 JAL)

Variétés	Noeuds 1994 Régimes		Noeuds 1995 Régimes		Noeuds 1996 Régimes	
	IR	NI	IR	NI	IR	NI
STF	27.5 a	24.3 ab	27.3 a	23.4 a	24.9 a	19.5 a
GUA	24.0 bc	21.8 bc	24.4 b	21.2 ab	22.6 bc	17.9 a
COK	24.3 bc	21.5 bc	23.2 b	20.8 b	20.9 c	17.9 a
DEL	26.5 ab	25.0 a	26.8 a	22.5 a	24.5 ab	19.3 a
DES	23.3 c	20.5 c	23.6 b	21.5 ab	22.6 bc	18.6 a
Moyennes	25.1	22.6	25.1	21.9	22.9	18.7
F Régimes	NS		*		**	
ETR1 (ddl)	3.4 (3)		2.3 (3)		1.2 (2)	
F Variétés	***		***		***	
F Interaction	NS		NS		NS	
ETR2 (ddl)	1.3 (24)		1.2 (30)		0.8 (16)	
CV(%)	5.4		5.0		3.9	
Variétés	Hauteur 1994 (cm) Régimes		Hauteur 1995 (cm) Régimes		Hauteur 1996 (cm) Régimes	
	IR	NI	IR	NI	IR	NI
STF	141.5 a	123.0 a	137.1 a	118.2 a	131.3 a	94.5 a
GUA	123.3 b	109.3 abc	118.8 b	103.8 b	115.3 b	89.3 a
COK	124.3 b	105.5 bc	122.0 b	107.0 b	109.9 b	85.6 a
DEL	135.0 ab	123.8 a	136.6 a	111.1 ab	118.7 b	90.4 a
DES	120.0 b	100.5 c	124.2 b	111.4 ab	118.1 b	93.4 a
Moyennes	128.8	112.4	129.5	112.8	118.7	90.6
F Régimes			**		**	
ETR1 (ddl)	16.0 (3)		6.8 (3)		6.4 (2)	
F Variétés	***		***		**	
F Interaction	NS		NS		NS	
ETR2 (ddl)	8.2 (24)		6.3 (30)		5.8 (16)	
cv (%)	6.8		5.2		5.6	
Variétés	HNR 1994 (cm) Régimes		HNR 1995 (cm) Régimes		HNR 1996 (cm) Régimes	
	IR	NI	IR	NI	IR	NI
STF	5.15	5.05	5.04	5.07	5.28 a	4.76 a
GUA	5.13	5.05	4.90	4.90	5.10 a	4.98 a
COK	5.15	4.93	5.26	5.14	5.25 a	4.79 a
DEL	5.08	4.98	5.10	4.97	5.06 a	4.70 a
DES	5.15	4.95	5.06	5.20	5.23 a	5.01 a
Moyennes	5.13	4.99	5.07	5.06	5.18	4.85
F Régimes	NS		NS		**	
ETR1 (ddl)	0.15 (3)		0.47 (3)		0.12 (2)	
F Variétés	NS		NS		*	
F Interaction	NS		NS		NS	
ETR2 (ddl)	0.21 (24)		0.25 (30)		0.19 (16)	
cv (%)	4.2		5.0		3.7	



Annexe 5-I : Floraison journalière par plante et par régime hydrique en 1996 pendant la période transitoire **d'augmentation** en régime non irrigué (Figure 5-5b) Représentation en fonction des **jours** après levée (a), des sommes de températures **d'air accumulées** depuis début de floraison (b), et des sommes de températures de couvert (c).

Annexe 6-1 : Rendement en coton graine (kg ha⁻¹) en 1994

Analyse de variance d'un dispositif criss-cross (d'après Philippeau. 1985)

