

CR001834

**UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES**

**Faculté des Sciences**

**Laboratoire de Physiologie et d'Agrotechnologies Végétales**

**REPONSES AGROPHYSIOLOGIQUES DU MIL  
(*PENNISETUM GLAUCUM* (L.) R. BR.) A LA SECHERESSE :  
INFLUENCE DE LA NUTRITION AZOTEE**

**'Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en Sciences**

**par**

**Omar DIOUF**

**Promoteur : Pr. J. P. DELHAYE**

**ANNEE ACADEMIQUE 1999 • 2000**

DIOUF  
PHYS U  
1834

CR00.1834

UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES

Faculté des Sciences

Laboratoire de Physiologie et d'Agrotechnologies Végétales

**REPONSES AGROPHYSIOLOGIQUES DU MIL  
(*PENNISETUM GLAUCUM* (L.) R. BR.) A LA SECHERESSE :  
INFLUENCE DE LA NUTRITION AZOTEE'**

**Thèse** soutenue le 26 juin 2000 devant le jury composé de :

Président : Pr. J. LEJOLY (ULB)

Membres : Pr. **J. P. DELHAYE** (promoteur, ULB)

Pr. X. VEKEMANS (ULB)

Dr. M. EYLETTERS (ULB, secrétaire du jury)

Pr. J. F. **LEDENT** (UCL)

Pr. R. PAUL (FUSAGX)

Dr. S. BRACONNIER (**CERAAS/CIRAD**)

Mou  
Physik  
10211

ANNEE ACADEMIQUE 1999 - 2000

---

## AVANT-PROPOS

---

Le Centre d'Études Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS) est un laboratoire national de l'ISRA et un pôle régional d'excellence dans l'étude de l'adaptation à la sécheresse des espèces cultivées en zones sèches. Le CERAAS bénéficie d'un mandat régional des pays et des institutions de recherche agricole membres du CORAF et du CILSS. Ce positionnement lui a permis d'ouvrir son expertise en matière de recherche et de formation pour l'amélioration des productions végétales en zones sèches à de nombreuses équipes de recherche à travers le monde. La recherche et la formation effectuées au CERAAS adoptent une approche pluridisciplinaire afin d'améliorer les connaissances sur les mécanismes agrophysiologiques, biochimiques et moléculaire d'adaptation à la sécheresse des végétaux. Les disciplines concernées sont notamment la physiologie, l'agronomie, la bioclimatologie, la sélection végétale, la biochimie, la biométrie et la modélisation. Les connaissances acquises sur le comportement agro-physiologique des plantes ont été intégrés dans les programmes de sélection en vue de la mise au point de variétés adaptées à la sécheresse. Afin d'optimiser l'adaptabilité des variétés face aux principales contraintes du milieu, le CERAAS a mis en place un programme de recherche qui a pour objectif l'étude de l'interaction sécheresse x fertilité.

Depuis 1994 s'est installé un partenariat, très étroit entre le CERAAS et le Laboratoire de Physiologie et d'Agrotechnologies Végétales de l'Université Libre de Bruxelles. Un premier Projet d'Initiative Propre financé par l'AGCD et intitulé « Mécanismes Physiologiques de l'Adaptation à la Sécheresse – Création variétale pour les Régions Sèches » a vu le jour en 1996. Celui-ci a été renforcé et consolidé par une convention d'accords culturels du CGRI de la Communauté Française de Belgique.

Grâce à l'octroi de bourses de séjour, des chercheurs de l'institution sénégalaise ont effectué des missions de courte et de longue durée de manière à parfaire leurs connaissances scientifiques, à acquérir de nouvelles techniques utilisées dans le domaine de l'agrophysiologie végétale et à réaliser des expérimentations en conditions contrôlées. C'est dans ce cadre que j'ai effectué un séjour d'une année à l'ULB/LPAV durant lequel j'ai pu analyser l'azote total et minéral de tous les échantillons de sol et de plantes prélevés au cours des expérimentations conduites au Sénégal. De même, des échantillons foliaires lyophilisés ont permis d'effectuer des dosages enzymatiques (nitrate réductase et glutamine synthétase) au LPAV. Les

dosages enzymatiques ont nécessité la mise au point de tests réalisés à partir d'essais conduits en serre au LPAV. Ces essais test ont été réalisés en reprenant les mêmes traitements hydriques et azotés des essais au champ.

En 1999, l'étroite collaboration s'est poursuivie grâce au renouvellement des accords culturels du CGRI et l'obtention d'un deuxième PIP intitulé « Mise en place de formations diplômantes spécialisées sur l'adaptation des espèces cultivées et l'amélioration de la production agricole en zones sèches au Sénégal ».

A cette occasion, d'autres institutions universitaires francophones de Belgique (Université Catholique de Louvain et Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Cembloux) ont été associées au projet géré par l'U.L.B., ce qui a permis de renforcer les échanges entre scientifiques au sein de la Communauté Française de Belgique.

---

## REMERCIEMENTS

---

Ce travail est le résultat de la collaboration de plusieurs personnes et du concours scientifique, matériel et financier de divers organismes institutionnels.

La réalisation de ce travail au CNRA/ISRA de Bambey dans le cadre du programme CERAAS mais aussi en partie à l'ULB/LPAV a été possible grâce à la compréhension, à la disponibilité et à la diligence des responsables de ces institutions. J'exprime à cet effet ma profonde gratitude à mon promoteur de thèse J. P. Delhaye (a.i. Laboratoire de Physiologie et d'Agrotechnologie Végétales/ ULB) pour sa sympathie et son assistance à tous les niveaux. De même, j'exprime toute ma considération et mon entière satisfaction à Harold Roy-Macauley (directeur du CERAAS) et Dogo Seck (directeur du CNRA de Bambey).

J'exprime aussi toute ma gratitude à mes collègues chercheurs du CERAAS, Benoît Sarr, Macoumba Diouf, David Boggio, Chucks Ogonnaya, Serge Braconnier et Ndèye Ndack Diop pour leur contribution à toutes les étapes de ce travail. Je tiens aussi à remercier profondément tout en exprimant ma grande satisfaction à tous les techniciens et temporaires du CERAAS. Que tout le personnel du CERAAS et de l'ISRA, qui m'ont aidé de façon ou d'une autre, trouve ici le témoignage de ma gratitude!

J'adresse également mes remerciements et ma profonde gratitude à Murielle Eyletters, Luis Perez Aranda, Yolande Massin pour leurs conseils et leur assistance à tous les niveaux. Ces remerciements vont aussi à l'endroit du personnel technique et des doctorants du LPAV de l'ULB. Je profite de cette occasion pour remercier Casimir Brou, Lucienne, Louis Baboy et Iba Ngom pour leur aide et pour avoir rendu agréable mon séjour à Bruxelles.

Je remercie également Nicolas Diallo pour ses remarques et pour m'avoir permis d'effectuer quelques manipulations dans son laboratoire à l'UCAD. Que tous mes amis et proches parents, que je ne saurais citer, trouvent ici l'expression de ma profonde gratitude pour leur soutien sans faille.

J'exprime tous mes remerciements à l'AGCD, au CGRI et au FED pour leur rôle capital à travers leur contribution financière. En particulier, l'octroi d'une bourse par le CGRI m'a permis d'effectuer mon séjour à l'ULB/LPAV ; que cet organisme retrouve ici ma profonde reconnaissance.

J'adresse aussi mes remerciements aux autres membres du jury, les professeurs Jean Lejoly (président jury, ULB), Xavier Vekemans (ULB), François Ledent (UCL) et Roger Paul (FSAGX) d'avoir accepté de juger mon travail malgré leurs nombreuses obligations mais aussi d'avoir contribué par leurs remarques à son amélioration

Toute ma gratitude à ma femme et à mes enfants que je ne saurais oublier pour leur sacrifice, leur patience et leur soutien indéfectible.

Je dédie cette thèse à mon père et à ma mère.

---

## RESUME

---

Au Sénégal, les rendements du mil varient en fonction de la disponibilité en eau ou du niveau de fertilité azotée mais également de l'interaction entre ces deux facteurs. La majorité des travaux antérieurs ont mis l'accent sur le comportement du mil soit face à la sécheresse soit vis-à-vis de la fertilité azotée. La caractérisation des réponses agrophysiologiques à l'interaction sécheresse x fertilité azotée apparaît ainsi indispensable à l'amélioration du matériel végétal et des pratiques culturales afin de réduire la variabilité des rendements et d'augmenter la productivité. Dans ce contexte, quatre essais ont été conduits en saison des pluies et en saison sèche à Bambey au Sénégal entre 1997 et 1999. L'expérimentation en saison sèche a été conduite en simulant une sécheresse en début de cycle et en fin de cycle souvent rencontrée au Sahel. Pour une saison donnée et d'une année à l'autre, la culture a été réalisée en rotation mil/arachide. Le dispositif en split-plot compare trois niveaux de fertilisation azotée (FO = 0.00, F1 = 17.13, and F2 = 68.50 kg N ha<sup>-1</sup>) sous différents régimes hydriques : déficit hydrique sévère (contre saison 1998 et contre saison 1999), déficit hydrique faible (hivernage 1997) et en fin un hivernage normal (hivernage 1998). Les résultats montrent que l'effet dépressif du déficit hydrique sur les rendements en grains et en azote grain s'accroît avec la dose d'azote. Il en résulte des rendements en grains et en azote grain plus élevés pour le niveau FO. L'analyse des composantes du rendement montre que ces différences de rendement, principalement fonction du nombre de grains par m<sup>2</sup>, s'expliquent par une meilleure répartition des assimilats vers les grains. La croissance plus faible (indice foliaire, biomasse aérienne) liée au niveau en azote faible induit des pertes d'eau (évapotranspiration) moins importantes. Lorsqu'un stress hydrique est appliqué, cette économie de l'eau permet une plus lente installation de la contrainte hydrique du sol chez FO. Associées à une colonisation racinaire en profondeur, ces réponses permettent de maintenir un état d'hydratation plus satisfaisante des plantes favorisant une conductance stomatique et des taux de transpiration et de photosynthèse plus élevés. Par ailleurs, le déficit hydrique en phase végétative, correspondant à la phase d'absorption active de l'azote, affecte plus l'activité nitratre réductase du niveau F2. Par contre, en fin de cycle, le déficit hydrique affecte l'ANR de façon similaire pour l'ensemble des traitements azotés. Le rendement en azote grain plus élevé pour FO dépendrait alors, en plus de l'état d'hydratation, de l'activité glutamine synthétase plus importante favorisant une meilleure remobilisation de l'azote. Les résultats obtenus sont discutés par rapport à la pertinence de leur implication dans la relance de l'intensification des systèmes de culture face aux risques climatiques. Ils font ainsi apparaître la nécessité d'un zonage des risques climatiques et d'études socio-économiques avant l'application de toute politique de fertilisation azotée.

Mots clés : Adaptation à la sécheresse, mécanismes agrophysiologiques, nutrition azotée, *Pennisetum glaucum*, zone semi-aride.

---

## ABSTRACT

---

In Senegal, the yield of Millet vary according to the availability of soil moisture or nitrogen fertility, and equally, on the interaction between these two factors. Majority of the works done in this area have emphasized either the response of millet to drought or to soil nitrogen fertility. The characterization of the agrophysiological response of millet to drought x nitrogen fertility interaction appears thus Indispensable for the improvement of this crop and its cultural practices, so as to reduce the variability in yield and increase productivity. In this context, four trials were conducted in the rainy and dry seasons at Bambey, between 1997 and 1999. The experimentation in the dry season was conducted to simulate drought at the beginning and end of the growth cycle often encountered in the sahel. For a given season, millet and peanut were rotated in alternate years. The split-plot experimental design compared three levels of nitrogen fertilization (FO = 0.00, F1 = 17.13, and F2 = 68.50 kg N ha<sup>-1</sup>) under different water regimes : severe water deficit (1998 and 1999 dry seasons), moderate water deficit (during 1997 rainy season) and a normal rainy season (during 1998 rainy season). The results obtained showed that the depressive effect of the water deficit on grain output and grain nitrogen yield increased with increase in the dose of nitrogen applied. As a result, the highest grain and grain nitrogen yields were obtained with FO dose The analysis of yield components showed that these differences in yield, mainly in function of the number of grains per m<sup>2</sup>, can be explained by a better distribution of the assimilates in favour of the grains. The lower growth (leaf area index, aerial biomass) linked to the level in weak nitrogen induces losses of water (evapotranspiration) less important. When stress was applied, this water economy at the FO level made for a slower intervention of soil water constraints. Associated with deep root colonization, these responses helped the maintenance of a satisfactory plant water status, with higher stomatal conductance, transpiration rate and net photosynthesis. Furthermore, the water deficit at the vegetative phase, corresponding to the active absorption phase of nitrogen, affected more, the nitrate reductase activity (NRA) at the F2 level. On the other hand, at the end of the cycle, water deficit affected the NRA in a similar manner at all the levels of N fertilization. The higher yield in grain N at FO was therefore dependent on the higher water status, glutamine synthetase activity that favoured a better remobilization of N The results obtained are discussed in relation to the relevance of their implications to the intensification of cropping systems in the face of climatic risks. The zoning of the sahel on the basis of the level of climatic risks and the socio-economic impact appear necessary before the implementation of any N fertilization policy.

**Key words** Agrophysiological mechanisms, drought adaptation, nitrogen nutrition, *Pennisetum glaucum*, semi-arid zone.



---

## PRINCIPALES ABREVIATIONS UTILISEES

---

### Instituts et organismes

AGCD	Administration Générale pour la Coopération pour le Développement
CERAAS	Centre d'Etudes Régionale pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse
CGRI	Commissariat Général aux Relations Internationales
CILSS	Comité Inter Etats de lutte contre la sécheresse au Sahel
CNRA	Centre National de Recherches Agricoles
CORAF	Conseil ouest et centre africain pour la recherche et le développement agricoles
DA	Direction de l'agriculture (Sénégal)
DIAPER III	Diagnostic Permanent pour la sécurité alimentaire régionale - Phase 3
ENSA	Ecole nationale supérieure d'agriculture (Sénégal)
FAO	United nations food and agriculture organization
FED	Fonds Européen pour le Développement
FSAGX	Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux
IRD	Institut de Recherche pour le Développement
ISRA	Institut Sénégalais de Recherches Agricoles
LPV	Laboratoire de Physiologie et d'Agrotechnologies Végétales
ICRISAT	International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics
UCAD	Université Cheikh Anta Diop
UCL	Université Catholique de Louvain
ULB	Université Libre de Bruxelles

### Autres abréviations

AGS	Activité glutamine synthétase
ANR	Activité nitrate réductase
ATP	Adénosine triphosphate
CWSI	Crop water stress index ou indice de sécheresse de la culture
ETM	Évapotranspiration maximale
ETP	Évapotranspiration potentielle
ETR	Évapotranspiration réelle
EUEG	Efficiencé d'utilisation de l'eau pour la production de grains
EUN	Efficiencé d'utilisation de l'azote

FAD	Flavine adénine dinucléotide
FMN	Flavine mononucléotide
IR	Indice de récolte
IRN	Indice de récolte azote
JAL	Jours après levée
JAS	Jours après semis
Kba t	Coefficient de battage
MSI	Matière sèche totale aérienne
NADH	Nicotinamide adénine dinucléotide (réduite)
NADPH	Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate (réduite)
NEIP m <sup>2</sup>	Nombre d'épis improductifs par m <sup>2</sup>
NEP m <sup>2</sup>	Nombre d'épis productifs par m <sup>2</sup>
NG m <sup>2</sup>	Nombre de grains par m <sup>2</sup>
PM g	Poids de mille grains
Pm g	Poids moyen d'un grain
RG	Rendement grains
STR (PLU)	Plantes stressées (plantes sous conditions pluviales strictes)
TSAT	Taux de satisfaction des besoins en eau

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION .....	3
<b>1. REWE BIBLIOGRAPHIQUE .....</b>	<b>5</b>
1.1. LE MIL ET L'ARACHIDE .....	5
1.1.1. Généralités sur le mil .....	5
1.1.2. Développement et croissance du mil, .....	6
1.1.3. L'arachide .....	8
1.2. MILIEU PHYSIQUE DU BASSIN ARACHIDIER : CLIMAT ET SOL .....	9
1.2.1. Climat. ....	9
1.2.2. Le sol .....	11
1.2.3. Dégradation des systèmes de culture traditionnels .....	11
1.3. PRODUCTION AGRICOLE ET CONTRAINTES ENVIRONNEMENTALES .....	12
1.3.1. Évolution des rendements de mil, .....	12
1.3.2. Amélioration de la production du mil en zones sèches .....	14
1.3.2.1 Optimisation des itinéraires techniques.. .....	14
1.3.2.2 Création de variétés mieux adaptées à la sécheresse .....	15
1.3.2.2.1 La sécheresse (le concept de stress). ....	15
1.3.2.2.2 Mécanismes d'adaptation à la sécheresse .....	16
1.3.2.2.3 Résistance du mil à la sécheresse.. .....	17
1.4. VOIES MÉTABOLIQUES DE L'ASSIMILATION DE L'AZOTE .....	20
1.4.1. Fixation biologique de l'azote atmosphérique .....	21
1.4.2. Absorption du nitrate et de l'ammonium.. .....	21
1.4.3. Assimilation des nitrates .....	23
1.4.3.1 Réduction des nitrates.. .....	23
1.4.3.2 Réduction des nitrites .....	24
1.4.3.3 Incorporation de l'ammonium. ....	25
1.5. ALIMENTATION HYDRIQUE ET NUTRITION AZOTÉE .....	27
<b>2. MATÉRIEL ET MÉTHODES .....</b>	<b>30</b>
2.1. INTRODUCTION .....	30
2.2. CONDITIONS DE CULTURE : SOL ET CLIMAT .....	30
2.2.1. Données climatiques .....	30
2.2.2. Le sol. ....	31
2.3. MATÉRIEL VÉGÉTAL .....	33
2.4. TRAITEMENTS ÉTUDIÉS, DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX ET ITINÉRAIRE TECHNIQUE .....	33
2.4.1. Régimes hydriques .....	33
2.4.2. Fertilisation azotée .....	34
2.4.3. Dispositif expérimental.. .....	35
2.4.4. Conduite de la culture .....	35
2.5. DÉVELOPPEMENT, CROISSANCE ET PRODUCTION .....	38
2.5.1. Développement phénologique .....	38
2.5.2. Développement du couvert : indice foliaire.. .....	38
2.5.3. Croissance et production de biomasse .....	38
2.5.4. Rendement et ses composantes.. .....	39
2.6. ÉTAT HYDRIQUE DU SOL ET CONSOMMATION EN EAU .....	39
2.7. ÉTAT HYDRIQUE DES PLANTES ET TEMPÉRATURE DU COUVERT .....	40
2.8. ÉCHANGES GAZEUX FOLIAIRES .....	41
2.8.1. Conductance stomatique et transpiration foliaires .....	41
2.8.2. Activité photosynthétique .....	41
2.9. ANALYSE DE L'AZOTE DES PARTIES AÉRIENNES (TIGES, FEUILLES, GRAINS) .....	42
2.9.1. Dosage de l'azote total.. .....	42
2.9.2. Dosage des formes d'azote minéral. ....	42
2.10. EXTRACTION DES ENZYMES ET MESURE DES CAPACITÉS ENZYMATIQUES (NITRATE RÉDUCTASE, GLUTAMINE SYNTHÉTASE, PHOSPHOÉNOLPYRUVATE CARBOXYLASE) .....	42
2.10.1. Extraction et dosage des protéines solubles.. .....	42
2.10.2. Dosage de l'activité nitrate réductase (ANR). ....	43

2.10.3	<b>Dosage de l'activité glutamine synthétase (AGS).</b> . . . . .	43
2.11.	ANALYSES STATISTIQUES.....	45
3.	<b>RÉSULTATS ET DISCUSSIONS</b> .....	46
3.1.	CONSUMMATIONS EN EAU EN NIVEAUX DE CONTRAINTE HYDRIQUE . . . . .	46
3.1.1.	<b>Conditions climatiques.</b> . . . . .	46
3.1.2.	<b>Quantités d'eau reçues par les différents régimes hydriques.</b> . . . . .	52
3/3.	<b>Consommations en eau et niveaux de déficit hydrique</b> . . . . .	54
3.1.3.1	Évapotranspiration et taux de satisfaction des besoins en eau .....	54
3.1.3.2	Caractérisation de la contrainte hydrique du sol par le potentiel hydrique de base	6
3.1.3.3	Conclusion .....	63
3.2.	EFFETS DES TRAITEMENTS HYDRIQUES ET AZOTÉS SUR LE RENDEMENT ET SES COMPOSANTES..	64
3.2.1.	<b>Biomasse et rendement en grain.</b> . . . . .	64
3.2.1.1	Matière sèche totale aérienne . . . . .	64
3.2.1.2	Rendement grains.....	66
3.2.1.3	Estimation de la biomasse racinaire à la récolte . . . . .	70
3.2.1.4	Composantes du rendement et efficacité d'utilisation de l'eau .....	72
3.3.	EFFETS DES TRAITEMENTS HYDRIQUES ET AZOTÉS SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA CROISSANCE	79
3.3.1.	<b>Développement phénologique</b> . . . . .	79
3.3.2.	<b>Indice de surface foliaire..</b> . . . . .	80
3.3.3.	<b>Évolution de la biomasse aérienne</b> . . . . .	84
3.3.3.1	Évolution de la matière sèche totale (MST) .....	84
3.3.3.2	Évolution du poids sec grain (PSG) . . . . .	87
3.4.	EFFETS DES TRAITEMENTS HYDRIQUES ET AZOTÉS SUR LA MOBILISATION ET L'EFFICACITÉ D'UTILISATION DE L'AZOTE.....	91
3.4.1.	<b>Évolution de l'azote mobilisé par la matière sèche aérienne..</b>	91
3.4.2.	<b>Efficacité d'utilisation (EUN) et indice de récolte de l'azote (IRN)</b> ..	99
3.5.	EFFETS DES TRAITEMENTS HYDRIQUES ET AZOTÉS SUR LE FONCTIONNEMENT DU COUVERT ..	102
3.5.1.	<b>Évolution du potentiel hydrique foliaire.</b> . . . . .	102
3.5.2.	<b>Évolution du CWSI</b> ... ..	104
3.5.3.	<b>Évolution de la conductance stomatique et de la transpiration</b>	106
3.5.4.	<b>Évolution de la photosynthèse.</b> . . . . .	110
3.5.5.	Discussion .....	112
3.6.	EFFETS DES TRAITEMENTS HYDRIQUES ET AZOTES SUR LES ACTIVITÉS D'ENZYMES CLÉS DU MÉTABOLISME DE L'AZOTE .....	115
3.6.1.	Activité <b>nitrate réductase</b> .....	115
3.6.2.	Activité <b>glutamine synthétase</b> . . . . .	118
3.7.	CULTURE D'ARACHIDE .....	122
3.7.1.	<b>Consommations en eau et déficit hydrique.</b> . . . . .	122
3.7.2.	<b>Production de l'arachide</b> . . . . .	122
3.8.	LA ROTATION MIL/ARACHIDE.....	125
4.	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	128
	ANNEXE .....	135
	LISTE DES FIGURES .....	139
	LISTE DES TABLEAUX .....	140
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	142

---

## INTRODUCTION

---

En Afrique soudano-sahélienne, un des plus cruciaux problèmes que pose l'évolution sociale et économique est celui de la sécurité alimentaire liée d'une part à l'augmentation des populations et d'autre part à la production agricole sans cesse déficitaire. Cette situation conduit à des importations accrues de denrées alimentaires compromettant l'équilibre des processus de croissance économique et par conséquent les facteurs de stabilité sociale des pays en voie de développement de cette zone.

Ce contexte général se retrouve en particulier au Sénégal et découle surtout de la conjonction de contraintes climatique et édaphique.

En effet, depuis les années 70, cette zone est marquée par une baisse persistante et une forte variabilité spatio - temporelle de la pluviométrie. Ainsi, au cours de leur cycle, les déficits hydriques affectent le potentiel de développement et la productivité des différentes cultures. La contrainte hydrique constitue ainsi le premier facteur limitant de la production agricole du Sahel.

La deuxième contrainte, la dégradation des sols, est la résultante des modifications progressives des systèmes de cultures traditionnels : disparition de la jachère et restriction des surfaces cultivables consécutives à la pression démographique au début des années 60. Ce processus aboutit à la culture continue sans sole de régénération. Cependant, l'application des techniques culturales telles que la fertilisation minérale et organique permettait de restituer les exportations et de maintenir le niveau de fertilité et des rendements dans des conditions d'alimentation hydrique satisfaisante. A partir de 1984, le désengagement de l'état suite à l'application de la politique d'ajustement structurel et les réalités socio-économiques du monde rural ont rendu précaire l'utilisation de ces techniques de culture. Il en résulte une accentuation de la pauvreté des sols particulièrement en matière organique et azote.

La faiblesse et la variabilité des rendements, notamment des principales cultures comme le mil et l'arachide, montrent les conséquences de cette double contrainte sur la production agricole. Dans ces conditions de baisse de fertilité des sols et de risque de sécheresse, la relance de l'agriculture par l'intensification des systèmes de culture reste dépendante de la connaissance préalable de la complexe interdépendance de ces facteurs plus ou moins contrôlables. Plusieurs travaux ont

été effectuées sur le mil et son système de culture. L'étude bibliographique, présentée au premier chapitre, met en évidence :

- la relative plasticité du comportement du mil face à des conditions difficiles et variables ;
- le rôle déterminant de la densité du peuplement et de la nutrition minérale (surtout azotée) et hydrique dans la formation des composantes du rendement ;
- la prédominance des mécanismes d'évitement de la sécheresse à l'échelle du peuplement.

La majorité de ces travaux sont focalisés sur le comportement du mil soit face à la sécheresse soit vis-à-vis de la fertilité. C'est ainsi que la caractérisation des mécanismes agrophysiologiques en vue de la création de variétés mieux adaptées à la sécheresse a été souvent conduite sans tenir compte de la fertilité du sol. Par conséquent, les études portant sur les effets de l'interaction entre la disponibilité de l'eau et de l'azote restent fragmentaires et concernent notamment les paramètres d'élaboration du rendement et la production. De ce fait, les effets de l'interaction de ces deux facteurs sur les processus agrophysiologiques et métaboliques du mil sont moins connus.

Dans le but d'améliorer les connaissances sur les effets de cette interaction sur le rendement afin de raisonner les choix variétaux et culturaux, nous avons conduit de 1997 à 1999 des travaux de recherche dont les résultats sont présentés dans ce mémoire. Tout en restant dans un système de rotation annuelle mil/arachide fréquemment rencontré dans la zone du bassin arachidier, la démarche expérimentale adoptée compare les traitements hydriques et azotés en saison des pluies et en saison sèche. L'objectif final de cette démarche est de :

- montrer si les mécanismes d'adaptation à la sécheresse caractérisés souvent en sol riche en vue de la création de variétés adaptées restaient pertinents en sols pauvres. Autrement dit, si l'expression d'un mécanisme n'était pas modifiée en fonction du niveau de fertilité azotée.
- fournir un cadre d'analyse pour mieux raisonner la fertilisation azotée face au risque climatique.

Après avoir décrit dans le deuxième chapitre les matériels et méthodes utilisés dans les différentes expérimentations, le troisième chapitre présente les résultats et discussions.

---

## 1. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

---

### 1.1. Le mil et l'arachide

#### 1.1.1. Généralités sur le mil

Le mil pénicillaire ou mil a chandelles (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) est une graminée céréalière annuelle qui se retrouve sous plusieurs noms scientifiques synonymes (KUMAR, 1989; KUMAR et ANDREWS, 1993). Ces synonymes de *P. glaucum* sont : *P. typhoides* (Burm.) Stapf & Hubb., *P. typhoidum* Rich., *P. spicatum* (L.) Koern, *P. americanum* (L.) Leeke.

Il serait originaire d'Afrique de l'ouest où l'on rencontre les diverses formes, cultivées et sauvages (TOSTAIN et MARCHAIS, 1993). En fonction du volume de la production et des surfaces cultivées, le mil se classe au septième rang mondial et regroupe un ensemble de céréales qui ont pour caractéristique commune la petitesse de leurs grains (FAO, 1997). Le mil *Pennisetum*, de par sa plus grande taille, ses plus gros grains et sa plus forte production, est le plus important des mils (SAPIN, 1985). Les autres espèces (*Eleusine coracana*, *Digitaria exilis*, *Eragrostis tef*, *Setaria ifalica*, *Panicum miliaceum*, *Echinochloa frumentacea*) sont qualifiés de céréales mineures. Environ 95% des surfaces cultivées se trouvent dans les pays en développement à faible pluviométrie, surtout en Afrique et en Asie. Dans les régions les plus pauvres où la sécurité alimentaire est la plus précaire, le mil est d'une importance vitale car il constitue un aliment de base des populations.

La plante de mil (annexe 1) possède un enracinement fasciculé, un port érigé à tiges pleines d'une taille de 2 à 3 m ainsi qu'un tallage abondant dont seulement une faible partie est productive (CHOPART, 1980; LAMBERT: 1983a; SIBAND, 1981).

Le mil est diploïde avec  $2n = 14$  chromosomes. Son inflorescence en position apicale est une panicule contractée ou faux épi (épillet avec un pédicelle), de forme cylindrique et allongée. L'inflorescence est bisexuée et la floraison femelle débute avant la floraison mâle (protogyne). La fécondation croisée est dominante et les cultivars de mils sont constitués de ce fait d'hétérozygotes.

Les variétés de mil sont réparties en deux groupes principaux notamment en fonction de leur longueur de cycle (PERNES, 1984) :

- les variétés à cycle court (90-100 jours) : les souva dont les grains sont petits et les épis non aristés. Elles préfèrent les jours courts mais sont généralement insensibles à la longueur du jour et peuvent fleurir en jours longs.

- les variétés à cycle long (130 à 150 jours) : les sanio dont les épis sont aristés et les grains plus gros que ceux des mils précoces, mais plus petits que ceux des sorghos. Elles sont sensibles à une photopériode de jours courts.

### **1.1.2. Développement et croissance du mil**

Le mil est une plante en C4 (DOWTON et TREGUNA, 1968; MAITI et BISEN, 1990; POUZET et PUARD, 1972) du groupe enzyme malique à NADP<sup>+</sup> (LAVERGNE et *al.*, 1979). Il est ainsi caractérisé par une haute capacité d'assimilation du CO<sub>2</sub>; de l'ordre de 2.77 mg m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (McPHERSON et SLATYER, 1973). Le cycle du mil; peut être divisé en trois phases principales (FUSSEL et PEARSON, 1978; LAMBERT, 1983a; MAITI et BIDINGER, 1981) :

- La phase végétative' de la levée à l'initiation florale (transformation de l'apex végétatif en bouton reproducteur) ;
- La phase de reproduction! de l'initiation florale à la floraison (apparition des stigmates sur 50% des épis). La vitesse de développement entre le semis et la floraison est fonction du cumul des températures moyennes journalières ;

La phase de maturation des graines, de la floraison à la maturité physiologique. Cette période dure en moyenne 30 jours dans la zone sahélienne pour l'ensemble des variétés à cycle court (JANSEN et GOSSEYE, 1986).

*Germination-levée* : la germination du mil est particulièrement rapide, elle suit immédiatement l'imbibition du grain. La germination • levée se réalise avec 6 à 10 mm de pluie suivant le type de sol (DANCETTE, 1978); elle est aussi dépendante de la température avec un optimum de 33-34°C (MOHAMED et *al.*, 1985; ONC et MONTEITH, 1985) L'apparition des racines nodales en plus de la racine séminale coïncide avec l'épuisement du grain vers 5 à 6 jours. A ce stade où le mil est entièrement dépendante du milieu, la croissance pondérale du système racinaire présente une allure exponentielle comme celle de la partie aérienne (SIBAND, 1983). La levée se produit 1 à 3 jours selon les auteurs (CHOPART, 1980; JANSEN et GOSSEYE, 1986).

*Croissance racinaire* : CHOPART (1980) a observé, sur sol sableux (sol *dior*), que trois jours après la levée (JAL), la racine séminale avait une longueur de 10 cm environ. L'initiation des racines adventives commence vers 10 JAL tandis que celle des racines secondaires démarre vers 15 JAL et leur formation continue jusqu'à 60 JAI (CHOPART, 1983). La progression du front racinaire est d'environ 2 cm jour<sup>-1</sup>



*Formation – remplissage du grain* : le remplissage du grain est assuré pour l'essentiel (75 à 80% au moins) par l'activité photosynthétique des 3-4 dernières feuilles (JACQUINOT, 1970). Le poids final d'un grain varie entre 3-4 à 10-12 mg, suivant la variété et les conditions de croissance (température, déficit hydrique...). Le taux de migration des réserves serait également déterminant pour le poids final du grain (JACQUINOT et POUZET, 1975; ONG et MONTEITH, 1985).

### **1.1.3. L'arachide**

L'arachide (*Arachis hypogaea* L.), légumineuse oléagineuse à gousses souterraines, appartient à la sous-famille des papilionacees. Originnaire d'Amérique du Sud (PURSEGLOVE, 1987), elle a été introduite en Afrique de l'ouest et sur la côte sud-ouest de l'Inde au 16<sup>ème</sup> siècle par les Portugais à partir du Brésil. Elle constitue l'une des plus importantes légumineuses vivrières dans le monde ; sa graine contient 40 à 48% d'huile, et 25 à 30% de protéines. La capacité de l'arachide à fixer efficacement l'azote atmosphérique, en plus de sa rusticité, lui permet de s'adapter aux conditions climatiques des zones tropicales semi-arides et d'assurer des productions satisfaisantes en gousses et en fanes sur des sols à faible niveau de fertilité. Elle est de ce fait souvent cultivée avec le mil dans un système de rotation annuelle. Cette culture occupe ainsi une place importante dans l'alimentation humaine et animale des pays en développement du Sahel.

Deux types d'arachide sont cultivés, l'arachide à ramifications alternées et celle à ramifications séquentielles. Le premier type constitue le groupe Virginia caractérisé surtout par un cycle long de 110 à 160 jours. Le deuxième type se compose des sous-groupes Valencia et Spanish à port érigé et à tige principale avec inflorescence. La variété 55-437 appartient à ce dernier sous-groupe.

L'arachide présente une floraison prolifique et indéterminée. L'ovaire de la fleur est inséré sur la tige par un pédoncule appelé gynophore. Par un géotropisme positif, le gynophore s'allonge très rapidement après la fécondation enfouissant dans le sol, l'ovaire qui deviendra la gousse (BOUFFIL, 195 1).

L'arachide possède une grande capacité de résistance à la sécheresse (ALLEN et *al.*, 1976; ANNEROSE, 1990; CHOPART, 1980; KETRING, 1984) avec des besoins en eau entre 350 et 570 mm (BILLAZ, 1962; DANCETTE, 1983a). Cependant, la sensibilité au déficit en eau est particulièrement élevée lors de l'émission des gynophores avec une baisse du rythme d'émission et du nombre de gynophores émis. Les principaux critères physiologiques d'adaptation concernent la régulation

stomatique et l'enroulement des feuilles, le développement du système racinaire et la résistance protoplasmique. L'élongation racinaire peut se poursuivre jusqu'à une valeur de résistance à la pénétration de 1.9 1 MPa (TAYLOR et RATLIFF, 1969) et la profondeur maximale atteinte se situe entre 140 et 160 cm (CHOPART, 1980; SEVE, 1989) avec 55 à 80% des racines localisées dans les 50 premiers centimètres. Les stomates se ferment lorsque la réserve utile racinaire est inférieure à 44% (MARONE, 1994).

## **1.2. Milieu physique du Bassin arachidier : climat et sol**

### **12.1. Climat**

Le Sénégal se trouve à l'extrême ouest de l'Afrique occidentale ; il est situé entre les latitudes 12°30' et 16°30' Nord. La partie constituée par les régions administratives de Thiés, Diourbel, Louga, Kaolack, Fatick est dénommée « Bassin arachidier » (Annexe 2). C'est une zone de cultures pluviales dont les principales sont l'arachide et le mil souna. Du nord au sud du bassin arachidier, on passe du climat tropical sahélo-soudanien à celui de type soudanien. Les surfaces emblavées de la zone la plus sèche, c'est à dire le Nord et le Centre du bassin arachidier (régions de Louga, de Thiés et de Diourbel), représentent 45% des superficies totales cultivées par an au Sénégal en arachide, mil et sorgho.

Lt: bassin arachidier est caractérisé par l'existence de deux saisons très contrastées : une longue saison sèche (Octobre à Juillet) et une courte saison des pluies (Juillet à Septembre) avec une pluviométrie souvent plus forte en aout (DANCETTE, 1979) Les quantités de pluies et leur répartition (figure 2) peuvent varier d'une année sur l'autre de 15 à 30% (CHARREAU et NICOU, 1971; SIV AKUMAR, 1991) Cette zone était encadrée par les isohyètes 400 et 800 mm jusqu'en 1968 Mais, entre 1968 et 1990, ces valeurs sont passées respectivement à 300 et 600 mm soit une descente en moyenne du nord au sud de 100 mm an (figure 1). Cette évolution a conduit à une sécheresse caractérisée par une pluviométrie faible, un raccourcissement de l'hivernage et à l'augmentation des risques d'apparition de poches de séchresse surtout en début et fin de cycle qui peuvent affecter considérablement la croissance et le développement des cu 1 tu res (COCHEME et FRANQUIN, 1968; DANCETTE, 1979). Avec une moyenne de 28 à 30°C, la température manifeste des écarts journaliers plus marqués pendant la saison sèche (environ 20°C) qu'en saison des pluies.

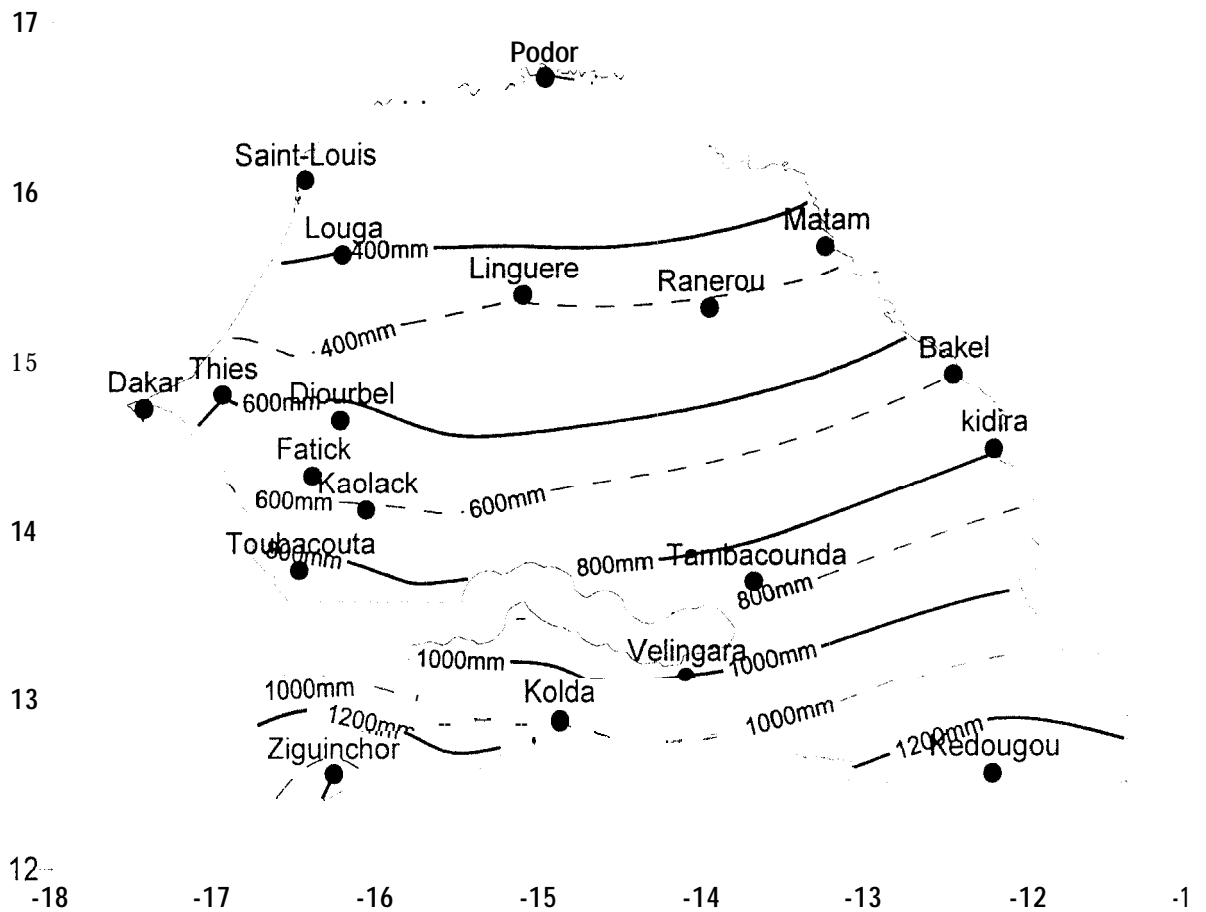


Figure 1 : Cumuls pluviométriques moyens annuels (1951-1990) en ligne continue et cumuls pluviométriques au cours d'une normale sèche (1961-1990) ; (source : Ceraas).

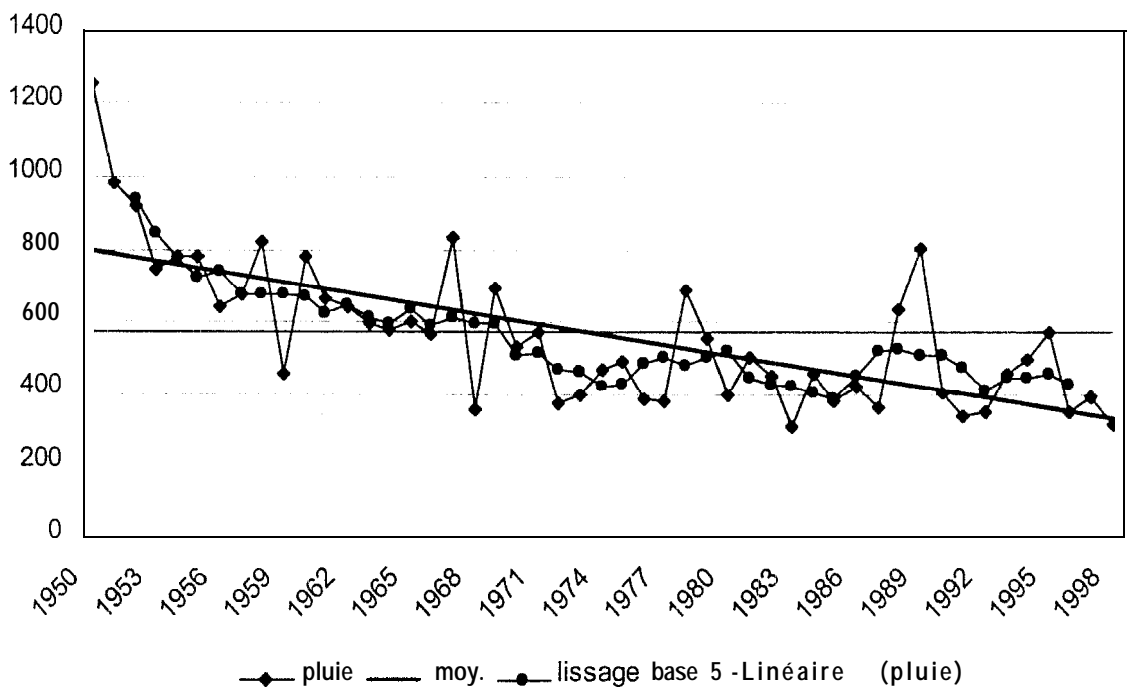


Figure 2 : Évolution inter annuelle de la pluviométrie moyenne annuelle, de 1950 à 1998 à la station de Bamby (CNRA)..

### **1.2.2. Le sol**

Environ 80% des sols cultivés du Sénégal sont des sols ferrugineux tropicaux très sableux appelés sols dior. Ils ont été décrits par plusieurs auteurs (BONFILS et FAURE, 1956; CHARREAU, 1961; CHARREAU et NICOU, 1971). Ils présentent un profil très homogène de la surface jusqu'à plus de 4 m de profondeur mais ils ont une faible porosité globale (30 à 40%), proche de la porosité texturale (NICOU, 1974). Leur faible fraction argileuse (2 à 3%) est constituée de kaolinite, de sesquioxydes et de silice colloïdale (PIERI, 1977). Leur horizon humifère, très peu différencié, présente de faibles taux de matière organique de l'ordre de 0,2 à 0,5%. Leur capacité de rétention en eau est limitée avec 75 mm d'eau utile sur 1 m de profondeur (DANCETTE, 1978). Ils ont aussi une capacité d'échanges cationiques faible (1 à 3 meq 100g<sup>-1</sup> de sol). Du fait de leur texture essentiellement sableuse, de leur composition minéralogique et de leur pauvreté en matière organique ils ont un faible pouvoir tampon avec une acidité fréquente. Ils présentent un pic de minéralisation en début de saison des pluies, libérant une quantité assez importante d'azote minéral dans le profil, mais qui est presque totalement lessivée au bout d'une vingtaine de jours (BLONDEL, 1971).

À côté des sols Dior, les sols Dek se sont développés dans les interdunes et dans quelques zones planes. Ce sont des sols peu évolués à hydromorphie temporaire de surface. Ils ont des teneurs en argile un peu plus élevées, de 5 à 12%.

### **1.2.3. Dégradation des systèmes de culture traditionnels**

Traditionnellement? à cause d'une agriculture purement manuelle, seuls les sols sableux faciles à travailler sont cultivés. Les cultures de base constituées par le mil (sou na et sanio), le sorgho et le niébé sont conduites dans un contexte où la jachère favorise l'intégration de l'élevage et des parcs arborés à base de légumineuses (PELLISSIER, 1966). Ces jachères parfois de longue durée, ainsi que l'apport de fumure organique par les troupeaux et le parc arboré à légumineuse entretiennent ainsi la stabilité de l'espace agricole par une régénération constante de la fertilité (CHARREAU et VIDAL, 1965).

L'introduction de l'arachide entraîne un changement notable dans les systèmes agraires caractérisés par une diminution progressive de la pratique de la jachère (ANGE, 1991). Le maintien de la fertilité, par la jachère et la restitution de la matière organique grâce à la stabulation nocturne des troupeaux, reste alors limitée aux champs non loin des villages (DIOUF, 1990; PELLISSIER, 1966).

La forte croissance démographique entre 1960 et la fin des années 80 (GARIN et *al.*, 1990), l'installation de la sécheresse à partir de 1968, l'accroissement des surfaces cultivées en arachide et la généralisation de la mécanisation en traction attelée favorisent l'extension des terres de culture et la disparition presque totale des jachères. Le système de culture se réduit en une succession biennale mil/arachide (DIOUF, 1990). Ce système de culture soumis à des conditions socio-économiques défavorables aboutit à une chute de la fertilité et à l'acidification de ces sols naturellement fragiles (PIERI, 1989). Cette dégradation de la fertilité s'est accentuée surtout à partir de 1984 quand l'état a pratiquement arrêté de subventionner les apports d'engrais. La tendance actuelle vers une politique d'intensification agricole nécessite cependant une redéfinition des facteurs de production et une meilleure connaissance des systèmes de culture en fonction des changements climatiques et socio - économiques.