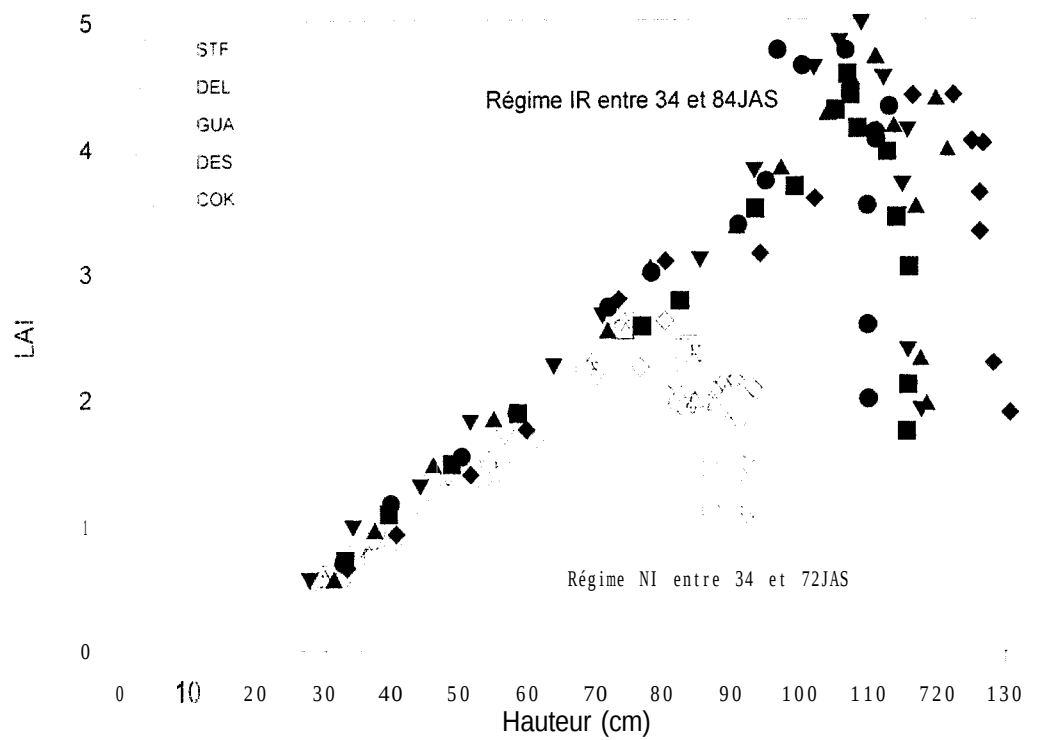
Variété	Régime d'irrigation (distance des asperseurs)		
	R1 (0.5-3.5 m)	R2 (6.5-9.5 m)	R3 (9.5-12.5 m)
IRMA 772	4581	2933	2310
DES 119	4562	3345	1778
Linea 100	4542	3582	2249
Guazuncho II	4530	4353	2372
Deltapine 90	4468	4088	3380
IRMA 1243	4451	3181	2526
MNH 93	4388	2928	2238
Stam F	4183	2559	2115
Pavlikeni	3800	3246	2087
Tipo 0	3388	3108	1949
Chang Feng Hei Zi	3305	2963	1646
Coker 310	3259	3186	1810
Si Okra	2891	2785	1920
Pima S6	2665	1847	1004
CO-Vietnam	2630	2424	1761
Moyennes	3843	3102	2076
F variétés		***	
ETR niveau 2 (ddl)		833 (42)	
CV2 (%)		27.5	
F interaction Variété x Régime		*	
ETR niveau 3 (ddl)		516 (83)	
CV3 (%)		17.1	
ppds (P = 0.05)		838 kg ha ⁻¹	

Annexe 6-2 : Rendement en coton graine (kg ha⁻¹) des 5 variétés communes aux 3 années

Les rendements exprimés en kg ha⁻¹ sont calculés à partir des récoltes des parcelles utiles 1.6 m² en 1994, 9 m² en 1995 et 1996

Variétés	Rendement (kg ha ⁻¹)					
	1994 ⁽ⁱ⁾		1995		1996	
	IR	NI	IR	NI	IR	NI
GUA	4533 a	2374 ab	2765 a	1979 ab	2783	786
COK	3261 a	1811 b	2544 a	1696 b	2519	571
DEL	4469 a	3380 a	2311 a	1938 ab	2645	519
DES	4564 a	1778 b	2542 a	2186 a	2609	568
Moyennes	4202	2291	2516	1967	2602	611
F Régimes			*			
ETR1 (ddl)	93 (4)		35 (4)		132 (4)	
F Variétés	**		NS		NS	
F Interaction	NS		NS		NS	
ETR2 (ddl)	603 (24)		230 (24)		161 (16)	
CV (%)	18.6		10.13		10.0	

(i) Analyse de variance de l'essai de 1994 reprise selon un dispositif split-plot à 2 régimes d'irrigation et 5 variétés



Annexe 6-3 : Relation du LAI avec la hauteur des plants en 1996.
Moyennes variétales dans 3 répétitions sous régime irrigué (IR en
symboles pleins) et non irrigué (NI en symboles évidés)

Annexe 7-1

ANALYSIS OF COTTON GENOTYPIC DIFFERENCES FOR PLANT RESPONSES TO DROUGHT.