### **1.3. Production agricole et contraintes environnementales**

#### **1.3.1. Évolution des rendements de mil**

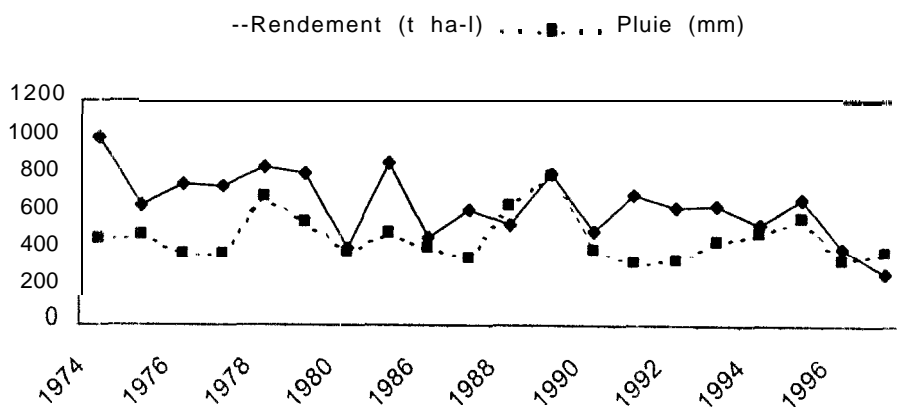
L'évolution des rendements de mil de 1974 à 1997 à Bambey présente une forte variation inter annuelle (figure 3). La recherche d'une corrélation entre le rendement et la pluviométrie fait apparaître que la quantité de pluie n'explique qu'en partie la variabilité des rendements ( $r = 0.4$ ). Cependant, la modélisation du bilan hydrique (FRANQUIN et FOREST, 1977) a permis d'affiner les relations Rendements/Variables climatiques avec la prise en compte d'un indice de déficit hydrique (égal à  $1 - ETR/ETM$ ). Cet indice contribue à l'explication de la variabilité du rendement en tenant compte du taux de satisfaction des besoins en eau des plantes au cours du cycle et notamment pendant certaines phases critiques (FOREST et LIDON, 1982).

A l'échelle nationale, comparativement au sorgho, au maïs et au riz, le mil occupe la première place qu'il s'agisse des superficies cultivées (75%) ou de la production (57%). Cependant, les taux de croissance de la production. et du rendement du mil sont restés négatifs de 1975 à 1994. Cette situation se répercute sur la production totale de céréales par un accroissement de l'écart entre production et demande nationale sans cesse augmentant suite à la croissance démographique (tableau 1). C'est ainsi qu'en 1997/98, sur la base d'une consommation annuelle de 185 kg habitant-1 en céréales entières (norme FAO), les disponibilités internes n'ont couvert que 48% des besoins en céréales de la population soit 873 935 tonnes (DA/DIAPER III, 1998).

Cette variation inter annuelle et cette faiblesse des rendements font **apparaître** la nécessité d'une stabilisation et/ou d'une amélioration de la productivité du mil pour contribuer à la sécurisation alimentaire.

**Tableau 1 : données statistiques sur le mil au Sénégal (source : FAO, 1997)**

Population estimée, 1994	81
Taux estimatif de croissance démographique, 1994-2010 (% an <sup>-1</sup> )	2.8
Part du mil dans les superficies cultivées en céréales, moyenne 92-94 (%)	75
Part du mil dans la production céréalière totale, moyenne 92-94 (%)	57
Consommation de mil par habitant, moyenne 1972-74 (kg an <sup>-1</sup> )	62.3
Consommation de mil par habitant, moyenne 1982-84(kg an <sup>-1</sup> )	55.6
Consommation de mil par habitant, moyenne 1.992-94 (kg an <sup>-1</sup> )	61.6
Taux de croissance des superficies cultivées en mil, 1975-84 (% an <sup>-1</sup> )	0.4
Taux de croissance des superficies cultivées en mil, 1985-94 (% an <sup>-1</sup> )	-1.2
Taux de croissance de la production du mil, 1975-1984 (% an <sup>-1</sup> )	-2.1
Taux de croissance de la production du mil, 1985-1994 (% an <sup>-1</sup> )	-1.8
Taux de croissance du rendement du mil, 1975-1984 (% an <sup>-1</sup> )	-2.5
Taux de croissance du rendement du mil, 1985- 1994 (% an <sup>-1</sup> )	-0.6



**Figure 3 : Évolution de la pluviométrie et des rendements de mil dans le département de Bambey, de 1974 à 1997**

### **1.3.2. Amélioration de la production du mil en zones sèches**

Le contexte édaphoclimatique actuel nécessite la mise en œuvre de stratégies d'amélioration de la production. Les travaux conduits dans ce sens par les différents instituts de recherches de la zone sahélienne (ISRA/CERAAS, ICRISAT, IRD...) ont connu deux orientations complémentaires en fonction des approches disciplinaires : l'optimisation des itinéraires techniques et la création de variétés adaptées à la sécheresse.

#### 1.3.2.1 Optimisation des itinéraires techniques

Les effets des techniques culturales telles que le travail du sol combiné avec les amendements organiques et les fertilisations minérales ont été étudiés par plusieurs auteurs (CHARREAU et NICOU, 1971; CISSE, 1986; GANRY *et al.*, 1974; WEY *et al.*, 1987). Ces pratiques culturales contribuent, entre autres, à l'optimisation de l'utilisation des ressources hydriques limitées dans les zones sèches. C'est ainsi qu'un travail du sol de 10 à 15 cm, en améliorant l'enracinement du mil, la capacité d'extraction de l'eau et des éléments minéraux, augmente significativement les rendements du mil (CHARREAU et NICOU, 1971; CISSE, 1986). GANRY *et al.*, (1974) ont obtenu un rendement de l'ordre de 3 t ha<sup>-1</sup> avec 120 kg ha<sup>-1</sup> d'urée fractionnés en trois apports (semis, démariage et montaison). Sur un sol Dior GANRY *et al.*, (1974) ont aussi constaté un effet positif de l'enfouissement de pailles compostées sur le nombre d'épis et le rendement. CISSE (1986) et CISSE et VACHAUD (1988) ont montré dans une rotation mil/arachide que les effets de l'incorporation de matière organique (10 tonnes de fumier ha<sup>-1</sup>) se manifestent par un accroissement des stocks d'azote, une réduction de l'acidité du sol et une amélioration de l'enracinement. Par conséquent, une meilleure alimentation hydrique et minérale des plantes est observée avec des rendements plus importants. Par contre, les effets de la matière organique sur les caractéristiques de rétention et / ou de transfert hydrique du sol sont fonction, entre autres facteurs? de la texture (taux d'argile, de limon fin et grossier) et de la structure (CISSE, 1986). Selon JAMISON (1958) cité par CISSE (1986), la relation entre la teneur en matière organique et la capacité de rétention n'existe que si le taux d'argile est supérieur à 13%.

L'amélioration et la régulation de la nutrition azotée par l'utilisation de la matière organique pour une productivité agricole durable en zone sèche n'est plus à démontrer. Cette pratique est cependant limitée par la faible disponibilité de la

matière organique (FOREST, 1991). Celle-ci est liée à des facteurs socioéconomiques (utilisation des résidus de récoltes à d'autres fins, intégration de plus en plus limitée de l'élevage, . . . ) d'où la nécessité d'une stratégie globale non pas d'échelle de la parcelle mais à l'échelle du terroir (BADIANE, 1993). Les autres pratiques culturales subissent aussi des contraintes liées au coût des engrais et du matériel agricole ainsi qu'à la disponibilité des semences face à un risque climatique presque imprévisible.

### 1.3.2.2 Création de variétés mieux adaptées à la sécheresse

Cette démarche intègre surtout l'agrophysiologie et la génétique, une fois que le type de sécheresse est caractérisé (BLUM, 1979; KHALFAOUI, 1990). Elle permet de définir un ou plusieurs idéotypes en fonction du type de sécheresse et de recommander des tests de criblages basés sur des caractères adaptatifs utilisables dans des schémas de sélection (JACKSON et *al.*, 1996). Avant de passer on revue les mécanismes adaptatifs développés par le mil, il est nécessaire de dégager un cadre de compréhension des notions de sécheresse et d'adaptation à la sécheresse.

#### 1.3 2.2.1 *La sécheresse (le concept de stress)*

Les processus impliqués dans l'élaboration du rendement d'une culture dépendent des facteurs génétiques (intrinsèques à la plante) et des facteurs environnementaux. Les plantes sont en état de stress ou de contrainte lorsque ces facteurs environnementaux changeant en quantité et / ou en qualité deviennent potentiellement défavorables aux plantes (LEVITT, 1980). En d'autres termes, peut être considérée comme contrainte, toute condition environnementale ou combinaison de conditions empêchant la plante de réaliser l'expression de son potentiel génétique pour une bonne croissance, un bon développement et une bonne production (JONES et QUALSET, 1984). Les contraintes environnementales subies par la plante associent parfois plusieurs types de stress. La sécheresse, en l'occurrence, recouvre souvent à la fois des stress thermique et hydrique, ce dernier pouvant induire par ailleurs des stress ioniques. Par conséquent, les effets des stress sont intégrés à différents niveaux de la plante. C'est ainsi qu'il existe des interrelations entre les mécanismes qui régissent les réponses au déficit hydrique, aux manques d'azote et d'hydrates de carbone (BAKER et ACOCK, 1986). Toutefois, en fonction de leur intensité, de leur fréquence et de leur mode d'installation, Les déficits hydriques liés au régime des pluies peuvent se manifester de diverses façons. Différents types de sécheresse sont de ce fait rencontrés.



La caractérisation et la quantification du déficit hydrique prennent en compte les termes du bilan hydrique (pluie, ETP, ETM, ETR, stock d'eau du sol...) entre le sol, la plante et l'atmosphère. L'indice de sécheresse,  $(ETM - ETR)/ETM$ , est souvent utilisé (FOREST et LIDON, 1982; FRANQUIN et FOREST, 1977) pour caractériser l'intensité du déficit hydrique subi par une culture tout au long de son cycle.

Une autre approche repose sur la quantification des effets finaux du déficit hydrique sur la croissance et le rendement de la culture. Elle consiste à mesurer ces paramètres en prenant comme référence une situation favorable, non limitante en eau. La perte relative de rendement (PRR) peut être ainsi déterminée par :

$PRR = (\text{Rendement témoin} - \text{Rendement stressé}) / \text{Rendement témoin}$  (ROBELIN, 1983).

La sensibilité relative à la sécheresse dépend des mécanismes développés par les plantes pour minimiser les effets du déficit hydrique. L'intégration de l'expression de ces mécanismes dans l'élaboration du rendement est très complexe et reste liée non seulement aux caractéristiques des situations climatiques mais aussi édaphiques.

#### 1.3.2.2.2 *Mécanismes d'adaptation à la sécheresse*

TURNER (1979) définit l'adaptation à la sécheresse comme la capacité de la plante à croître et donner des rendements satisfaisants dans les zones sujettes à des déficits hydriques périodiques. La sécheresse devient ainsi un phénomène d'occurrence générale relative à une culture donnée et le degré d'adaptation peut être évalué par la diminution relative de productivité par rapport aux conditions hydriques non limitantes. Cette adaptation est sous-tendue par des mécanismes morphologiques et physiologiques classés en trois grands types (LEVITT, 1980; TURNER, 1979; TURNER, 1986a) :

- l'esquive qui traduit la capacité de la plante à terminer son cycle avant la manifestation d'un déficit hydrique du sol grâce à une grande plasticité du développement;
- l'évitement qui permet le maintien d'un niveau élevé d'hydratation des tissus de la plante, essentiellement par une réduction des pertes en eau (transpiration) ou un maintien de l'absorption d'eau (adaptation du système racinaire) ;
- la tolérance qui correspond, quant à elle, à la capacité de la plante à supporter un niveau faible d'hydratation de ses tissus. Elle regroupe les mécanismes

permettant le maintien de l'intégrité des structures et des fonctions métaboliques malgré l'état de déshydratation. Il s'agit du maintien de la turgescence (ajustement osmotique, augmentation de l'élasticité cellulaire) et de la tolérance protoplasmique (intégrité membranaire et enzymatique).

Toute modification morphologique résulte du changement du fonctionnement des cellules et donc de la physiologie de la plante notamment au niveau enzymatique. De même, toute modification de la structure entraînera un changement des fonctions physiologiques qui lui sont liées (DUTUIT *et al.*, 1994). Cette rétroactivité traduit ainsi la complexité des réponses adaptatives développées par un végétal, complexité d'autant plus importante que les contraintes associées seront variées

#### *1.3.2.2.3 Résistance du mil à la sécheresse*

Dans le bassin arazhidier, la majorité des mils cultivés sont de type précoce, avec un cycle semis - récolte de 80 à 90 jours assez bien calé sur la durée moyenne utile de la saison des pluies (CLEMENT, 1985). Cependant, le mil peut subir des périodes sèches pouvant intervenir au cours de son cycle. Plusieurs caractères morphologiques et physiologiques de résistance à la sécheresse sont identifiés et ont fait l'objet d'une revue par WINKEL et DO (1992) et DO, (1994).

#### *Plasticité du développement végétatif*

Le tallage important du mil peut servir de tampon face aux fluctuations du milieu (SIBAND, 1983). La précocité du tallage, qui conditionne en partie le nombre de talles émises ultérieurement, semble sous contrôle génétique (PEARSON, 1975). Le développement asynchrone de ces talles (LAMBERT, 1983a) et les possibilités d'étalement de leur floraison (SIBAND, 1981) peuvent compenser relativement la perte de production lorsque les brins - maîtres et les premières talles sont affectés par un épisode de sécheresse. Cette plasticité du développement végétatif limite le risque lié au caractère déterminé du développement de chaque tige (JORDAN, 1983). Il est important de noter que cette compensation ne devient effective que si le retour de la disponibilité en eau permet l'accomplissement du développement reproductif des talles.

#### *Régulation stomatique*

La fermeture partielle ou totale des stomates résulte soit d'une sensibilité directe à la sécheresse de l'air dans le cas d'une forte demande évaporative, soit d'une réponse directe à l'acide abscissique émis par les racines en condition de déficit

hydrique du sol (TARDIEU, 1995). Ces deux mécanismes agissent avant que le potentiel hydrique ne soit sévèrement diminué

Les travaux de HENSON (1981a) et HENSON (1981b) sur le mil montrent, dans des conditions de déficit hydrique sévère en milieu de cycle, une accumulation d'acide abscissique dans les feuilles supérieures durant leur fermeture stomatique. Ensuite l'émergence de la panicule stimule l'exportation d'acide abscissique de la feuille drapeau, favorisant une remontée durant plusieurs jours de la conductance stomatique malgré un potentiel inférieur au seuil de turgescence nulle (- 1.6 MPa). Cette exportation d'acide abscissique s'achève à la fécondation et l'élaboration des grains (HENSON et MAHALAKSHMI, 1985).

SQUIRE (1979) en étudiant le fonctionnement stomatique au champ montre que la conductance stomatique, tout en répondant à l'éclairement, s'avère insensible à de larges variations du déficit de saturation de l'air (1 à 3 KPa). Par contre une forte sensibilité a été observée en conditions contrôlées (serre).

SQUIRE et al., (1984), en quantifiant la contribution relative de la surface foliaire et de la conductance stomatique dans la réduction de la transpiration, concluent que la fermeture stomatique est un mécanisme d'économie de l'eau plus important que la réduction de la surface foliaire. Tandis que WALLACE et al., (1993) et WALLACE et al., (1990) notent, malgré une fluctuation de l'humidité du sol et surtout des variations de la surface foliaire, que la conductance stomatique des feuilles reste dans une gamme élevée et relativement étroite de 1 à 0.6 cm s<sup>-1</sup>. Compte tenu de ces résultats, ils suggèrent que le mil ne tend pas à conserver l'eau du sol par limitation de la transpiration stomatique mais évite un déficit inéluctable par une réduction de la surface foliaire par sénescence ou par mortalité des talles.

### *Croissance et fonctionnement du système racinaire*

L'utilisation de la réserve en eau du sol est étroitement liée à la morphologie (profondeur et densité) et à l'activité du système racinaire (GREGORY, 1989; LUDLOW et MUCHOW, 1988). Un effet génotypique sur la profondeur et la forme de l'enracinement a été démontré sur le mil (BATCHO et al., 1990). Cependant, ce mécanisme adaptatif, en fin de cycle, semble présenter un coût en terme de rendement au moment où les grains sont en plein remplissage. Ces mêmes auteurs, en comparant deux cultivars, ont observé que la perte de poids des talles était plus importante chez le cultivar qui avait le plus étendu son système racinaire en profondeur. Au niveau anatomique le mil présenterait certaines particularités comme un exoderme bien développé et des cellules sclérenchymateuses encerclant

le faisceau vasculaire, qui limiteraient la perte de contact avec les agrégats du sol en phase de dessèchement (RATNASWAMI (1960) in DO, (1994)).

### *Ajustement osmotique*

L'existence de ce mécanisme chez le mil a été montrée en conditions contrôlées et au champ avec des valeurs de 0.1 à 0.5 MPa (HENSON, 1982b; HENSON *et al.*, 1983a). HENSON *et al.*, (1982a) constatent que l'intensité de l'ajustement osmotique est plus forte sur les feuilles en croissance que sur celles ayant achevé leur croissance. Toutefois, l'ajustement osmotique s'avère insuffisant pour maintenir la turgescence des plantes stressées (HENSON *et al.*, 1983a). La turgescence s'annule une fois que le potentiel hydrique descend en dessous de -1.5 MPa. Le degré d'ajustement osmotique du mil est faible comparé à celui d'autres céréales (0.4 à 0.9 MPa chez le sorgho, jusqu'à 1.5 MPa chez le blé) et son rôle quantitatif dans la réponse du mil à une sécheresse semble insignifiant (HENSON 1982b; HENSON *et al.*, 1982a; LAFFRAY *et al.*, 1986).

### *Seuil d'état hydrique létal*

Le degré de tolérance des plantes à la déshydratation peut être estimé par le seuil d'état hydrique foliaire en dessous duquel leurs feuilles meurent. (LUDLOW et MUCHOW, 1988) ou la dernière feuille meurt suite à un dessèchement lent et continu (LUDLOW, 1989). Ce dernier auteur classe le mil (avec un potentiel hydrique létal de -3 MPa ou un contenu relatif de 50%) au même titre que le sorgho (-3.5 MPa et 45%) parmi les espèces ayant des tissus foliaires sensibles par opposition aux graminées C4 fourragères tropicales (-13 MPa et 25%). BALASUBRAMANIA et MAHESWARI (1989) précisent que la photosynthèse nette du mil cesserait aux environs de -2 MPa.

### *Résistance protoplasmique*

Au niveau cellulaire la tolérance à la déshydratation est reliée au maintien de l'intégrité des membranes et des activités enzymatiques (VIERA DA SILVA, 1970). Une perte de l'activité de la PEPCase est mise en évidence chez des mils et des sorghos soumis à un déficit hydrique au laboratoire (CANALE *et al.*, 1991; LOUGUET *et al.*, 1992). DASSA-GIRARD (1987) observe que la résistance protoplasmique et la stabilité du système enzymatique de différents cultivars de mil sont corrélées positivement à l'aridité de leur région d'origine et semblent s'opposer aux caractères d'évitement de la déshydratation. Le mil semble présenter une « stratégie » (GRIME, 1989) d'évitement associée à une sensibilité à la déshydratation (DO, 1994).

Le développement de la déshydratation s'accompagne généralement d'une élévation de température. La tolérance aux températures élevées constitue ainsi un aspect important de l'adaptation des plantes aux conditions sahéliennes de sécheresse. Le mil présente un optimum de température élevé (35°C) et une tolérance significative au delà de cette valeur c'est à dire jusqu'à 40°C (BIDINGER et *al.*, 1982). Une photosynthèse maximale est obtenue en laboratoire pour des température de 35 à 40°C, avec une valeur de l'ordre de 75% du maximum pour une température de 45°C (McPHERSON et SLATYER, 1973).

#### *Remobilisation des assimilats vers les grains*

JACQUINOT (1970), en utilisant le marquage au <sup>14</sup>C sur du mil cultivé en pot en absence de déficit hydrique observe que le remplissage des grains est assuré essentiellement par les substances carbonées produites après la floraison. L'ensemble des feuilles participe à ce remplissage mais plus de 85% des assimilats sont fournis par les feuilles du tiers supérieur de chaque tige contrairement à certaines céréales améliorées comme le blé et le riz dont l'essentiel des assimilats est fourni par la feuille supérieure (LUPTON, 1966).

BIELER (1992), en suivant l'évolution de la matière sèche de trois variétés de mil en condition de déficit hydrique en fin de cycle, a mis en évidence que la matière sèche pré-florale pouvait contribuer de 15 à 50 % au poids d'épis final suivant le génotype. Même lorsque la sécheresse provoque un arrêt de la croissance de la plante entière, le développement des épis se poursuit corrélativement à une diminution du poids de matière sèche des tiges (AZAM-ALI et *al.*, 1984). Le rendement du mil présente ainsi une stabilité plus forte que celui du maïs ou du sorgho mais à un niveau de rendement plus faible (MUCHOW, 1989).

Même si la variabilité génotypique de cette réponse à la sécheresse est démontrée notamment chez le blé (BLUM et *al.*, 1983) son importance relative dépend également des conditions de culture.

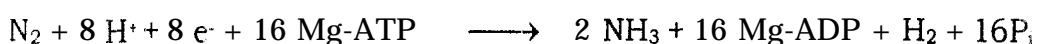
#### **1.4. Voies métaboliques de l'assimilation de l'azote**

L'azote du sol provient directement ou indirectement de la fixation biologique et non biologique de l'azote gazeux N<sub>2</sub> qui constitue 79% de l'atmosphère terrestre. La plupart de l'azote dans le sol est sous forme organique dont l'assimilation directe, par les végétaux supérieurs, est négligeable (DEMOLON, 1968). Pour que l'azote de la matière organique devienne disponible, les composés, organiques doivent être minéralisés par les microorganismes du sol. Cette minéralisation se fait en deux étapes successives, l'ammonification et la nitrification, qui aboutissent

respectivement à la formation de l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) et du nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ). Dans les sols cultivés, le nitrate est souvent la forme prédominante de l'azote minéral. L'ammonium ne devient une source importante que dans le cas où les conditions edaphiques (anoxie, pH acide...) sont défavorables à la nitrification (MENGEL et KIRKBY, 1982; RICE et PANCHOLY, 1972). Dans certaines conditions, des pertes d'azote par lessivage, dénitrification et volatilisation peuvent diminuer l'azote fixé au niveau des sols.

#### **1.4.1. Fixation biologique de l'azote atmosphérique**

Seules quelques plantes supérieures sont capables de fixer l'azote atmosphérique. Cette capacité résulte de la symbiose de ces plantes avec des microorganismes fixateurs d'azote. Parmi ces plantes supérieures les légumineuses comme l'arachide: sont les plus importantes du point de vue agronomique. Cette symbiose se caractérise par la présence, sur les racines de ces plantes, de nodosités qui assurent la réduction de l'azote moléculaire grâce à la nitrogénase. La réaction globale de cette réduction de l'azote  $\text{N}_2$  en ammonium est la suivante :



Des échanges de matériaux carbonés et azotés s'établissent entre les deux partenaires par la nodosité. Ainsi, l'énergie nécessaire à la formation et au fonctionnement des nodosités est fournie par la plante – hôte sous forme d'hydrates de carbone. Les composés azotés issus de la fixation sont soit stockés dans leurs sites de synthèse (racines ou nodosités) soit transportés vers les autres parties de la plante (feuilles et organes reproducteurs) essentiellement sous forme d'amides ou d'uréides (SPRENT, 1980). L'efficacité de cette symbiose dépend des deux partenaires et des facteurs du milieu (température, aération, état hydrique, oligoéléments.. ).

#### **1.4.2. Absorption du nitrate et de l'ammonium**

Le nitrate et l'ammonium sont les formes de l'azote essentiellement absorbées et assimilées par les plantes. Même si les plantes préfèrent le nitrate (MENGEL et KIRKBY, 1982), l'absorption relative de l'une ou de l'autre forme dépend de l'espèce végétale et de certaines conditions du milieu comme la température, le pH et l'anoxie.