Marc Jean Lacape⁽¹⁾, Jacques Wery⁽²⁾, Daniel J.M. Annerose⁽¹⁾,
and Eric Jallas⁽¹⁾

⁽¹⁾CIRAD, ⁽²⁾ENSA-INRA, Montpellier, France

Abstract

The objective of this study was to analyze, through different frameworks, the effects of a post-floral drought on growth, development and yield of cotton genotypes grown under field conditions. Three experiments were conducted under subsahelian conditions in Senegal. Five varieties were compared under different irrigation treatments differentiated after flowering. Despite large differences of soil water content between years and irrigation treatments, the fraction of transpirable soil water, FTSW, was closely related to the predawn leaf water potential measured on the same day. Genotypic differences for plant water status variables were found on some days, but they were frequently associated with genotypic differences in FTSW. The relationships between these variables and FTSW, over two years of measurements and contrasting soil water profiles, were adjusted to typical logistic functions, previously used in other species. Significant genotypic differences were found in the relationships of RWC, CWSI and ET/ET_m with FTSW. Reductions of leaf area index and intercepted radiation by soil water deficit resulted from combined effects on the rate of leaf emergence out of the shoot tip, on individual leaf area and on the duration of the period of leaf production. Despite significant differences between cultivars in the rate of development as well as in the individual leaf size, the 5 cultivars had the same LAI. Water deficit induced an earlier termination of plant development (cutout, when NAWF = 5) that reduced the effective flowering period. The effects of irrigation treatments on seed cotton yield varied from year to year, as rainfall pattern in the pre-flowering period differed. The overall variation in yield between years and experiments was accounted for by the length of the reproductive period and by the average FTSW during this period. The different frameworks of analysis of the seed cotton yield (number of bolls and average boll weight, total biomass and harvest index), allowed a common analysis of plant responses to drought as observed under the various years, irrigation conditions, and for the various genotypes. Duration of the flowering period and harvest index were the most efficient variables to explain genotypic differences in yield under the various conditions of water supply.

Introduction

In most tropical African countries cotton is an agricultural product of great economic importance. In sub-sahelian regions it is grown under rainfed conditions and water deficit remains as a major limitation to yield (Hearn, 1995). Several strategies exist for the improvement of crop production in dry areas: (1) better tactical management of water resources, and (2) adoption of better adapted varieties. Breeders currently invest little effort in understanding the physiological basis of the genotype x environment interactions (Jackson et al., 1996), as yield under drought is the result of many physiological processes involved in the carbon and water balances of the crop (Turner, 1997).

Empirical relationships between available soil water and leaf expansion or stomatal conductance (Sadras and Milroy, 1996) can be interpreted from the recent findings of relationships between soil water status, ABA content in the xylem sap and stomatal conductance (Tardieu, 1996). A number of studies, under controlled or field conditions report on the effects of soil

water availability, assessed as extractable or transpirable soil water, on plant water status, rate of root production, leaf expansion, or yield (Al Khafaf et al 1978, on cotton, Wright and Smith, 1983, on sorghum; Rosenthal et al 1987, on cotton and sorghum; Sinclair and Ludlow, 1986, on grain legumes Muchow and Sinclair, 1991, on maize, Lecoecur and Sinclair 1996, and Lecoecur and Guilioni, 1998, on pea).

Because of the relationship between soil water status and leaf water status, genotypic comparisons for plant responses to water deficit are difficult without a control or a measurement of soil water status as it is sensed by each genotype (Rav et al., 1997; Wery et al., 1997). Differences between genotypes on a given day can rely either on their water consumption on the previous days (possibly linked to leaf area index) or on the plant susceptibility to soil dehydration.

The objective of this study was to evaluate the possibility of using the fraction of transpirable soil water (FTSW) in the field in order to analyze cotton genotypic differences in plant responses to soil water deficit (Lacape et al 1998). FTSW was related to plant variables with different time scale and organization scale used in frameworks developed for indeterminate species (Lacape, 1998):

- « water status framework » (Turner, 1998; Lacape et al 1998).
- « leaf growth framework » (Lecoecur et al., 1995, on pulse).
- « reproductive development framework » (Ney et Turc, 1993, on pea).
- « yield components framework ».
- « biomass and harvest index framework » (Turner 1998).

The results report on 3 experiments conducted under subsahelian conditions on five cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivars, grown with and without irrigation after flowering.