L'entrée du nitrate dans la racine constitue la phase critique et dépend généralement de sa concentration dans le milieu (DODDEMA et TELKAMP, 1979;

HUFFAKER et RAINS, 1978; RAO et RAINS, 1976). Les nitrates sont absorbés contre un gradient de potentiel électrochimique consommateur d'énergie grâce à des transporteurs de nature protéique (JACKSON et *al.*, 1973) localisés sur le plasmalemma des cellules de la racine et constitutifs ou inductibles par les nitrates de réserve (GLASS et *al.*, 1990; RAO et RAINS, 1976). Cette absorption active est stimulée par la température, la lumière, la composition cationique du milieu en particulier en  $K^+$  et est inhibée par l'ion  $NH_4^+$ . En échange, la cellule expulse  $OH^-$  ou absorbe  $H^+$  ou  $K^+$  (GRIGNON et TOURAINE, 1981).

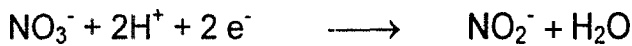
L'ion nitrate peut être stocké dans les vacuoles et contribue ainsi au maintien de la pression osmotique et de la pression de turgescence du tissu (GRIGNON et TOURAINE, 1981; SMIRNOFF et STEWART, 1985). Cette accumulation serait régulée par les membranes plasmique et tonoplastique (LAVAL-MARTIN et MAZLIAK, 1995). Il peut aussi être réduit en acide aminé lorsque le pouvoir réducteur, les enzymes et les squelettes carbonés sont présents. Le passage du nitrate dans le xylème pour son transport vers les parties aériennes dépend de la composition ionique de la racine et en particulier de la présence du potassium comme ion d'accompagnement (TOURAINE et GRIGNON, 1982a). Ce passage également lié à l'absorption du nitrate est indépendant de la quantité de nitrate accumulé (MACKOWN et *al.*, 1981). Une fois dans les parties aériennes le nitrate peut être soit accumulé surtout dans les tissus métaboliquement peu actifs soit directement réduit (ROBIN, 1983). Les feuilles constituent le site majeur d'assimilation des nitrates chez la plupart des plantes (BEEVERS et HAGEMAN, 1969; PATE, 1973). Les racines constituent un autre site, où l'accumulation et la réduction des nitrates sont favorisées pas le calcium (DAVIDIAN et SALSAC, 1979).

L'ion ammonium est absorbé de façon passive à travers le plasmalemma grâce à l'existence d'une différence de potentiel transmembranaire. D'après LAVAL-MARTIN et MAZLIAK (1995), il existerait aussi un transport actif. Si la nutrition purement ammoniacale représente une économie d'énergie par rapport à la réduction du nitrate (SALSAC et *al.*, 1987), elle a pour effet de réduire plus ou moins la croissance (CHAILLOU et *al.*, 1986; MEHRER et MOHR, 1989) en immobilisant comme osmoticum les acides aminés et les sucres nécessaires au métabolisme général de la plante. En effet, en absence de nitrate, la nutrition ammoniacale provoque une perturbation du pH cellulaire et du bilan cation - anion (SALSAC et *al.*, 1987) en inhibant l'absorption des cations ( $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ...).

### 1.4.3. Assimilation des nitrates

L'assimilation des nitrates constitue la principale voie d'incorporation de l'azote dans les composés organiques (HEWITT *et al.*, 1976). Avant cette incorporation, le nitrate doit être réduit en ammonium. Deux systèmes enzymatiques réducteurs agissant successivement participent à cette étape (BEEVERS, 1976; BEEVERS *et. HAGEMAN*, 1983) :

- la nitrate réductase (NR) qui catalyse dans le cytosol la réaction :

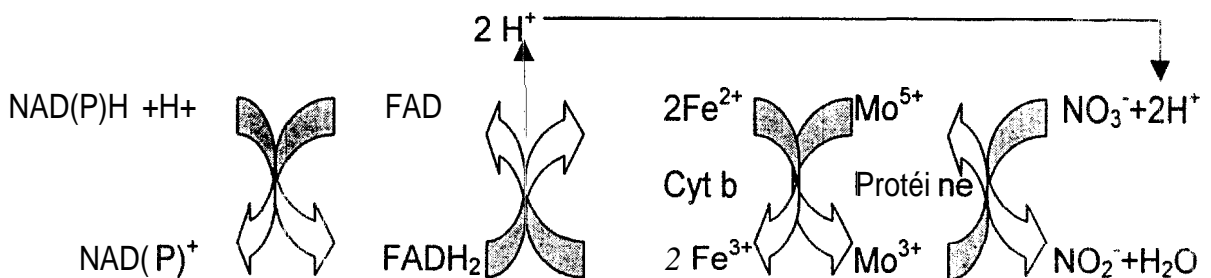


- et la nitrite réductase (NiR), catalysant dans le chloroplaste la réaction



#### 1.4.3.1 Réduction des nitrates

Chez les plantes supérieures la réduction du  $\text{NO}_3^-$  en  $\text{NO}_2^-$  par la NR (EC 1.6.6.1-J) nécessite un pouvoir réducteur. Deux formes codées par des gènes différents selon la nature du pouvoir réducteur (CAMPBELL, 1976; STREIT *et al.*, 1987) existent dans les cellules non chlorophylliennes (NR-NADH dépendante (EC 1.6.6.1)) et chlorophylliennes (NE-NADPH ou NADH dépendante (EC 1.6.6.2)). Ces enzymes sont formées d'un complexe asymétrique constitué de deux chaînes polypeptidiques identiques de 110 - 120 kDa (REDINBAUGH *et CAMPBELL*, 1985), organisées en trois domaines successifs (CRAWFORD *et al.*, 1988). Le premier domaine est une flavoprotéine à FA19 fonctionnant en NAD(P)H - cytochrome c déshydrogénase ; les deux autres domaines associés, renferment respectivement le cytochrome  $b_{557}$  et une protéine à métalloporphyrine contenant du molybdène. Les réactions d'oxydoréduction intervenant dans ce complexe peuvent être résumées comme suit (LAVAL-MARTIN *et MAZLIAK*, 1995) :



La synthèse de la NR est induite par son substrat, le nitrate (BEEVERS *et HAGEMAN*, 1983; HEWITT *et al.*, 1976) et dont le flux entrant dans l'organe régule la quantité de l'enzyme active (SHANER *et BOYER*, 1976). Le nitrate intervient au niveau de la régulation de la transcription des gènes codant pour la NR (VINCENTZ



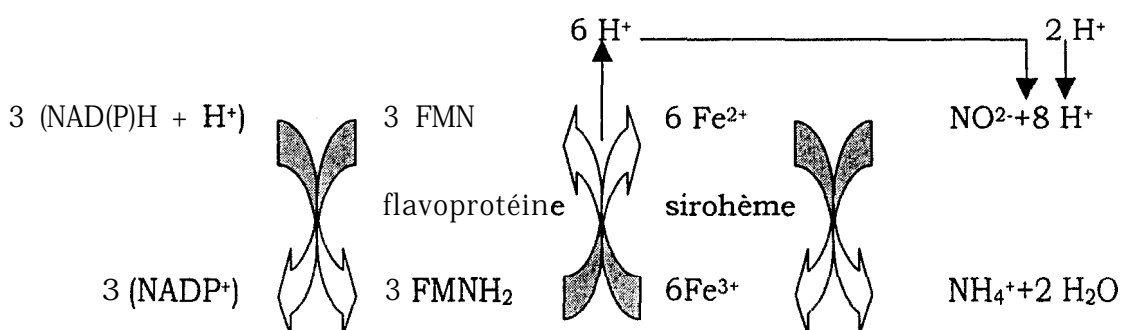
et *al.*, 1993), provoquant l'augmentation de la **quantité d'ARNm** et la synthèse de la protéine dans les racines et dans les feuilles (HOFF et *al.*, 1994). L'ANR est réprimée par la glutamine et l'asparagine qui agiraient au niveau transcriptionnel plutôt que sur l'absorption du nitrate (SIVASANKAR *et al.*, 1997). **L'induction** par le nitrate est renforcée par la lumière (BEEVERS et HAGEMAN, 1972) qui, en accroissant les polyribosomes, stimule la synthèse protéique (SOMERS *et al.*, 1983) et celle du cofacteur cytochrome  $b_{557}$  (NASRULLHAQ-BOYCE et JOHNS, 1977). En augmentant les perméabilités membranaires par l'intermédiaire du phytochrome (JONES et SHEARD, 1975), la lumière rendrait le nitrate **vacuolaire** plus disponible pour l'induction (ASLAM *et al.*, 1976). La **lumière** pourrait, par l'intermédiaire des chloroplastes, activer **l'enzyme** qui serait présente **sous** forme réduite inactive (MALDONADO *et al.*, 1980).

Les variations de l'activité observées au cours d'une culture en fonction des conditions d'éclairement, de température, d'alimentation en eau et en azote (BOYAT et ROBIN, 1977) sont liées au taux de dégradation de l'enzyme par des protéases (SCHRADER *et al.*, 1974; SCHRADER *et al.*, 1972) et au taux de synthèse. Par ailleurs, des mécanismes d'activation - inactivation (BEEVERS et HAGEMAN, 1980; GUERRERO *et al.*, 1981) pourraient intervenir pour réguler *in-situ* l'ANR.

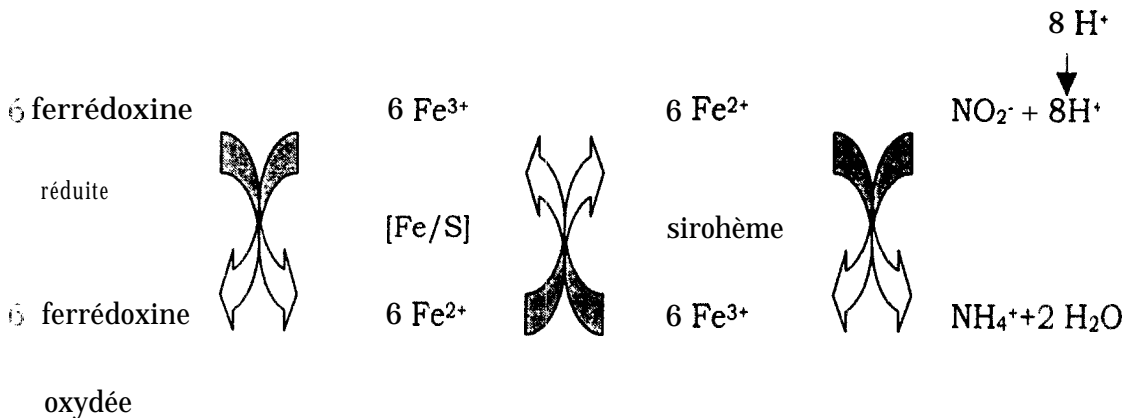
### 1.4.3.2 Réduction des nitrites

Pour éviter son accumulation à des niveaux toxiques **dans** le cytosol, le nitrite est rapidement transféré dans les chloroplastes (feuilles) et les proplastes (racines). L'absorption du  $\text{NO}_2^-$  par les chloroplastes est contrôlée par la disponibilité en hydrates de carbone et plus spécifiquement en **trioses**. Chaque plaste possède sa propre nitrite réductase : la ferrédoxine - nitrite **réductase** pour les chloroplastes (EC 1.7.7.1) et la NAD(P)H - nitrite réductase pour les proplastes (EC 1.6.6.4). Les deux enzymes catalysent la réduction du nitrite en ammonium selon la réaction globale :

Cellules non chlorophylliennes



## Chloroplastes

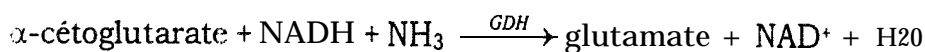


La nitrite réductase est un complexe de 60 kDa (WILKERSON et al., 1983) constitué d'un centre fer - soufre et un groupe héminique spécial renfermant trois atomes de fer et deux atomes de soufre (le sirohème). Comme la NR, l'activité de la NiR est induite par le nitrate et la lumière alors qu'elle est réprimée par la glutamine et l'asparagine.

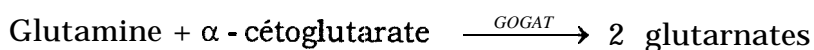
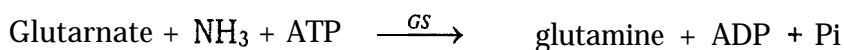
### 1.4.3.3 Incorporation de l'ammonium

L'ammonium provenant directement du milieu, de la réduction du nitrate, de la photorespiration ou de la fixation de l'azote atmosphérique peut être intégré dans la synthèse de la glutamine ou du glutamate par deux voies :

- la première voie est catalysée par la glutamate déshydrogénase (GDH, EC 1.4.1.2), essentiellement mitochondriale :



- la deuxième voie fait intervenir successivement la glutamine synthétase (GS, EC 6.3.1.2) et la glutamate synthase (GOGAT) :



C'est la deuxième voie qui est prépondérante et assure l'essentiel de l'assimilation du NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (GOODWIN et MERCER, 1983; OAKS et HIREL, 1985) mais aussi sa réassimilation (MIFLIN et LEA, 1980). La première intervient lorsque les concentrations en NH<sub>4</sub><sup>+</sup> sont élevées et surtout dans la réassimilation de l'ammonium dans le cas d'une photorespiration intense.

La GS, enzyme de 380 kDa formée de 8 sous-unités, est présente dans tous les organes (graines, feuilles, racines, nodosités et fruits) et dans les chloroplastes et le cytoplasme (HIREL et al., 1983; McNALLY et HIREL, 1983; O'NEAL et JOY, 1973; WALLSGROVE *et al.*, 1980). Cette distribution permet notamment d'assurer l'assimilation ammoniacale sous diverses conditions physiologiques (McNALLY *et al.*, 1983). En utilisant les techniques chromatographiques et électrophorétiques combinées avec des études de localisation subcellulaire, la présence de deux isoformes foliaires différentes a été mise en évidence sur un grand nombre de plantes (McNALLY *et al.*, 1983). Une isoforme appelée OS 1, est localisée dans le cytosol et l'autre isoforme GS2 se trouve dans les chloroplastes. La GS est formée d'une protéine octamérique avec des poids moléculaires des formes isoenzymatiques très voisins et variant entre 330 et 370 (McNALLY et HIREL, 1983). Les deux isoformes se distinguent également par leur pH optimal, leur stabilité thermique et leur affinité pour le glutamate, l'ammonium et l'ATP (HIREL et GADAL, 1980). La GS 1 a généralement un optimum de pH plus bas que celui de la GS2, c'est à dire entre 7.2-7.5 et 7.6-7.8 respectivement. La distribution des isoformes varie en fonction des plantes. McNALLY *et al.*, (1983) ont identifié ainsi quatre groupes : (1) les plantes parasites avec seulement une activité cytoplasmique (*Orobanche sp.*), (2) les plantes ayant uniquement une activité chloroplastique (ex. *Lycopersicon esculentum*, *Nicotiana tabacum*), (3) les plantes exprimant une activité cytoplasmique inférieure ou égale à 30% (*Triticum aestivum*, *Phaseolus vulgaris*, *Oryza sativa*), (4) les plantes possédant une activité cytoplasmique et chloroplastique élevée (ex. *Pennisetum americanum* [50% - 50%], *Sorghum vulgare*, *Zea mays*).

L'étude du site actif de la glutamine synthétase de feuilles de pois (EVSTIGNEEVA *et al.*, 1985) indique que le glutamate se fixe sur les cycles imidazole de deux histidines, l'ammonium sur les groupes SH d'une cystéine, la fixation de l'ATP se faisant sur une troisième histidine et par l'intermédiaire de  $Mg^{2+}$  sur une deuxième cystéine. Les nucléotides, ADP et AMP, joueraient un rôle dans le contrôle de l'enzyme en agissant comme des inhibiteurs compétitifs vis-à-vis de l'ATP (O'NEAL et JOY, 1973; STEWART et RHODES, 1977). Par ailleurs, l'enzyme pourrait être contrôlée par la glutamine (RATAJCZAK *et al.*, 1981; RHODES *et al.*, 1976). De même, une augmentation de l'activité GS2 a été notée après addition de nitrate, mais non d'ammonium, dans les racines de pois (VEZINA et LANGLOIS, 1989). La régulation de la GS par le nitrate ou l'ammonium est difficile à généraliser car elle est très variable d'une plante à une autre. Chez plusieurs plantes, les C3 en

particulier, la lumière stimule l'apparition des isoformes de la GS2 par rapport à la GS1 (McNALLY et HIREL, 1983), ce qui est en accord avec le rôle de la GS2 dans la réassimilation de l'ammonium libéré au cours de la photorespiration (KEYS *et al.*, 1978).

Une fois contenu dans le glutamate, l'azote peut être ultérieurement incorporé dans les autres acides aminés à travers des réactions de transamination catalysées par des aminotransférases cytoplasmiques et chloroplastiques (BEEVERS, 1976).

### **X.5. Alimentation. hydrique et nutrition azotée**

Dans la chaîne de réactions enzymatiques intervenant dans l'assimilation du nitrate, la NR est considérée par BEEVERS et HAGEMAN (1969) comme l'enzyme limitante parce que : (1) c'est l'enzyme qui intervient en premier dans la voie métabolique ; (2) son activité est inférieure à l'activité de la nitrite réductase, de la glutamine synthétase et de la glutamate synthase ; (3) son affinité vis-à-vis de son substrat est la plus faible ( $K_m \text{ NO}_3^-$  est environ de 0.2 mM) ; (4) enfin elle est inducible par le nitrate et possède une demi-vie relativement brève. De nombreux auteurs en se basant sur ce concept ont tenté de corrélérer chez les céréales, notamment le blé, la production de matière sèche et d'azote protéique, le rendement en grain et l'activité de la NR (BOYAT et ROBIN, 1977; BRUNETTI et HAGEMAN, 1976; CROY et HAGEMAN, 1970; DALLING *et al.*, 1975; DECKARD et BUSCH, 1978; JOHNSON *et al.*, 1976; NAIK *et al.*, 1982). Leurs résultats sont souvent contradictoires mais ils font apparaître que, si pour un génotype donné, il existe bien une relation entre l'activité de la NR, la fertilisation azotée et la production de protéines. Par contre en comparant des génotypes, il n'existe pas de relation entre l'activité de la NR et cette production de protéines,

Des travaux plus récents ont montré que l'activité de la NR n'est pas toujours reliée au rendement (HAGEMAN et LAMBERT, 1988) mais que la mesure de l'activité NR présente un intérêt dans les études de la tolérance à la sécheresse (GOLBERG *et al.*, 1995; JONAS *et al.*, 1990; JONAS *et al.*, 1992). En effet, l'ANR est très sensible au déficit hydrique mais elle récupère rapidement (en 24 heures) lorsque l'eau redevient disponible (HUFFAKER *et al.*, 1970; JONAS *et al.*, 1990; JONAS *et al.*, 1992; MORILLA *et al.*, 1973; SHANER et BOYER, 1976). Par contre ses enzymes associées dans la chaîne métabolique (nitrite réductase et glutamine synthétase) subissent une réduction d'activité nettement moindre en condition de déficit hydrique (SINHA et NICHOLAS, 1981). HUFFAKER *et al.*, (1970) ont montré chez l'orge que l'ANR diminue plus rapidement que celle de la nitrite réductase, de la

phosphoénolpyruvate carboxylase et de la ribulose- 1,5-bisphosphate carboxylase. Une réduction rapide de l'ANR permettrait une économie d'énergie qui pourrait être avantageuse en conditions de déficit hydrique (SINHA et NICHOLAS, 1981). La signification physiologique de l'inhibition de l'ANR est interprétée également comme une réduction des besoins en protéines si l'on considère que la division et l'expansion cellulaire dont dépend la croissance sont les premiers processus à subir l'impact du déficit hydrique (HUFFAKER et *al.*, 1970).

L'étude de l'interaction eau x azote apparaît ainsi importante pour la compréhension de la productivité agricole en condition de sécheresse (SINHA et NICHOLAS, 1981). La croissance et la production végétale sont les résultats de plusieurs réactions biochimiques dont la limitation aboutit à des baisses de rendement. C'est le cas des voies métaboliques de réduction du nitrate et du carbone qui sont fortement interdépendantes.

Les effets de la disponibilité de l'eau et de l'azote sur le rendement ont été relativement étudiés sur les céréales comme le blé, le maïs, le sorgho et le mil à travers les paramètres d'élaboration du rendement. et la production (AFFHOLDER, 1995; AFFHOLDER, 1997; CAMPBELL et *al.*, 1990; GEHL et *al.*, 1990; GOODING et *al.*, 1997; LATIRI-SOUKI et *al.*, 1992; LEMAIRE et *al.*, 1996; VAN DUIVENBOODEN et CISSE, 1989). Au Sénégal, des études ont montré que l'application de fumier augmente la transpiration donc les besoins en eau du mil lorsque l'eau n'est pas limitante. Cela s'accompagne d'une limitation de la profondeur d'enracinement sans accroissement substantiel de l'eau disponible du sol (AFFHOLDER, 1994; AFFHOLDER, 1995; CISSE, 1986; CISSE et VACHAUD, 1987; CISSE et VACHAUD, 1988; RIVIERE, 1993). Cette situation accentue l'effet d'un déficit hydrique post-floral et par conséquent annule l'effet positif du fumier sur la croissance et la production initiales (AFFHOLDER, 1995). De même, une nutrition azotée favorable se traduit, en début de cycle, par une plus grande résistance à la sécheresse et, en fin de cycle, par une sensibilité accrue au déficit hydrique (DIOUF, 1990). Par ailleurs, l'utilisation d'un modèle empirique de prévision agricole (SARRA-mil) démontre qu'il y a plus de risque dans l'intensification des cultures au nord (zone plus sèche) qu'au sud (zone plus humide) du bassin arachidier (AFFHOLDER, 1997). Par contre, pour PAYNE (1997), ce risque n'existe pas et que l'application d'une fertilisation azotée modérée (40 kg ha<sup>-1</sup>) provoque même un accroissement substantiel des rendements en permettant de tripler l'efficacité d'utilisation de l'eau considérée trop faible chez le mil.

Ces études étant basées sur la réponse à la fertilité en fonction des années sèches et humides en utilisant des données de bilan hydrique, les contradictions notées entre ces résultats résideraient dans les différences de conditions de déficit hydrique et de niveaux de fertilité considérés. La relation entre la teneur en matière organique et la capacité de rétention n'existe que si le taux d'argile est supérieur à 13% (JAMISON, 1958 cité par CISSE, 1986), ce qui est loin d'être le cas des sols dior du bassin arachidier.

Afin de mieux préciser cette approche, VAN DUIVENBOODEN et CISSE (1989), à la suite de leurs travaux sur l'interaction entre la disponibilité en eau et en éléments nutritifs du sol, recommandent d'approfondir les connaissances de cette interaction dans des conditions d'alimentation hydrique et azotée plus différenciées.

---

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

---

### 2.1. Introduction

Les travaux exposés dans ce mémoire ont été réalisés au Sénégal en 1997, 1998 et 1999 sur la station expérimentale du CNRA de Bambey situé à 14.42°N et 16.28°W.

Les expérimentations ont été conduites sur deux périodes de l'année :

- en hivernage ou saison des pluies (de juillet à octobre) : période caractérisée par des pluies généralement faibles et inégalement réparties, durant laquelle des poches de sécheresse peuvent apparaître **surtout** en début et en fin de cycle des cultures (COCHEME et FRANQUIN, 1968; DANCETTE, 1979; SIVAKUMAR, 1991);
- en contre-saison chaude (de mars à juin) : période sans pluie et caractérisée par une demande évaporative plus importante. Si les conditions de température et de rayonnement global restent satisfaisantes, il est cependant indispensable d'irriguer les cultures durant cette période. L'irrigation permet de contrôler la période d'application (phase phénologique), la durée ainsi que l'intensité du stress.

Quatre expérimentations ont été réalisées : deux en hivernage (1997 et 1998) et deux en contre-saison chaude (1998 et 1999). Ces expérimentations ont été conduites sur deux bandes séparées de 12 m : une pour les essais en hivernage et l'autre pour les essais en contre-saison chaude. Chaque bande a été divisée en deux, une pour la culture du mil et l'autre pour celle de l'arachide. D'une saison à une autre, une rotation entre le mil et l'arachide a été effectuée dans chaque bande. Le même dispositif expérimental a été adopté dans chaque bande et sera décrit plus loin. L'ensemble des traitements (eau et azote) et des mesures ont été effectués essentiellement sur le mil, considéré dans notre travail comme la culture test.

### 2.2. Conditions de culture : sol et climat

#### 2.2.1. Données climatiques

Les données climatiques ont été recueillies sur une station météorologique située dans le même site expérimental (à environ 200 m des essais). Ces données journalières concernent les températures maxima et minima, la vitesse du vent, l'humidité relative maximale et minimale, la durée d'insolation, la pluviométrie et l'évaporation (bac normalisé de classe A).

Le rayonnement global a été calculé à partir de la relation de BLACK (VAKSMANN *et al.*, 1992) :

$R_g = I_{ga} * [a + b * (h/H)]$ , avec ;

$I_{ga}$ , rayonnement solaire à la limite supérieure de l'atmosphère déterminé à partir de la connaissance de la date et de la latitude du lieu ;

$a$  et  $b$ , deux coefficients d'ajustement respectivement égaux à 0.40 et 0.32 pour le site de Bambey;

$h$  et  $H$ , respectivement la durée réelle d'insolation du jour considéré et La durée astronomique du jour pour la date considérée et la latitude du lieu.

### **2.2.2. Le sol**

Avant le début des expérimentations (juin 1997), la caractérisation physico-chimique du sol du bloc: expérimental (ensemble des deux bandes) a été déterminée au laboratoire d'analyse de sol de l'ISRA. Les prélèvements de sol ont. été réalisés sur 12 points du bloc expérimental et sur trois horizons (0 - 10 cm), (10 - 20 cm; et 20 - 40cm). Les méthodes resumées des analyses pratiquées et les caractéristiques physico-chimiques sont présentées respectivement à l'annexe 3 et au tableau 2.

Ce sol est caractérisé par des teneurs faibles en matière organique (0.27 à 0.34 %) et en azote (0.16 à 0.19 ‰). La faible teneur en MO, associée à une teneur en argile également faible (3.5 à 5.6%), se traduit par un complexe adsorbant pauvre (capacité d'échanges cationiques faible, 1.7 à 2.2 meq 100g<sup>-1</sup>) et un faible pouvoir tampon (pH acide). La capacité de rétention hydrique est également peu élevée, du fait du fort pourcentage de sables (91-94%). Cependant, les teneurs en phosphore sont nettement au-dessus des seuils de déficience.

De par ses caractéristiques physico-chimiques, ce sol est représentatif des sols dégradés rencontrés dans la zone (PIERI, 1989).



**Tableau 2 : Caractéristiques physiques et chimiques du sol**

	pH		Humidité (%) à pF		Granulométrie %			Matière organique			P total%	P assim. ppm	Complexe adsorbant meq 100 g <sup>-1</sup>						
	Eau	KCl	pF4.2	pF2.5	A	L	S	C‰	N‰	C/N			Ca	Mg	Na	K	S	T	v
0- 10	5.6	5.4	1.4	3	3.5	1.7	94.4	1.69	0.17	10	0.255	65.74	1.06	0.347	0.0235	0.0797	1.5	1.97	73
	f0.2	±0.2	±0.3	±0.7	f0.7	±0.4	±1.1	rt0.41	±0.04	f1.6	f0.03	±14.9	f0.9	f0.27	±0.011	±0.011	±1.2	±1.4	±8.1
10-20	5.8	5.6	1.6	3.1	3.6	1.8	94.3	2.01	0.19	11	0.260	65.47	0.91	0.332	0.0233	0.0946	1.36	11.74	76
	±0.3	±0.3	±0.4	±0.8	f0.9	f0.4	±1.4	±0.49	f0.03	f1.2	t0.03	f16.6	±0.5	±0.22	±0.005	±0.029	±0.7	±0.8	±8.1
20 - 40	5.7	4.3	2.1	4.6	5.6	2.8	91.4	1.55	0.16	10	0.230	35.88	1.03	0.372	0.024	0.0613	1.48	2.2	66
	±0.3	±0.2	±0.7	±1.6	f1.4	±0.7	tr2.3	f0.52	f0.05	f0.9	±0.01	±15.1	±0.4	±0.16	±0.014	±0.012	±0.5	±0.6	±5.5

### **2.3. Matériel végétal**

La variété de mil Souna III ou IRAT P2 est une population synthétique au cycle moyen de 90 jours et issue du programme de sélection entrepris par l'IRAT en 1961. Ce programme portait essentiellement sur les populations traditionnelles de grande taille et avait pour objectif l'amélioration de la productivité, de la sécurité du rendement et du rapport grain - paille. Le Souna III a été vulgarisé dès les années 1970 en milieu paysan (LAMBERT, 1983c). Il présente des valeurs minimales: moyennes et maximales de besoins en eau respectivement de 380 mm, 418 mm et 460 mm (DANCETTE, 1983b).

La variété d'arachide utilisée, 55-437, est aussi très largement vulgarisée dans les zones à faible pluviométrie du Sénégal. C'est une variété à graine non dormante, de cycle court (90 jours) avec un excellent regroupement des gousses autour du pivot. Elle présente des besoins en eau moyens de 405 mm (DANCE'M'E, 1983a).

La rotation arachide - mil, souvent pratiquée dans le « bassin arachidier », concerne dans la majorité des cas ces deux variétés d'arachide et de mil à cause de leur comportement satisfaisant en zone sèche.

### **2.4. Traitements étudiés, dispositifs expérimentaux et itinéraire technique**

#### **2.4.1. Régimes hydriques**

Deux régimes hydriques ont été appliqués aussi bien sur le mil que sur l'arachide :

##### ***En hivernage,***

- un régime strictement pluvial (PLU) ;
- et un régime à ETM (évapotranspiration maximale) où les pluies ont été complémentées si nécessaire par des irrigations afin d'assurer tout le long du cycle la satisfaction des besoins théoriques en eau. Ces derniers ont été estimés en multipliant la demande évaporative sur la période considérée (Ev bac évaporation en bac normalisé classe A ou ETP, évapotranspiration potentielle) par les coefficients cultureux (DANCE'M'E, 1983a; DANCETTE, 1983b) :

Besoins en eau (ETM) =  $K'c * Ev \text{ bac}$  ou  $Kc * ETP$

L'ETP est estimée, pour la station de Bambey, en multipliant l'évaporation « bac » par 0.78 pendant la saison des pluies et par 0.65 pendant la contre-saison. (DANCETTE, 1976; DANCETTE, 1983b).

### ***En contre-saison***

- un régime à ETM avec irrigation continue tout au long du cycle ;
- et un régime « stressé » avec arrêt de l'irrigation durant les phases tallage-montaison et formation-remplissage des grains soit deux cycles de déficit hydrique correspondant aux conditions généralement rencontrées dans la zone (COCHEME et FRANQUIN, 1968; DANCETTE, 1979; SIVAKUMAR, 1991).

Les apports d'eau par irrigation ont été calculés de façon à maintenir un taux de satisfaction des besoins en eau ou  $TSAT = (ETR/ETM)$  sans incidence sur le rendement c'est à dire entre 80 et 100% (DANCETTE, 1983a). L'irrigation a été réalisée à l'aide des rampes basculantes (annexe 1) permettant d'irriguer simultanément et de façon homogène des bandes de culture regroupant les parcelles de même niveau de régime hydrique de chaque répétition. Des mini-pluviomètres (2 à 3) d'une capacité de 35 mm installés dans chaque parcelle ont permis de contrôler la quantité d'eau apportée par irrigation.

L'eau d'irrigation présente des teneurs en calcium et sodium élevées ( $Na^{++}$  5.43 meq  $l^{-1}$  et  $Ca^{++}$  5,21 meq  $l^{-1}$ ) avec un pH de 7,35. Elle est donc trop chargée et provoque l'alcalinisation progressive des sols irrigués. Cette action est atténuée par l'aptitude au drainage des sols sableux. La conductivité électrique est aussi élevée (1534  $\mu mhos\ cm^{-1}$ ) mais la teneur en nitrates est faible (0,11 meq  $l^{-1}$ ). Globalement la qualité de l'eau est sans inconvénient majeur sur la croissance et le développement du mil et de l'arachide.

#### ***2.4.2. Fertilisation azotée***

Pour des raisons techniques (conduite de la culture et délais d'obtention des mesures physiologiques), nous avons limité les niveaux de fertilisation étudiés à 3 :

- Niveau FO, traitement sans apport d'azote simulant des conditions fréquemment rencontrées en milieu paysan ;
- Niveau F1, traitement intermédiaire se rapprochant d'un système semi - intensif avec 5.63 kg N  $ha^{-1}$  à la levée + 5.75 kg N  $ha^{-1}$  au démariage et 5.75 kg N  $ha^{-1}$  à la montaison ;
- Niveau F2, traitement correspondant à la fertilisation actuellement vulgarisée soit 22.5 kg N  $ha^{-1}$  à la levée + 23 kg N  $ha^{-1}$  au démariage et 23 kg N  $ha^{-1}$  à la montaison.

Ces traitements ont été choisis à la suite d'une expérimentation préliminaire comparant 6 niveaux d'azote compris entre FO et F2, et afin de mettre en évidence des différences suffisamment contrastées.

L'azote est apporté à la levée sous forme d'engrais ternaire de formule 15-15-15. Les autres apports d'azote ont été effectués en localisation sous forme d'urée.

### **2.4.3. Dispositif expérimental**

Le dispositif expérimental du mil est un split-plot à 3 répétitions, avec les régimes hydriques en sous-bloc et les niveaux de fertilisation azotée en parcelles élémentaires (soit 18 parcelles). Les parcelles élémentaires, espacées de 2 m, sont des carrés de 10.8 m x 10.8 m avec 12 lignes par parcelles. La détermination du rendement et de ses composantes ainsi que les mesures non destructives ont été effectuées sur un carré central de 3.6 m x 3.6 m. Les mesures destructives ont été faites; sur les deux lignes entourant le carré de rendement. Dès la levée, les parcelles élémentaires ont été délimitées par des diguettes pour éviter les phénomènes de ruissellement. Au milieu de chaque parcelle élémentaire, un tube d'accès sonde de 3 m a été installé avant semis afin de suivre l'évolution des profils hydriques (figures 3a et 3b)

Pour l'arachide, le dispositif est en blocs complets randomisés à trois répétitions, où le facteur étudié est le régime hydrique. Au sein d'une répétition, chaque régime hydrique est appliqué sur trois parcelles élémentaires (soit 18 parcelles). Les parcelles élémentaires ont les mêmes dimensions que précédemment, avec des diguettes et des tubes d'accès sonde (figure. 3a). Une rotation a été effectuée en deuxième année avec maintien de la disposition des régimes hydriques et randomisation des niveaux de fertilisation azotée sur les précédentes parcelles d'arachide. Les parcelles de mil et d'arachide sont séparées d'une distance de 9 m.

Ce dispositif expérimental est le même pour les expérimentations d'hivernage et de contre-saison.

### **2.4.4. Conduite de la culture**

Le bloc expérimental, en jachère depuis deux ans, a été labouré en début d'expérimentation. Un grattage superficiel du sol a été réalisé en année deux. Le semis en humide a été réalisé à la main avec des semences traitées au fongicide (SPINOX-T) et des écartements de 90 cm x 90 cm pour le mil et de 15 cm x 40 cm pour l'arachide. A la levée, le phosphore et le potassium ont été apportés à raison

de 22.5 kg ha<sup>-1</sup> pour l'ensemble des traitements (annexe 4). Le démariage à 3 pieds par poquet a été fait **entre** le 10<sup>ème</sup> et le 15<sup>ème</sup> jours après semis pour le mil.

Les sarclo - binages, les traitements phytosanitaires et la protection anti-aviaire ont été assurés de façon à minimiser l'incidence de ces facteurs,

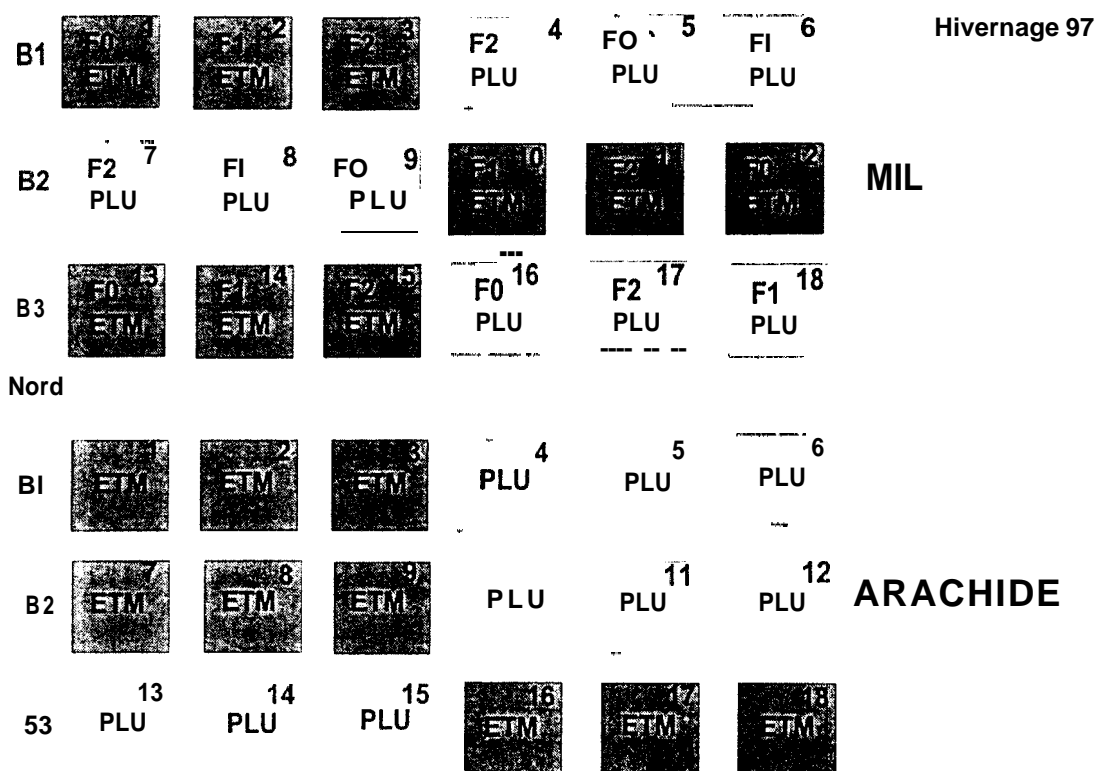


Figure 3a : Dispositif expérimental (exemple de l'essai hivernage 1997).

F0=sans apport d'azote, F1=17.125 kgN ha-1, F2=68.5 kgN ha-1, ETM = irrigation tout au long du cycle, PLC = régime strictement pluvial.

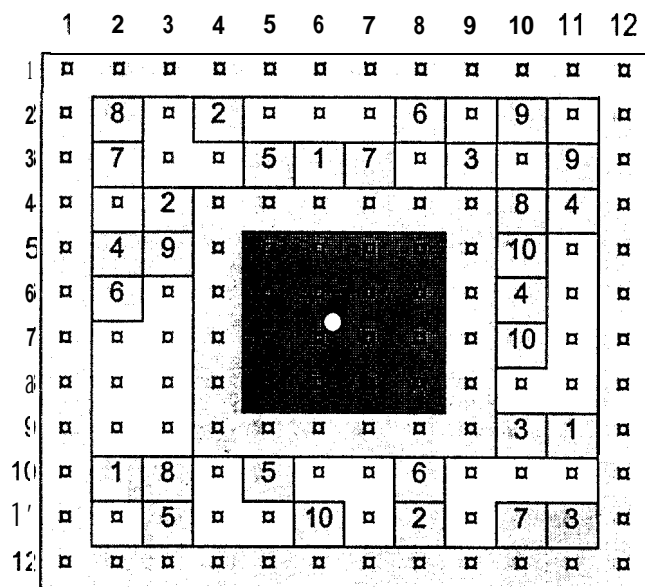


Figure 3b : Schéma détaillé d'une parcelle élémentaire, montrant le carré de rendement au milieu duquel se trouve le tube d'accès sonde et les numéros d'ordre de prélèvement aléatoire des poquets.

## **2.5. Développement, croissance et production**

### **2.5.1. Développement phénologique**

Sur chaque expérimentation, le suivi des différents stades de développement a été réalisé tous les jours sur le carré de rendement. La levée, le tallage et la montaison sont atteints lorsqu'ils ont été observés sur 50% des poquets. Un brin est considéré à la floraison quand la sortie des stigmates couvre 50% de l'épi ; et un poquet est considéré à la floraison quand 50% de ses tiges ont atteint la floraison femelle (MAITI et BIDINGER, 1981). Les grains sont à maturité quand, dans l'ensemble, ils sont devenus durs et détachables. Ils présentent alors une tâche noire.

La distinction de ces différents stades permet de situer l'application des déficits hydriques, des doses d'azote et l'évolution de la biomasse.

### **2.5.2. Développement du couvert : indice foliaire**

L'indice foliaire (LAI) a été mesuré durant les trois années à l'aide d'un LAI-2000 (LICOR, Inc., Lincoln, Nebraska 68504, USA), une fois par semaine (entre 9 h et 11 h) du 20<sup>ème</sup> au 90<sup>ème</sup> JAS. Le LAI-2000 calcule l'indice foliaire à partir de la mesure du rayonnement par un détecteur optique (148" de champ visuel).

Dans chaque parcelle, une mesure de la radiation incidente a été effectuée au-dessus du couvert. Ensuite, quatre mesures ont été effectuées en dessous du couvert le long des diagonales formées par quatre poquets. Cette série de mesures a été répétée trois fois à l'intérieur d'une parcelle. Les mesures effectuées au-dessus et en dessous du couvert ont permis la détermination de la proportion de radiation interceptée sous 5 angles. L'intégration de ces données a permis de calculer le LAI.

### **2.5.3. Croissance et production de biomasse**

La production de biomasse sèche aérienne et sa répartition entre les différents organes (tiges, feuilles, épis, grains) ont été suivies au moins une fois par semaine à partir du 20<sup>ème</sup> jour jusqu'à la récolte soit 9 à 13 prélèvements en fonction des essais. Avant le séchage au soleil (en serre) pour la détermination des poids secs, la hauteur du brin-maître, le nombre de talles, de feuilles, d'épis et la longueur de l'épi ont été mesurés.

L'ensemble de ces mesures a été effectué sur trois poquets prélevés de façon aléatoire dans la zone destinée aux mesures destructives de chaque parcelle (figure 3b).

#### **2.5.4. Rendement et ses composantes**

A la récolte, sur le carré de rendement, les différentes parties aériennes ont été pesées séparément : paille (tiges + feuilles), épis productifs, épis improductifs et grains. Les rendements en grain et en matière sèche totale sont calculés à partir des poids secs respectifs et de la surface du carré de rendement. Les composantes du rendement, nombre d'épis, nombre de grains  $m^{-2}$  et poids de 1000 grains ont également été déterminés. L'indice de récolte a été calculé et représente le rapport entre le poids total grain et la biomasse aérienne.

Après la récolte de l'essai contre-saison 1999, le poids de matière sèche racinaire par plante et par unité de volume de sol a été déterminé sur un mètre de profondeur par la méthode de CHOPART (1983). Cette dernière consiste à prélever l'ensemble des racines contenues dans un monolithe de sol dont la surface de base est égale à la densité de semis du mil soit  $0.90 \times 0.90$ . Une fois que le monolithe a été dégagé grâce à une tranchée, il a été découpé en tranches de 10 cm soit un volume de  $0.081 m^3$  de terre. Sur chaque tranche de sol, les racines sont récupérées par tamisage sur un tamis à maille carrées de 1mm. La séparation, entre les racines d'une part et les débris organiques et les sables grossiers d'autre part, a été faite manuellement.

#### **2.6, Etat hydrique du sol et consommations en eau**

La teneur en eau du sol a été mesurée tous les 10 cm jusqu'à 2,70 m de profondeur à l'aide d'une sonde à neutrons (Troxler 4300). Le principe de mesure est basé sur le fait que la propagation d'un neutron est freinée par la présence dans le milieu de noyaux d'hydrogène (HENIN, 1977). Les neutrons ralentis sont détectés en retour par un compteur. Plus le comptage est élevé, plus les neutrons ont été ralentis et plus le sol contient des molécules d'eau.

A chaque expérimentation, un étalonnage des comptages neutrons corrigés ( $CNR = (CNE/C_{\text{réf}}) * 1000$ ) a été réalisé à partir des humidités volumiques ( $H_v$ ) avec :

$CNE$  = comptages neutroniques brutes ;  $C_{\text{réf}}$  = comptages de référence

Les humidités volumiques ( $H_v$ ) ont été obtenues à partir des humidités pondérales ( $H_p$ ) mesurées par gravimétrie jusqu'à 1.60 m de profondeur en sol sec (avant premières pluies ou irrigations) et en sol humide (48 h après une pluie ou une irrigation importante) en utilisant les densités apparentes ( $d_a$ ) de 1.45 (0 - 10 cm), de 1.50 (10 - 20 cm) et de 1.57 (20 - 160 cm) :

$H_v = H_p * d_a$



Les mesures ont été faites 1 ou 2 fois par semaine du semis à la récolte. Sur le mil, les mesures ont été réalisées sur l'ensemble des tubes des 18 parcelles et celles sur l'arachide sur 6 tubes couvrant l'ensemble des régimes hydriques des trois répétitions.

Les mesures d'humidité volumique à la sonde à neutrons ont permis de calculer les variations de stock d'eau du sol ( $\Delta_{\text{stock}}$ ) entre dates de mesures. L'évapotranspiration réelle (ETR) ou consommation en eau a été calculée à partir de  $\Delta_{\text{stock}}$  et de la somme des apports en eau par les pluies (P) et les irrigations (I), selon la relation simplifiée du bilan hydrique :

$$\text{ETR} = P + I - R - D + \text{RC} - \Delta_{\text{stock}} \quad (\Delta_{\text{stock}} = \text{Stock}_t - \text{Stock}_{t-1})$$

En fait, la relation complète prend en compte le ruissellement (R), le drainage (D) et la remontée capillaire (RC) dont certaines dispositions ont permis de considérer comme nuls ou négligeables. Les parcelles ont été entourées de diguettes dès la levée de façon à réduire le ruissellement lors des pluies importantes. Compte tenu de la profondeur des mesures (2.7 m) et des profondeurs d'humectation relevées, un drainage n'a pas été observé. De même, la remontée capillaire a été considérée comme négligeable à cause de l'absence de masses d'eau proches de la zone d'étude.

## **2.7. Etat hydrique des plantes et température du couvert**

Le potentiel *hydrique foliaire* caractérise l'état énergétique de l'eau dans la plante et constitue par conséquent un indicateur de l'état hydrique des plantes. Le potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_f$ ) a été mesuré à l'aide d'une presse hydraulique à membrane (Campbell J 14 Instruments, (LOUGUET et LAFFRAY, 1988)). Les mesures ont été réalisées entre 11h30 et 13h30, une ou deux fois par semaine du 20<sup>ème</sup> au 90<sup>ème</sup> JAS. Elles ont été faites sur un petit échantillon prélevé sur la troisième feuille à partir du sommet. Trois pieds choisis de façon aléatoire ont été mesurés par parcelle. Le potentiel de base a été mesuré de la même manière mais en fin de nuit (4 h) et vers la fin des périodes de déficit hydrique (contre-saison 1998 et contre-saison 1999). Ce potentiel sert d'indicateur de l'état hydrique du sol (TARDIEU *et al.*, 1990).

Les mesures de *température du couvert* par radiothermométrie infrarouge (Telatemp AG42, Fullerton, CA, USA) et de déficit de pression de vapeur (DPV) ont été réalisées 1 ou 2 fois par semaine du 20<sup>ème</sup> au 90<sup>ème</sup> jas, entre 11h30 et 13h30.

Le DPV est déterminé à l'aide d'un psychromètre ventilé placé à environ 1.5 m du sol et déplacé dans le champ d'essai en même temps que les mesures de température du couvert. Les températures du thermomètre humide et du thermomètre sec fournies par le psychromètre permettent de calculer l'humidité relative et le DPV.