Materials and methods

Experimental site and growth conditions

Three experiments were carried out at CE RAAS (Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse) at Bambey (14.42°N, 16.28°W) in Senegal, during the rainy seasons of 1994 to 1996. Soil was a deep sandy soil with low levels of clay + silt (12%) and organic matter (0.4%). A significant variability of soil texture was observed between elementary plots of the experiment.

Air temperature, relative humidity, and class 'A' pan evaporation were measured in a weather station adjacent to the experimental field. Cotton was sown on 22 Jul 1994, 4 Aug 1995, and 14 Aug. 1996. Fertilizer was applied at rates of XX, 69 and 42 kg ha⁻¹ of N, P, and K, split between emergence (1/3) and beginning of flowering (1/3). Insecticides were applied as to minimize damage to leaves and fruits and weeds were controlled by hand.

Genotypes and water deficit treatments

A line-source irrigation system compared 16 genotypes in 1994, of which 5 were further cultivated under two water regimes in 1995 and 1996 (Lacape, 1998). In 1994 each elementary plot was made of 3 rows of 13 m long. In 1995 and 1996 each elementary plot was 6 x 6 m. This paper reports on the results of the 5 cultivars tested during the 3 seasons. They belong to the *Gossypium hirsutum* (L.) species: 'ST AM F' (further noted STF) from 'Togo', 'Guazuncho II' (GUA) from Argentina, 'Coker 310' (COK), 'Deltapine 90' (DEI), and 'DESI 19' (DES) from USA. They were chosen to cover the range of yield response to water deficit as observed in the 1994 study (Lacape 1998). The five cultivars had similar phenology (only three

Ecophysiological study of the response of different cotton cultivars to water deficit.

SUMMARY

Different frameworks were used for the analysis of the responses of different cotton varieties to terminal water deficit under field conditions. Three experiments were conducted at the Regional Center for Drought Adaptation Improvement (CERAAS) in Senegal between 1994 and 1996. Five varieties (*Gossypium hirsutum* L.) were compared under different irrigation treatments differentiated after flowering. Each year the level of soil water deficit was quantified by the fraction of transpirable soil water (FTSW), assessed through soil water content measurements (neutron probe) and an estimation of the effective rooting depth. The different frameworks of analysis were based on : (i) plant and crop water status variables (leaf water potential, relative water content, stomatal conductance, CWSI and relative transpiration) (ii) leaf area index and reproductive development ; (iii) yield components, number of harvested bolls and average boll weight (ABW) ; and (iv) harvest index and aerial biomass production. Despite large differences of soil water content between years and irrigation treatments, the FTSW was closely related to the predawn leaf water potential measured on the same day. Genotypic differences for plant water status variables were found on some days, but they were frequently associated with genotypic differences in FTSW. The relationships between these variables and FTSW, over two years of measurements and contrasting soil water profiles, were adjusted to typical logistic functions, previously used in other species. Reductions of leaf area index and intercepted radiation by soil water deficit resulted from combined effects on the rate of leaf emergence out of the shoot tip, on individual leaf area and on the duration of the period of leaf production. Despite significant differences between cultivars the rate of development as well as in the individual leaf size, the five cultivars had the same LAI. Water deficit induced an earlier termination of plant development that reduced the effective flowering period. The study of the variation of the plant indicator NAWF, nodes above white flower, provided a way of interpreting differences in nodes and flower production susceptibilities to drought. NAWF could be used in breeding to estimate the length of the reproductive period of different genotypes. The effects of irrigation treatments on seed cotton yield varied from year to year, as rainfall pattern in the pre-flowering period differed. The overall variation in yield between years and experiments was accounted for by the length of the reproductive period and by the average FTSW during this period. Terminal drought conditions reduced in each of the 3 years both the number of bolls and the ABW. The reduction of the number of bolls resulted from a reduction of the number of fruiting sites (shortening of the duration of the effective flowering period) and of an increase of the rate of abscission. Significant differences between the varieties were found for the ABW, length of the flowering period and rate of abscission. The yield component framework based on harvest index and total biomass, showed that harvest index was more efficient for interpreting differences in yield between cultivars, and biomass was more efficient for interpreting differences between years and irrigation treatments. The efficiencies of interception and conversion of solar radiation were reduced by soil water deficit conditions. The total biomass was found proportional to the total amount of water transpired by the plants (T), and the water use efficiency increased with T . No difference was found between the varieties in these different terms of biomass production. The different frameworks of analysis of the seed cotton yield allowed a common analysis of plant responses to drought as observed under the various years, irrigation conditions, and for the various genotypes. Duration of the flowering period and harvest index were the most efficient variables to explain genotypic differences in yield under the various conditions of water supply.