Pour chaque parcelle élémentaire, la température du couvert ( $T_c$ ) est mesurée en visant la partie centrale selon un angle de 30 à 40° à partir de chacun des coins de la parcelle soit 4 mesures. L'indice de stress, CWSI (Crop Water Stress Index), est calculé à partir de la relation existant entre le différentiel de température entre le couvert et l'air ( $T_c - T_a$ ) et le DPV selon l'approche empirique décrite par IDSO *et al.*, (1981). Il varie entre 0 (absence de stress) et 1 (stress sévère).

La température d'un couvert dépend en partie de sa transpiration. Pour un DPV donné de l'air, la différence de température (entre le couvert d'une culture et l'air) varie entre 2 limites, inférieure et supérieure. Ces limites correspondent aux valeurs minimales (culture à ETM avec transpiration maximale) et maximales (culture stressée à transpiration insignifiante) de  $T_c - T_a$ . Dans ce dernier cas, la chaleur n'est plus dissipée par transpiration mais par convection et radiations thermiques,

Les lignes inférieure et supérieure ont été établies à partir de mesures effectuées toutes les 30 min entre 9h et 18h, respectivement sur des parcelles à ETM et sur des parcelles en état de stress hydrique sévère. Ces mesures ont ainsi été effectuées à la fin de chaque période de stress hydrique durant les essais en contre saison 1998 et 1999.

## **2.8. Echanges gazeux foliaires**

### **2.8.1. Conductance stomatique et transpiration foliaires**

La conductance stomatique ( $G_s$ ) et la transpiration ( $T$ ) ont été mesurées simultanément à l'aide d'un poromètre à régime stationnaire LI-1600 (LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA). L'appareil enregistre également le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR). Les mesures ont porté sur la troisième feuille de trois pieds différents par parcelle.

### **2.8.2. Activité photosynthétique**

Les mesures de l'activité photosynthétique nette ont été réalisées durant la contre-saison 1999 et pendant la période d'application du déficit hydrique. Les mesures ont été obtenues avec un analyseur de  $CO_2$  portable de type IRGA (Infra Red Gas

Analyser), de marque ADC, modèle LCA-3 équipé d'une chambre de mesure ADC, modèle PLC-3. Les mesures ont été réalisées sur la troisième feuille et sur trois pieds par parcelle.

## **2.9. Analyse de l'azote des parties aériennes (tiges, feuilles, grains)**

### **2.9.1. Dosage de l'azote total**

L'azote Kjeldahl a été dosé au cours du cycle au moins sur 4 prélèvements (tiges, feuilles et grains). Après minéralisation par chauffage d'un gramme de poudre végétale en présence d'acide sulfurique concentré et de catalyseur Kjeldahl (80 g  $K_2SO_4$ , 20 g de  $CuSO_4$  et 2 g de Se), l'extrait est refroidi. L'ammonium est ensuite déplacé par du NaOH à 40 % en présence de 250 cm<sup>3</sup> d'eau distillée et 4 à 6 grains de zinc. L'ammonium est entraîné par la vapeur dans un distillateur et recueilli après condensation dans 10 ml d'un mélange d'acide borique à 3.5% et d'indicateur mixte (mélange 50/50 de rouge de méthyle à 66‰ et de vert de bromocrésol à 0.99 ‰ dans l'éthanol à 95%). Le distillat est titré au moyen de HCl N/ 10.

$$N\% = (n * 1,4 * 100)/P ;$$

Où n est le nombre de ml d'HCl N/ 10 et P le poids sec de l'échantillon en mg.

L'azote total est obtenu après addition de l'azote nitrique.

### **2.9.2. Dosage des formes d'azote minéral**

L'azote minéral, ammoniacal et nitrique, est dosé par distillation sur 2 g de poudre végétale. L'azote ammoniacal est déplacé par 2 g de MgO et l'ammoniaque libérée est recueillie dans 10 ml du mélange d'acide borique et d'indicateur mixte. Le distillat est titré avec une solution d'HCl N/ 100. Après le déplacement de l'ammoniaque, l'azote nitrique est réduit par 1 g d'alliage de Devarda ajouté à l'extrait et la distillation est poursuivie. Le distillat recueilli est titré comme précédemment et l'azote nitrique est déterminé.

## **2.10. Extraction des enzymes et mesure des capacités enzymatiques (nitrate réductase, glutamine synthétase, phosphoenolpyruvate carboxylase)**

### **2.10.1. Extraction et dosage des protéines solubles**

Les mesures d'activités enzymatiques ont été réalisées sur l'expérimentation en contre saison 1998 et durant les périodes d'application de déficit hydrique. Les échantillons foliaires sont prélevés et aussitôt fixés dans l'azote liquide puis conservés à - 80°C avant d'être lyophilisés.

L'échantillon lyophilisé (0.3 à 0.5 g) est broyé en présence d'azote liquide dans un mortier préalablement refroidi et déposé sur de la glace. Le milieu d'extraction (3 à 4 ml) est fonction de l'enzyme et sera précisé ultérieurement. Le broyat est ensuite centrifugé à 35 000 g pendant 30 min à 4°C. Le surnageant obtenu constitue l'extrait enzymatique sur lequel sont dosées les teneurs en protéines et les activités enzymatiques.

Les protéines sont dosées par la méthode de BRADFORD (1976), basée sur la formation d'un complexe bleu entre les protéines et le bleu de coomassie (Bio-Rad Protein Assay) à température ambiante. L'intensité de la coloration est ensuite mesurée après 10 à 30 min au spectrophotomètre à la longueur d'onde de 595 nm. La quantité de protéine est déterminée à partir d'une droite d'étalonnage obtenue à l'aide d'une gamme de concentrations de sérum albumine bovine (SAB).

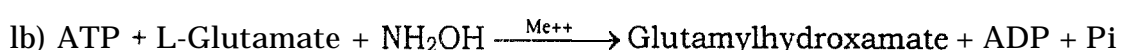
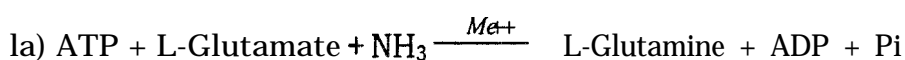
### 2.10.2. **Dosage de l'activité nitrate réductase (ANR)**

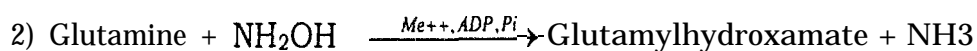
L'activité nitrate réductase est mesurée par la technique « in vitro » selon la méthode décrite par CONFJERO et *al.*, (1984). Le milieu d'extraction est constitué d'un tampon phosphopotassique (0.1 M, pH 7.5) contenant : EDTA 1 mM, caséine à 1.5% et cystéine 7.5 mM. L'enzyme est ainsi protégée d'une éventuelle inhibition par les métaux lourds et contre l'action des protéases et de composés phénoliques (ROBIN *et al.*, 1979).

La mesure de l'activité nitrate réductase est réalisée en incubant à 30°C pendant 15 min une aliquote (0.1 ml) de l'extrait dans 0.7ml d'un tampon phosphopotassique (0.1 M, pH 7.5) contenant du NADH 150 µM (sans KNO<sub>3</sub>) pour l'ANR réelle (GOLBERG *et al.* 1995). La réaction est arrêtée par l'addition de 0.1 ml d'une solution d'acétate de zinc (1 M) qui précipite les protéines. Le nitrite formé, révélé par diazotation (1 ml sulfanilamide 1% dans HCl 1.5 N + 1 ml N-naphtyl-éthylène-diamine-dichlorure 0.02%), est dosé par colorimétrie à 540 nm.

### 2.10.3. **Dosage de l'activité glutamine synthétase (AGS)**

La glutamine synthétase catalyse plusieurs réactions (STEWART *et al.*, 1980) dont seules les réactions suivantes ont été mises en évidence chez les végétaux supérieurs (WEBSTER, 1964) :





L'évaluation de l'AGS mesurée par la réaction biosynthétique (1a) présente certaines difficultés liées à la séparation de la glutamine, au dosage du phosphate libéré qui peut provenir d'autres réactions et au coût du dosage de l'ADP. C'est pourquoi l'AGS est souvent mesurée en remplaçant l'ion ammonium par l'hydroxylamine, réaction 1b (O'NEAL et JOY, 1973). En effet, VARNER (1960) a démontré que l'affinité de l'enzyme pour l'hydroxylamine est similaire à celle pour l'ammonium. De plus, l'affinité pour les autres substrats n'est pas affectée par l'utilisation de l'hydroxylamine (O'NEAL et JOY, 1974).

L'activité mesurée par la réaction 2 donne des valeurs beaucoup plus élevées et son intérêt physiologique est improbable (MIFLIN et LEA, 1977).

Dans notre cas, l'activité GS est évaluée par la formation de glutamyhydroxamate en présence d'hydroxylamine suivant la technique de O'NEAL et JOY, (1973). Le milieu d'extraction est composé d'un tampon Tris HCl 50mM pH 7.6 contenant EDTA 1mM, DTT 1 mM, MgCl<sub>2</sub> 10 mM, β-mercaptoéthanol 10 mM, glutathione réduit 1 mM et glycérol 10% v/v. Le milieu réactionnel modifié, d'un volume de 2 ml, est composé d'un tampon Tris HCl 50 mM pH 7,6 contenant ATP 18 mM, glutamate 92 mM, NH<sub>2</sub>OH 6 mM, MgSO<sub>4</sub> 45 mM et 250 µl d'extrait enzymatique. L'incubation est réalisée à 30°C pendant 30 min. La réaction est arrêtée en ajoutant 1 ml de solution de FeCl<sub>3</sub> (0.37 M FeCl<sub>3</sub>, 0.67 M HCl et 0.2 M TCA). Après 15 min à température ambiante, le mélange est centrifugé à 10 000 g pendant 10 min pour éliminer les protéines précipitées. Le glutamyhydroxamate formé donne en présence de FeCl<sub>3</sub> un complexe de couleur jaune brunâtre dont la quantité est mesurée par sa densité optique à 540 nm au spectrophotomètre. La quantité de produit formé est obtenue à partir d'une courbe étalon en µmole de glutamyhydroxamate.

### **2.11. Analyses statistiques**

Les analyses statistiques des variables mesurées sont faites avec les logiciels STATITCF (GOUET et PHILIPPEAU, 1989) et SAS (SAS, 1994). Les données brutes sont saisies sur un tableur (Excel 97). Avant l'analyse de variance, des tests d'homogénéité des variances (test de Bartlett) et de normalité des résidus (test de Lilliefors) sont effectués. Les transformations de variables sont ensuite réalisées, si nécessaire, afin de stabiliser les variances. Dans l'analyse de variance du dispositif en split-plot, l'effet du régime hydrique est testé en utilisant l'erreur liée à l'interaction régimes hydriques et répétitions. L'effet des niveaux en azote et celui de l'interaction est ensuite testé comparativement à l'erreur résiduelle totale. La méthode de comparaison multiple de moyennes utilisée est celle de Newman Keuls au seuil de significativité de 5%. Afin d'estimer l'arrière-effet de l'arachide, une analyse multivariée des mesures répétées est réalisée, et les années sont comparées; successivement à partir de contrastes.

---

## 3. RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

---

### 3.1. Consommations en eau et niveaux de contrainte hydrique

Les objectifs de ce chapitre sont :

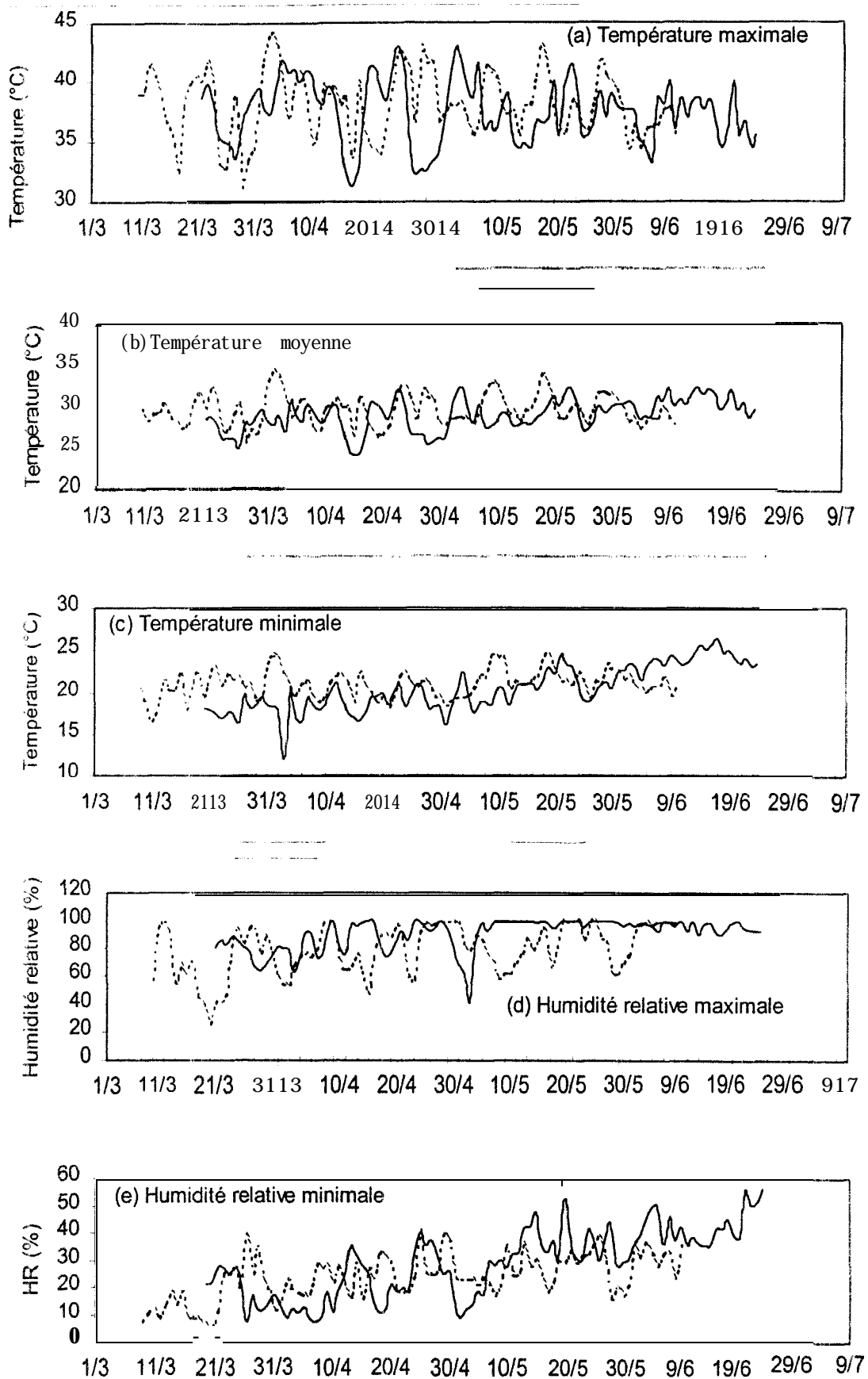
- De caractériser les conditions climatiques des différentes expérimentations en précisant les conditions d'alimentation hydrique ;
- D'estimer les consommations en eau et l'intensité du déficit hydrique appliqué au peuplement en utilisant les termes du bilan hydrique qui régissent les relations entre l'absorption et les pertes d'eau par la culture. Parallèlement, l'intensité de la contrainte hydrique au niveau du sol sera précisée à l'aide du potentiel hydrique moyen.

#### 3.1.1. Conditions climatiques

Les figures 4, 5, 6 et 7 présentent l'évolution des variables climatiques du site expérimental au cours des essais en contre saison (1998 et 1999) et en hivernage (1997 et 1999).

Contre *saison*. L'évolution des températures en contre saison n'est pas très différente entre les deux années. Pour une année donnée, les maxima sont variables sans une tendance à une augmentation ou à une diminution (figure 4a). Ils varient entre 31 et 44 °C en 1998 et entre 31 et 42 °C en 1999. Par contre les minima évoluent en augmentant au cours de la période de culture entre 18 et 24 °C en 1998 et entre 12-17 et 26°C en 1999. Les minima de 1999 sont restés inférieurs à ceux de 1998 du semis (20 mars) au 18 avril (figure 4c). Les températures moyennes varient entre 26 et 34 °C et 24 et 32 °C respectivement pour 1998 et 1999 (figure 4b).

Les humidités relatives maximales et minimales augmentent durant la période de culture du semis à la récolte (figure 4c et 4d). En 1998, les maxima varient entre 26 et 100 % et les minima entre 6 et 41 %. En 1999, ils varient respectivement entre 41 et 100 % et entre 8 et 56 %. La vitesse moyenne du vent a été comparable entre les deux années avec cependant des périodes exceptionnelles en 1998. Elle a varié ainsi entre 1,5 et 9,5 m s<sup>-1</sup> en 1998 et entre 2 et 5,8 m s<sup>-1</sup> en 1999 (figure Sa).

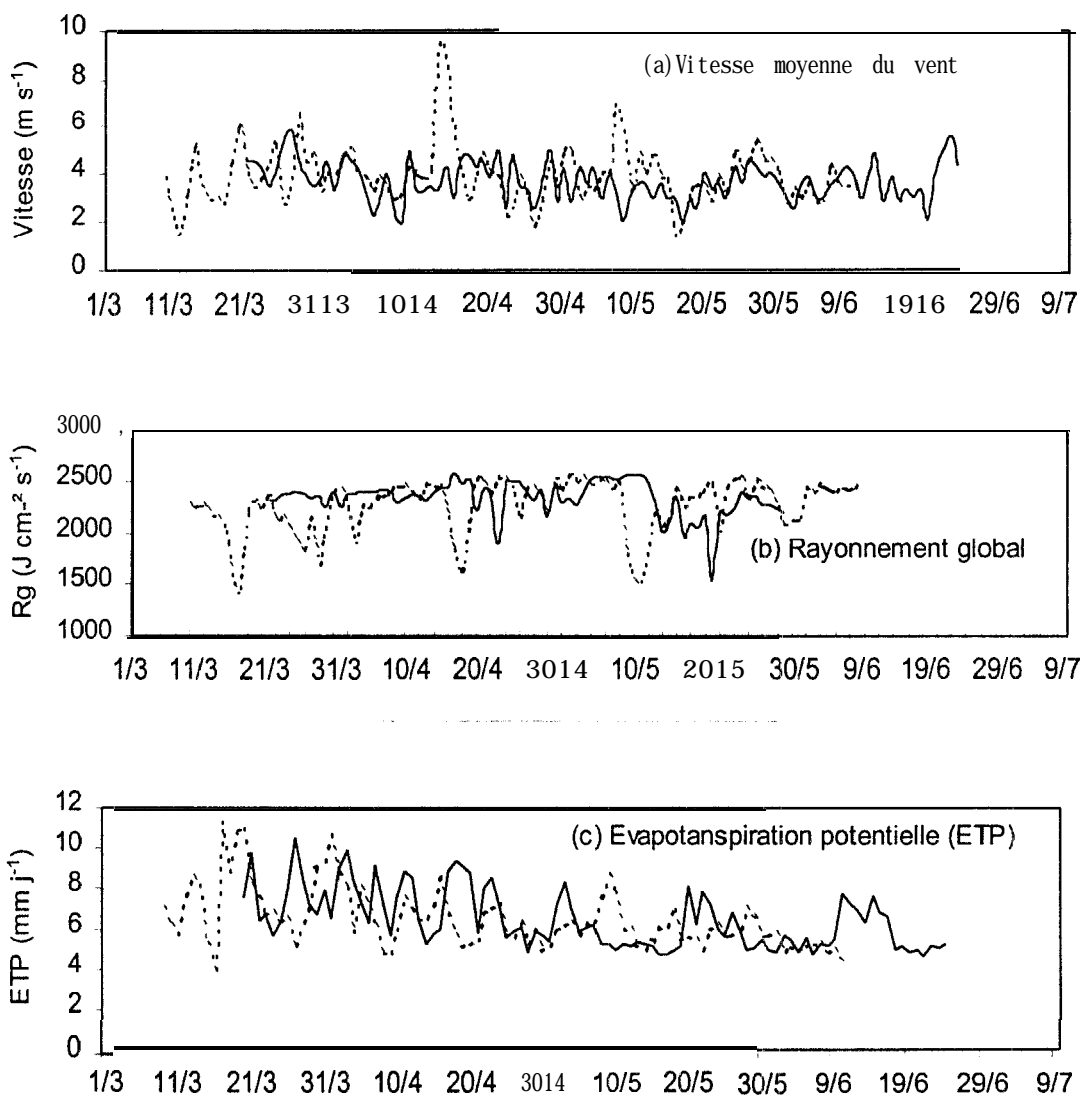


**Figure 4 : Évolution des températures maximales (a), moyennes (b) et minimales (c) et des humidités relatives maximales (d) et minimales (e) : contre saisons 1998 (trait discontinu) et 1999 (trait continu).**



Le rayonnement global (figure 5b) a été stable en moyenne au cours de la période de croissance du fait de conditions d'ensoleillement favorables (absence de nuages). Avec une moyenne autour de  $2300 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$ , les deux années comprises, le rayonnement a varié entre  $1.436$  et  $2554 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en 1998 et entre  $1524$  et  $2567 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$ .

L'évapotranspiration potentielle (ETP) journalière a varié entre  $4.0$  et  $11.3 \text{ mm}$  en 1998 et entre  $4.5$  et  $10.5$  en 1999 (figure 5c). L'évapotranspiration potentielle journalière moyenne a été identique pour les deux années soit  $6.4 \text{ mm j}^{-1}$ .