Key words : Cotton, *Gossypium hirsutum*, soil water deficit, drought effects, varietal analysis

Analyse écophysiological de la réponse de variétés de cotonnier au déficit hydrique.

RESUME

Différents cadres d'analyse de la réponse de variétés au déficit hydrique ont été adaptés au cotonnier. Ils sont basés sur l'état hydrique des plantes, la croissance foliaire, le développement reproducteur et l'élaboration du rendement. Trois essais conduits au Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS) de Bambey au Sénégal entre 1994 et 1996 ont permis de comparer 5 variétés (*Gossypium hirsutum* L.) sous différents régimes d'irrigation après la floraison. Le niveau de déficit hydrique subi par la plante est quantifié grâce à la variable FTSW, fraction d'eau transpirable du sol, déterminée à partir de mesures d'humidité du sol à l'aide d'un humidimètre à neutrons, et d'une estimation de la profondeur d'extraction racinaire. Les cadres d'analyse utilisés ont porté sur : (i) les indicateurs d'état hydrique à l'échelle de la feuille (potentiel hydrique, teneur en eau relative et conductance stomatique) et du couvert (CWSI et rapport ETR/ETM) ; (ii) les composantes de la croissance foliaire et du développement reproducteur ; (iii) les composantes du rendement, nombre de capsules et poids moyen de coton par capsule (PMC) ; et enfin (iv) l'indice de récolte et la production de biomasse. Malgré d'importantes différences d'état hydrique du sol entre années et régime d'irrigation, on trouve une relation unique entre la FTSW et le potentiel hydrique foliaire de base mesuré le même jour. Les différences observées entre variétés à certaines dates sur les variables d'état hydrique des plantes ne peuvent être interprétées indépendamment d'une quantification du niveau de contrainte hydrique subie (estimé par la FTSW). Les relations logistiques établies entre les différentes variables d'état hydrique des plantes et la FTSW sont du type de celles trouvées sur d'autres espèces. Ces relations constituent un cadre d'interprétation aux variations des variables d'état hydrique de la plante mesurées sous différentes conditions et sur différentes variétés. Toutes les composantes de l'indice foliaire sont sensibles à un déficit hydrique du sol : vitesse d'émission des feuilles, taille et durée de la période d'émission des feuilles. Les différences de vitesse d'émission et de taille des feuilles entre les variétés se compensent, et l'évolution de l'indice foliaire au cours du cycle est la même pour les 5 variétés. La variation de l'indicateur NAWF, nombre de noeuds au dessus de la fleur blanche, permet d'analyser les différences de sensibilité des rythmes de production de noeuds (sensible) et de fleurs (peu sensible) au déficit hydrique. NAWF pourrait être utilisé en sélection pour estimer la durée de floraison utile des génotypes. Les différents régimes d'irrigation et leurs effets sur le rendement en coton graine n'ont pas été reproduits d'une année à l'autre, mais le niveau de rendement moyen (3 années x 2 régimes hydriques) peut être relié à la fois au niveau moyen de FTSW pendant la période de floraison, et à la durée en °C.j de cette période. Les conditions de déficit hydrique postfloral ont provoqué chacune des 3 années une réduction à la fois du PMC et du nombre de capsules récoltées. L'effet du déficit hydrique sur cette dernière composante résulte de la réduction du nombre de sites fructifères émis (par raccourcissement de la période de floraison utile) et de l'augmentation des avortements et abscissions d'organes reproducteurs. Des différences significatives entre les variétés sont trouvées pour le PMC, la durée de floraison utile et le taux d'abscission et d'avortement. Des 2 termes du modèle d'analyse du rendement, biomasse aérienne totale et indice de récolte, le premier permet plutôt d'expliquer les variations de rendement entre années et entre régimes hydriques, tandis que l'indice de récolte permet plutôt d'expliquer les différences entre variétés. Les efficacités d'interception et de conversion du rayonnement sont réduites en conditions de déficit hydrique, mais leurs valeurs sont les mêmes pour les 5 variétés. Les différents cadres, d'analyse utilisés ont permis de conduire une analyse globale de la réponse de différentes variétés à des conditions variées d'alimentation hydrique dans la période postflorale. L'indice de récolte et la durée de floraison sont les seules variables explicatives du rendement en conditions sèches pour lesquelles une variabilité génétique a été mise en évidence.

Mots-clés : Cotonnier, *Gossypium hirsutum*, contrainte hydrique, effets de la sécheresse, analyse variétale.