**Figure 5 : Évolution de la vitesse moyenne du vent, du rayonnement global et de l'évaporation bac classe A : contres saisons 1998 (trait discontinu) et 1999 (trait continu).**

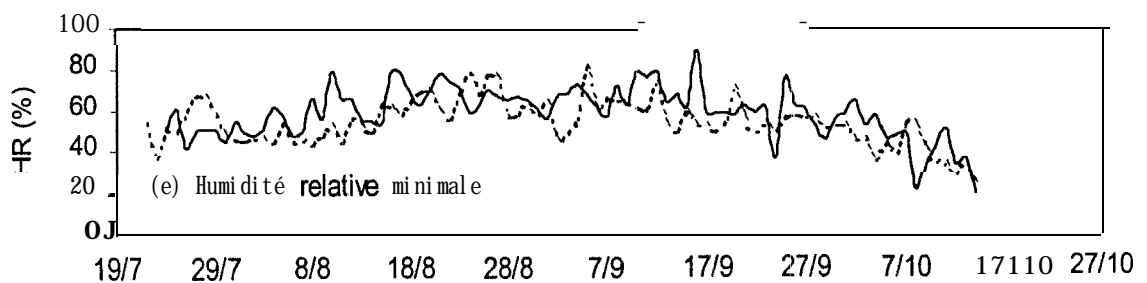
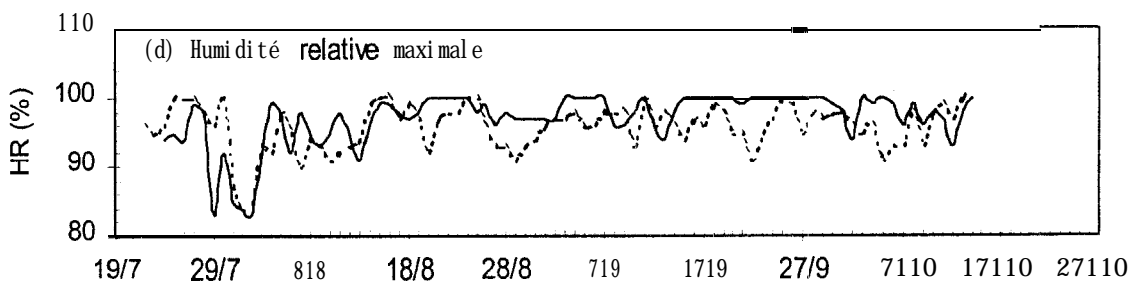
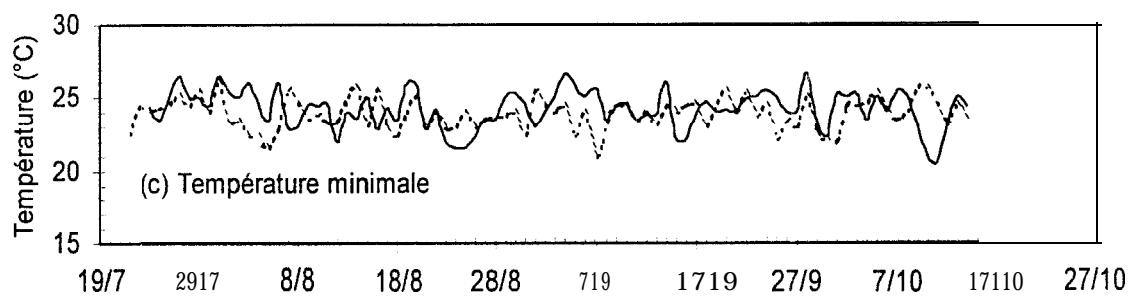
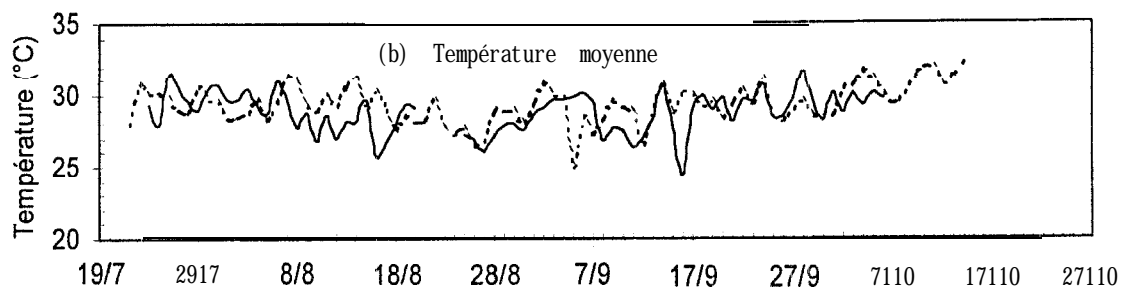
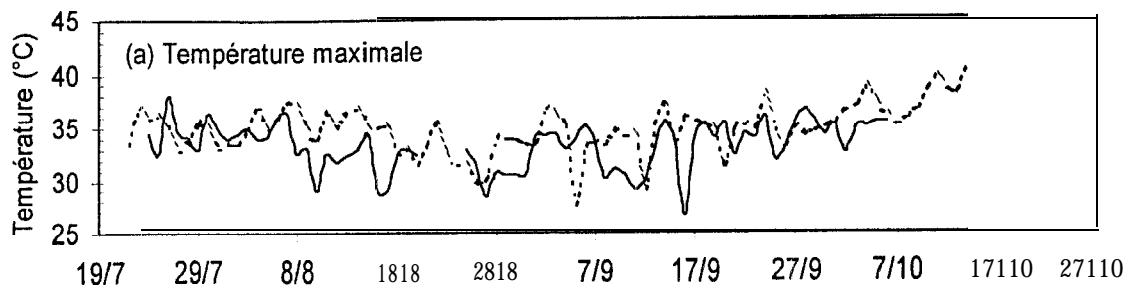
**Hivernage.** L'hivernage est caractérisé par des écarts de température journalière, de rayonnement global et d'évapotranspiration potentielle inférieurs à ceux de la contre saison (figure 6 et 7). Cette baisse est en relation avec les conditions particulières durant l'hivernage (nébulosité, précipitations).

L'évolution des maxima de température est marquée par une baisse en milieu d'hiver-nage (août et septembre) et par une augmentation à la fin de l'hivernage. Les maxima ont varié entre 29 et 38 °C en 1997 et entre 27 et 39 °C en 1998. Les températures minimales ont évolué entre 20 et 26 °C en 1997 et 1998. Ainsi les maxima en hivernage sont plus faibles qu'en contre saison pendant que les minima sont plus élevés d'où des écarts thermiques plus faibles en hivernage qu'en contre saison.

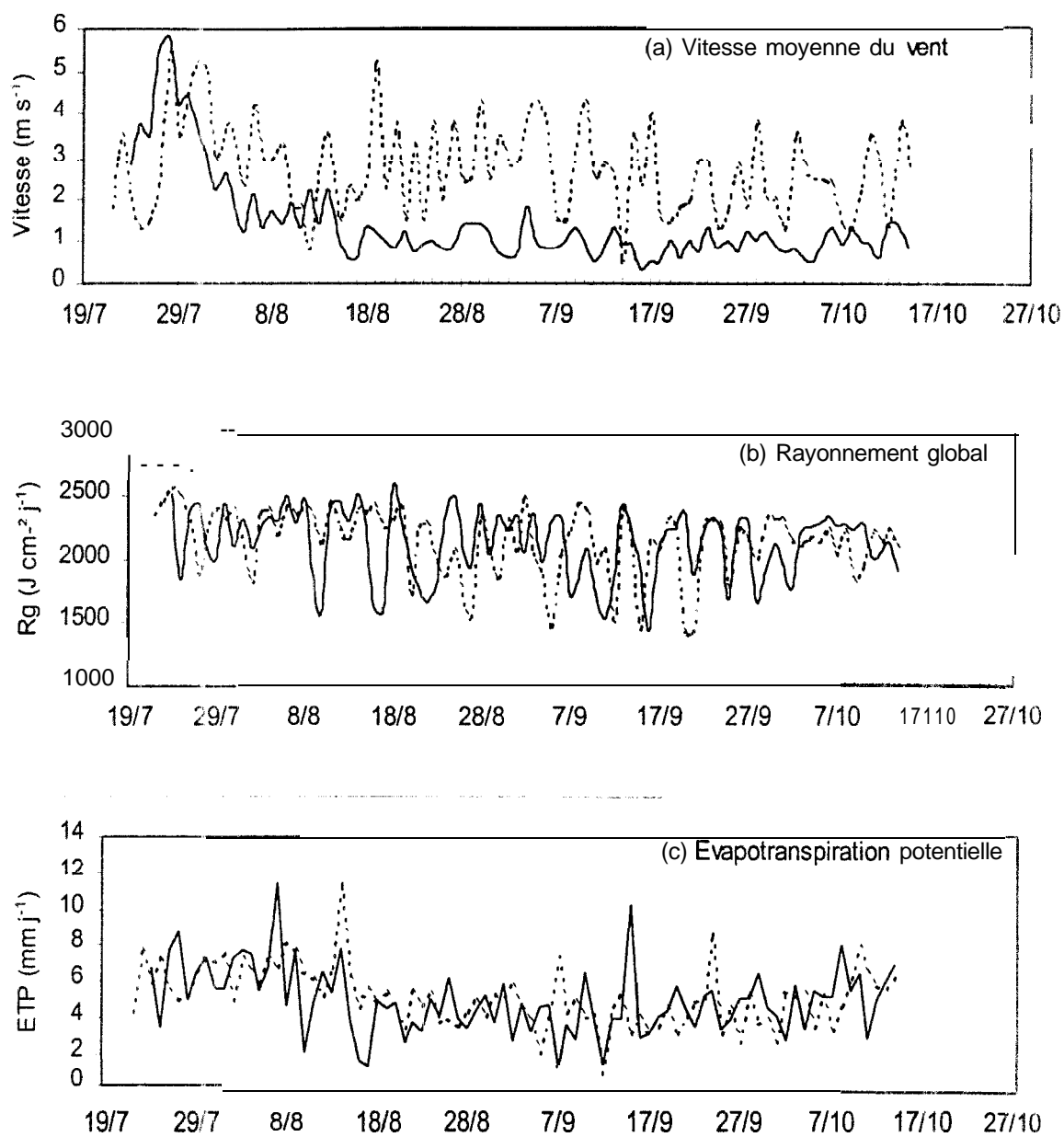
Les maxima et minima d'humidité: relative sont comparables entre 1997 et 1998. Les maxima ont varié entre 83 et 100 % en 1997 et 1998 ; les minima entre 20 et 79 % en 1997 et entre 33 et 79 % en 1998. Les humidités relatives moyennes sont par contre plus élevées en hivernage qu'en contre saison à cause des précipitations. Les vitesses moyennes du vent ont été comparables et ont fluctué entre 0,3 et 5,8 en 1997 et entre 0,5 et 5,3 en 1998.

L'évapotranspiration potentielle journalière a varié entre 1,0 et 11,4 mm en 1997 et entre 1,2 et 11,5 mm en 1998. L'ETP journalière moyenne a été de 5,2 mm en hivernage 1997 et de 5,0 en hivernage 1998. Elle a été moins importante comparativement à celle de la contre saison. Il en est de même du rayonnement global dont la moyenne a été d'environ 2150 J cm<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>.

En dehors de la présence de pluies, l'hivernage se distingue ainsi de la contre saison par une demande évaporative moindre et un rayonnement global plus fluctuant.



**Figure 6 : Évolution des températures maximale (a), moyenne (b) et minimale (c) et des humidités relatives maximale (d) et minimale (e) : hivernages 1997 (trait discontinu) et 1998 (trait continu).**



**Figure 7 : Évolution de la vitesse moyenne du vent, du rayonnement global et de l'évaporation bac classe A : hivernages 1997 (trait discontinu) et 1998 (trait continu).**

### 3.1.2. **Quantités d'eau reçues par les différents régimes hydriques**

**Contre saison.** Les apports en eau ont été assurés entièrement par irrigation au cours des expérimentations en contre saison (figure 8). L'essai de 1998 a été semé le 9 mars et celui de 1999 le 20 mars soit un décalage entre date de semis de 10 jours. Ce décalage s'explique par la persistance en 1999 de températures minimales basses durant les deux premières décades de mars 1999 ( cf figure 4c).

Les plantes maintenues à ETM ont reçu 585 mm en 1998 contre 507 mm en 1999 soit une moyenne de deux irrigations de 20 mm par semaine. Parallèlement, les plantes stressées ont reçu 390 mm en 1998 et 370 mm en 1999. Cette légère différence dans les apports en eau au niveau des ETM est liée à des pannes survenues au sein du réseau d'irrigation lors de la conduite de l'irrigation en 1999. Ainsi les ETM ont connu deux courtes périodes sans irrigation : entre le 18/04 et 26/04 et entre le 12/05 et le 19/05. Les plantes ont reçu, néanmoins, suffisamment d'eau pour couvrir leurs besoins et se différencier des plantes stressées.

**Hivernage.** Au cours des expérimentations d'hivernage, les apports en eau (figure 9) ont été assurés soit uniquement par les pluies (régime pluvial) soit par les pluies et les irrigations de complément (régime ETM). Les essais de 1997 et 1998 ont été semés respectivement les 22 et 24 juillet à l'installation de l'hivernage. En 1997, la pluviométrie annuelle enregistrées a été de 397 mm dont. 107 mm avant le semis de l'essai et 290 mm après le semis (figure 9a). L'hivernage 1997 a été caractérisée par une pluviométrie faible et mal répartie, nécessitant une irrigation de complément de 60 mm pour le régime ETM soit au total 450 mm. Cependant, même si la pluviométrie de l'hivernage 1998 reste faible (345 mm avec 17.5 mm avant semis), sa bonne répartition sur la période de culture a été exceptionnelle. Par conséquent une seule irrigation a été effectuée en début d'installation de la culture. De ce fait, aucune différence de régime hydrique n'a été obtenue durant cette expérimentation. Néanmoins, nous ferons référence à cet essai pour caractériser, en condition d'alimentation hydrique optimale l'effet de la fertilisation azotée sur certains paramètres.

Cette variabilité inter-annuelle dans les hauteurs de précipitations et leur répartition constitue une caractéristique de la pluviométrie dans la zone sahélienne.

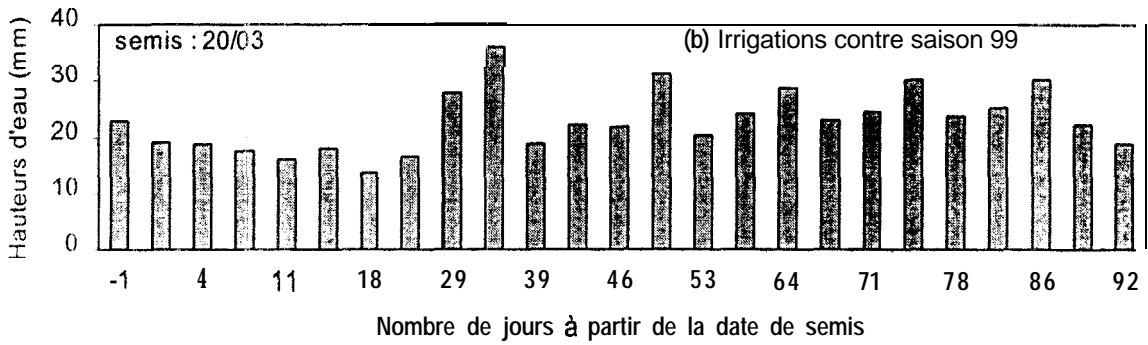
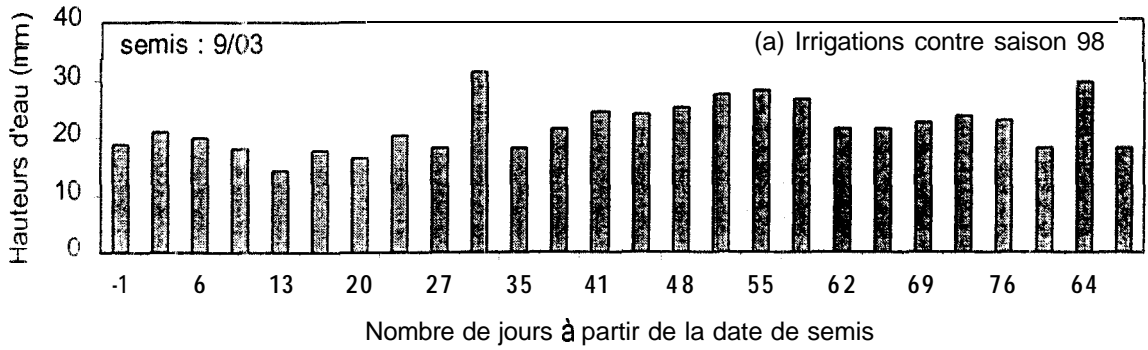


Figure 8 : Apports en eau par irrigations, contre saison 1998 (a) et 1999 (b).

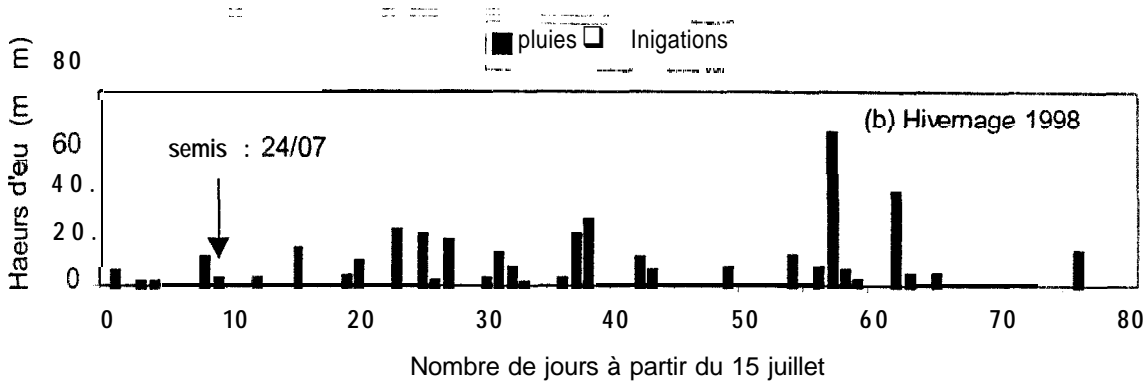
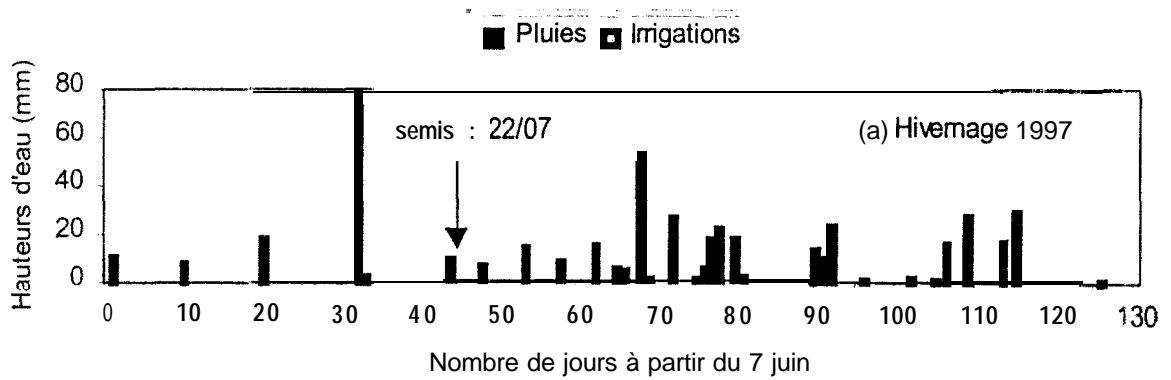


Figure 9 : Apports d'eau par pluies et irrigations (voir légende), expérimentations hivernage 1997 (a) et 1998 (b)

### 3.1.3. Consommations en eau et niveaux de déficit hydrique

#### 3.1.3.1 Évapotranspiration et taux de satisfaction des besoins en eau

**Contre saison.** Durant la contre saison 1998 (CS98), la première phase de déficit hydrique a été appliquée entre le 30<sup>ème</sup> et le 52<sup>ème</sup> jas soit 22 jours et la deuxième entre le 69<sup>ème</sup> et le 86<sup>ème</sup> jas soit 17 jours. Pendant la contre saison 1999 (CS99), le premier déficit hydrique a été appliqué entre le 29<sup>ème</sup> et le 50<sup>ème</sup> jas soit 21 jours et le deuxième entre le 67<sup>ème</sup> et le 81<sup>ème</sup> jas soit 14 jours.

L'évapotranspiration réelle (ETR) ou consommation en eau de la culture résulte du cumul des ETR journalières. Elle est estimée par bilan hydrique à partir des variations de stocks en eau du sol et représente les pertes d'eau par transpiration des plantes et évaporation à la surface du sol.

En contre saison 1998, l'ETR cumulée des plantes irriguées est significativement différente de celle des plantes stressées avec des moyennes respectives de 512 mm et 346 mm (tableau 3). Il en est de même en contre saison 1999 avec des valeurs de 472 mm et 339 mm respectivement pour les plantes irriguées et stressées (tableaux 3 et 4). Pour un même régime hydrique, il n'existe pas de différence significative de consommation en eau entre les différents niveaux de fertilisation azotée. Des observations analogues existent aussi concernant les taux moyens de satisfaction des besoins en eau sur l'ensemble du cycle ( $TSAT_{cycle}$ ). La valeur de ce paramètre permet d'apprécier l'intensité de la contrainte hydrique subie par la culture. Ainsi avec des TSAT de 89% et 82% respectivement pour la CS98 et CS99, les plantes irriguées ont eu une bonne alimentation en eau. Par contre les plantes stressées ont subi une contrainte hydrique avec des  $TSAT_{cycle}$  de 68% en CS98 et 61% en CS99. Ces valeurs à l'échelle du cycle de culture sont caractéristiques d'un stress hydrique modéré à sévère. Mais l'analyse des TSAT moyens durant les périodes de déficit hydrique montre que les plantes ont subi des contraintes hydriques sévères (tableaux 3 et 4). En effet, en CS98 les TSAT moyens du premier et du deuxième stress hydrique sont respectivement de 50 et 36 % soit des indices de sécheresse ( $1 - ETR/ETM$ ) de 0.5 et 0.64. En CS99, ils sont respectivement de 43 et 46% soit des indices de sécheresse de 0.57 et 0.54. Ces TSAT sont largement en dessous des valeurs seuils qui, d'après BIDINGER et *al.*, (1987), correspondent aux valeurs pour lesquelles les effets du déficit hydrique se manifestent.

**Tableau 3 : Evapotranspiration réelle cumulée (ETR<sub>c</sub>), taux moyen de satisfaction des besoins en eau sur le cycle (TSAT<sub>cycle</sub>), ETR journalière et TSAT durant les périodes de déficit: hydrique (S1 et S2) : expérimentation contre saison 1998.**

	P	ETR <sub>c</sub> (mm)	P	ETR S1 (mm)	P	ETR S2 (mm)	P	TSAT cycle (%)	P	TSAT S1 (%)	P	TSAT S2 (%)
<b>RH</b>	0.0002		0.007		0.004		0.003		0.01		0.01	
ETM		513a		7.2a		5.5a		89a		90		93a
STR		347b		3.7b		2.1b		68b		50		36b
<b>TN</b>	0.299		0.01		0.25		0.043		0.01		0.24	
<b>FO</b>		429a		5.5a		4.0a		79.4a		71a		68
F1		42ia		5.2b		4.0a		78.2ab		67b		67
F2		434a		5.7a		3.4a		77.8b		72a		58
<b>Inter.</b>	0.275		0.003		0.65		0.641		0.01		0.19	
ETMFO		507a		6.9a		5.5a		89a		96a		94a
ETMF1		512a		6.8a		6.0a		88a		89a		98a
ETMF2		518a		7.7a		5.1a		90a		86a		87a
STRFO		351a		4.1b		2.4a		67a		54b		42a
STRF1		33Ea		3.5b		2.1a		67a		49b		37a
STRF2		350a		3.6b		1.7a		68a		47b		30a

Pour une variable et un effet donnés, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; RH = régime hydrique, TN = fertilisation azotée, P = probabilité d'effet significatif, ETR S1 et S2 = ETR durant le premier et le deuxième déficit hydrique, TSAT S1 et S2 = TSAT durant le premier et le deuxième déficit hydrique

**Tableau 4 : Evapotranspiration réelle cumulée (ETR<sub>c</sub>), taux moyen de satisfaction des besoins en eau sur le cycle (TSAT<sub>cycle</sub>), ETR journalière et TSAT durant les périodes de déficit hydrique (S1 et S2) : expérimentation contre saison 1999.**

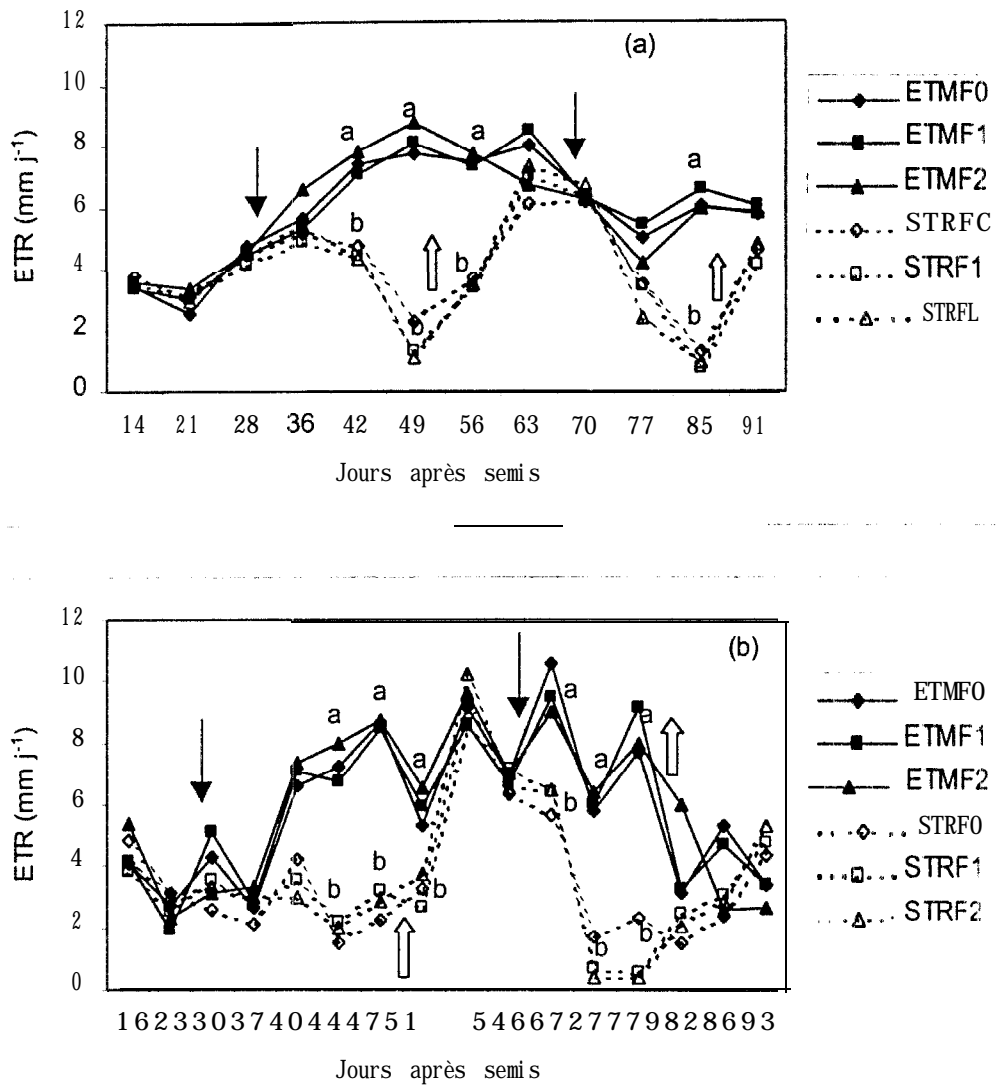
	P	ETR <sub>c</sub> (mm)	P	ETR S1 (mm)	P	ETR S2 (mm)	P	TSAT cycle (%)	P	TSAT S1 (%)	P	TSAT S2 (%)
<b>RH</b>	0.002		0.01		0.004		3.004		0.01		0.004	
ETM		472a		6.1a		8.0a		82a		77.1a		100a
STR		339b		2.9b		2.7b		61b		42.5b		46b
<b>TN</b>	0.78		0.68		3.33		1.81		0.03		0.09	
FO		404.0a		4.3a		5.6a		71.4a		56.9b		78a
F1		404.5a		4.6a		5.4a		72.4a		63.2a		71a
F2		408.5a		4.6a		5.1a		71.6a		59.3ab		70a
<b>Inter.</b>	0.96		0.77		1.38		3.68		0.26		0.09	
ETMFO		471a		5.9a		8.0a		81a		75.8a		100a
ETMF1		471a		6.1a		8.2a		81a		80.6a		100a
ETMF2		473a		6.4a		7.8a		84a		74.9a		100a
STRFO		336a		2.7a		3.2a		61a		38.0a		56a
STRF1		338a		3.0a		2.5a		61a		45.9a		43a
STRF2		343a		2.8a		2.5a		61a		44.0a		40a

Pour une variable et un effet donnés, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; RH = régime hydrique, TN = fertilisation azotée, P = probabilité d'effet significatif, ETR S1 et S2 = ETR durant le premier et le deuxième déficit hydrique, TSAT S1 et S2 = TSAT durant le premier et le deuxième déficit hydrique.



L'évolution de l'évapotranspiration réelle journalière (ETR<sub>j</sub>), hormis les conditions du milieu, est fortement liée à l'intensité et à la vitesse de couverture du sol par la culture (DANCETTE, 1983b). L'évolution de l'ETR<sub>j</sub>, contrairement à l'ETR<sub>c</sub>, permet de montrer l'intensité des variations des pertes d'eau tout le long du cycle. L'ETR<sub>j</sub> est ainsi plus faible en début et en fin de cycle correspondant respectivement aux phases d'installation et de sénescence des plantes (figure 10).

Durant la CS98, l'ETR journalière a varié entre 2.5 et 8.7 mm pour les plantes à ETM contre 0.7 et 7.3 mm pour les plantes stressées (figure 10a). Au bout de deux semaines d'application du déficit hydrique, une différence significative a été observée entre les ETM et les STR. Par contre, il n'existe pas de différence significative entre les niveaux de fertilisation azotée quel que soit le régime hydrique considéré. Cependant la tendance montre que F2 présente des ETR<sub>j</sub> souvent plus fortes en condition ETM alors qu'en période de stress, c'est FO qui semble maintenir des ETR plus élevées (tableau 4). Ainsi, les ETR moyennes journalières au cours du premier et du deuxième déficit hydrique sont respectivement de 4.1 et 2.4 mm pour FO contre 3.5 et 2.1 mm pour F1, 3.6 et 1.7 mm pour F2 (tableau 4). Les mêmes relations observées en CS98 entre les ETM et les STR d'une part et les niveaux de fertilisation d'autre part se retrouvent en CS99 (figure 10b et tableau 4). Mais, l'ETR journalière a varié entre 1.9 et 10.5 mm pour les plantes à ETM contre 0.4 et 10.3 mm pour les plantes stressées.



**Figure 10 : Evolution de l'évapotranspiration journalière au cours du cycle : (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999.**

La flèche simple indique la date d'application du déficit hydrique et la flèche évidée celle de sa levée. Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's

**Hivernage.** Durant l'hivernage 1997 (tableau 5), la consommation en eau des plantes maintenues à ETM (333 mm) est significativement supérieure à celle des plantes sous régime pluvial strict (293 mm). Cette différence de consommation en eau bien que faible (40 mm) a conduit à une différence significative de niveau de satisfaction des besoins en eau avec un TSAT de 84% pour les ETM contre 74% pour les PLU. La figure 11a montre que cette différence entre ETM et PLU est survenue surtout en début de cycle (vers 20 jas) et lors des **poches** de sécheresse en fin de cycle (entre 50 et 64 jas et entre 70 et 81, cf figure 9). L'intensité de cette contrainte est inférieure à celle appliquée en contre saison et peut être considérée comme faible. En milieu de cycle (vers 48 jas) l'ETR des plantes à ETM diminue et devient significativement inférieure à celle des PLU. Cette période correspond au mois très pluvieux d'août où l'alimentation en eau est optimale et la demande évaporative moindre. Cette condition d'alimentation hydrique favorable stimule plus l'ETR des plantes ayant subi précédemment une période de déficit en eau.

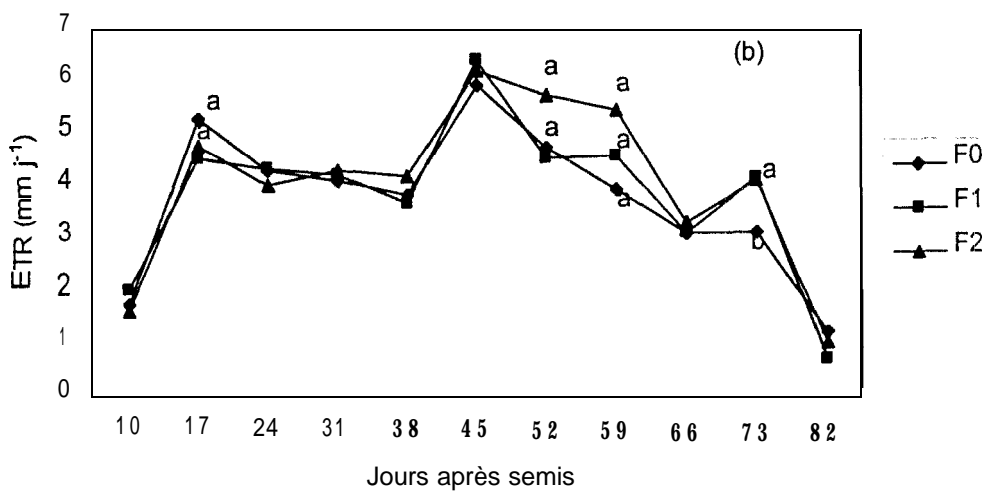
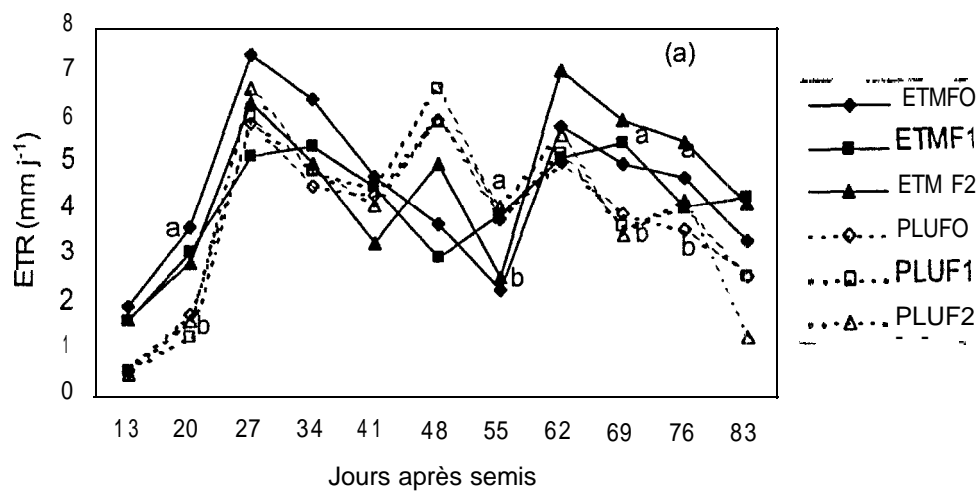
En hivernage 1998, il n'y a pas eu de différence dans les apports d'eau entre les traitements ETM et PLU. Les analyses ont porté sur six répétitions au lieu de trois en prenant en compte uniquement l'effet de la fertilisation azotée. L'augmentation de la puissance de l'essai qui en résulte permet de mettre en évidence un effet significatif de la fertilisation azotée sur les consommations en eau et les niveaux de satisfaction des besoins en eau (figure 11b et tableau 5).

La caractérisation précédente du déficit hydrique intègre les termes du bilan hydrique entre le sol, la plante et l'atmosphère. Elle se situe à l'échelle du peuplement et l'analyse de la contrainte hydrique du sol (potentiel hydrique moyen du sol) devrait permettre de mieux préciser le niveau de stress subi par les plantes.

Tableau 5 : Evapotranspiration réelle cumulée (**ETRc**) et taux moyen de satisfaction des besoins en eau sur le cycle (**TSAT<sub>cycle</sub>**) : expérimentations hivernage 1997 et hivernage 1998.

	1997			1998		
	<i>P</i>	ETRc (mm)	<i>P</i> TSAT <sub>cycle</sub> (%)	<i>P</i>	ETRc (mm)	<i>P</i> TSAT <sub>cycle</sub> (%)
RH	0.033		0.020			
ETM		332.9a	84.1a			
PLU		293.3b	74.6b			
TN	0.22		0.99	0.0326	0.0475	
F0		314.2a	79.3a		291.1b	77.8b
F1		309.0a	79.5a		298.0ab	81.7ab
F2		316.3a	79.2a		313.6a	83.5a
Inter.	0.015		0.49			
ETMF0		338.8a	82.8a			
ETMF1		319.6a	84.5a			
ETMF2		340.3a	85.1a			
PLUF0		289.5b	75.9a			
PLUF1		297.9b	74.5a			
PLUF2		292.3b	73.4a			

Pour une variable et un effet donnés, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; RH = régime hydrique, TN = fertilisation azotée. *P* = probabilité d'effet significatif.



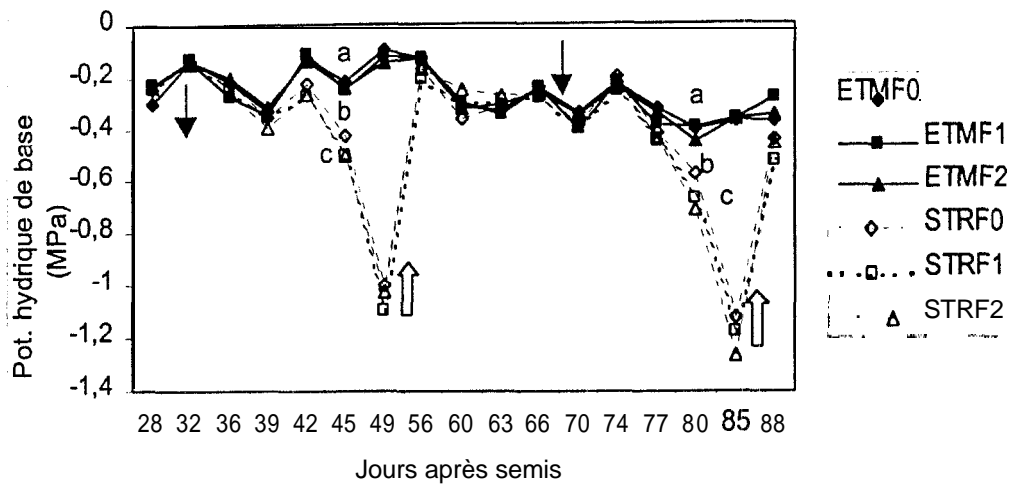
**Figure 11 : Evolution de l'évapotranspiration journalière au cours du cycle : (a) hivernage 1997, (b) hivernage 1998.**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

### 3.1 .3.2 Caractérisation de la contrainte hydrique du sol par le potentiel hydrique de base

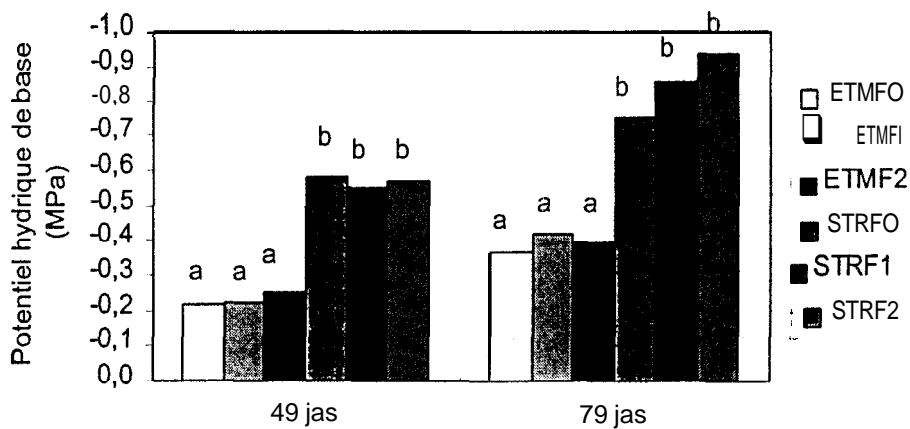
La mesure du potentiel hydrique de base ( $\Psi_b$ ) a été utilisée pour quantifier la contrainte hydrique du sol telle qu'elle est perçue par les plantes (RITCHIE, 1.981; TARDIEU, 1995; TARDIEU, 1996). En effet, la mesure du potentiel hydrique de base est représentative du potentiel hydrique moyen du sol dans la zone racinaire (DWYER et STEWART, 1984) et est relié à la fraction d'eau transpirable du sol (LACAPE, 1995). Durant la contre saison 1998, le potentiel hydrique de base a été suivi chaque semaine (figure 1.2). En contre saison 1999, la mesure du potentiel hydrique de base a été effectuée à la fin de chaque phase de déficit hydrique (figure 13).

En CS98, le potentiel hydrique moyen du sol des parcelles à ETM a été maintenu entre -0.4 et -0.1 MPa sans différence significative entre les niveaux de fertilisation azotée. Au cours des phases de déficit hydrique, le potentiel hydrique moyen du sol diminue pour l'ensemble des traitements azotés pour atteindre des valeurs de -1,3 à -1,1 MPa pour la CS98 (figure 12) et de -0,75 à -0,94 MPa pour la CS99 (Figure 13). Cependant la vitesse de dessèchement du sol est significativement différente en fonction des niveaux de fertilisation. Ainsi à 45 et 80 jas, le  $\Psi_b$  de FO a été significativement supérieur à celui de F1 et F2 (figure 12). Cette différence pourrait s'expliquer, en partie, par la consommation en eau plus importante pour ces derniers traitements azotés au moment où l'eau n'est pas limitante.



**Figure 12 : Evolution du potentiel hydrique de base au cours du cycle : contre saison 1998 ;**

Les flèches simples indiquent les dates d'application du déficit hydrique et les flèches évidées celles de levée du déficit hydrique. Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.



**Figure 13 : Potentiel hydrique de base en fin de périodes de stress, contre saison 1999.**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

### 3.1.3.3 Conclusion

- Les consommations en eau sont plus élevées en contre saison qu'en hivernage à cause des différences de demande évaporative. Bien que l'hivernage constitue la saison naturelle de culture du mil dans la zone, l'étude en contre saison a permis d'appliquer un déficit hydrique plus marqué. Ainsi, l'ensemble des expérimentations peuvent se regrouper en trois conditions : stress hydrique sévère (contre saison 1993 et contre saison 1999), stress hydrique faible (hivernage 1997) et en fin une condition normale (hivernage 1998).
- Au sein d'un régime hydrique, la fertilisation azotée n'a pas d'effet significatif sur l'ETR globale pour les essais contre saison 1998, 1999 et hivernage 1997. Cependant l'évolution de l'ETR journalière au cours du cycle fait ressortir une tendance des niveaux de fertilisation élevée à mieux utiliser les ressources hydriques en condition ETM. L'effet significatif de la fertilisation azotée durant l'hivernage 1998 démontre que l'insuffisance de la puissance des essais contre saison 1998, contre saison 1999 et hivernage 1997 (trois répétitions) ne permet pas de faire ressortir un effet significatif sur les tendances observées. Par conséquent, il pourrait être considéré qu'en condition ETM, la consommation en eau augmente avec la fertilisation azotée.
- Lorsqu'un déficit hydrique intervient, ce manque d'économie de l'eau se traduirait par l'installation plus rapide de la contrainte hydrique du sol. En effet, le potentiel hydrique du sol diminue plus rapidement pour F1 et F2 que pour FO. Des différences de taux de transpiration et d'indice foliaire (AZAM-ALI *et al.*, 1984; RIVIERE, 1993) ou même de développement racinaire pourraient être à l'origine de ces écarts dans le développement de la contrainte hydrique du sol. L'analyse ultérieure des différentes réponses devrait permettre de mieux préciser ce point.



## **3.2. Effets des traitements hydriques et azotés sur le rendement et ses composantes**

Après la caractérisation des déficits hydriques et l'estimation des consommations en eau, ce chapitre a pour objectif d'analyser le rendement en grain et ses composantes ainsi que la production de biomasse. Il s'agit de préciser l'effet interactif des niveaux d'alimentation hydrique et de nutrition azotée sur ces paramètres.

### **3.2.1. Biomasse et rendement en grain**

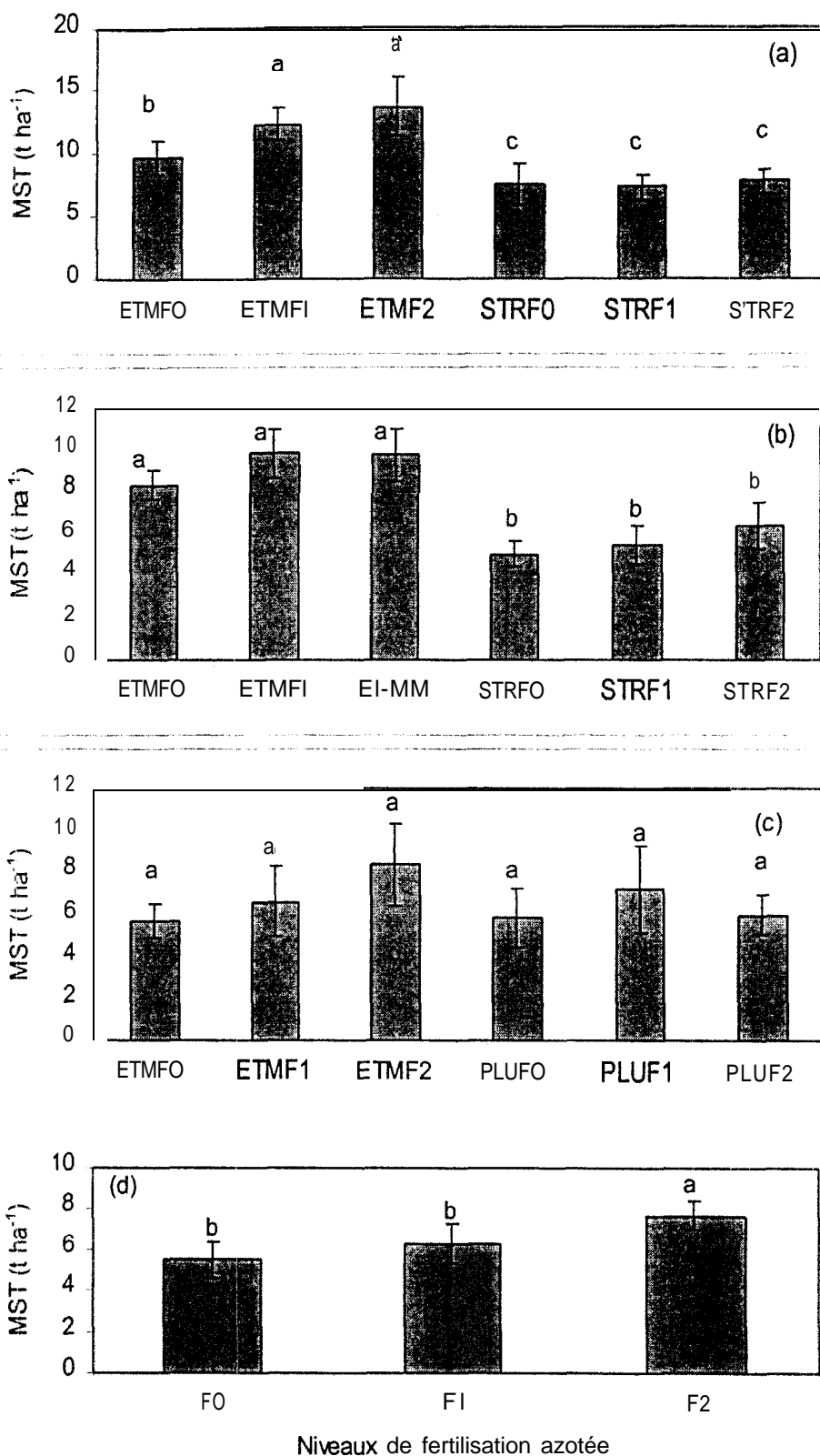
#### **3.2.1.1 Matière sèche totale aérienne**

En conditions d'alimentation hydrique optimale la production de matière sèche totale moyenne (MST) tend à augmenter avec la fertilisation azotée (figure 14). En contre saison 1998, les MST de F1 et F2 sont statistiquement identiques et significativement supérieures à celle de FO (figure 14.a). En contre saison 1999 et en hivernage 1997, il n'existe pas de différence significative entre les MST des différents traitements azotés (figure 14b et c). En hivernage 1998, les MST de FO et F1 sont statistiquement identiques et significativement inférieures à celle de F2 (figure 14d).

La production de MST significativement plus importante en contre saison ( $10.5 \text{ t ha}^{-1}$ ) qu'en hivernage ( $6.7 \text{ t ha}^{-1}$ ) chez les ETM peut s'expliquer par une nutrition carbonée plus favorable, conséquence d'un rayonnement important et plus stable (BEGG, 1965; CARBERRY et *al.*, 1985).

En contre saison 1998 et 1999, le déficit hydrique sévère a provoqué une réduction importante de la MST. Mais, il n'existe pas de différence significative entre les MST des différents traitements azotés (figure 14a et b). En hivernage 1997, le faible déficit hydrique n'a pas provoqué de réduction de MST. Ainsi, pour l'ensemble des traitements azotés les MST des ETM sont statistiquement égales à celles des PLU (figure 14c). On constate cependant une réduction de la valeur moyenne de la MST de F2.

Si en condition d'alimentation hydrique optimale la MST tend à augmenter avec le niveau en azote, il n'en est pas de même en condition de déficit hydrique. En effet, dans ce cas, la réduction de MST chez F2 semble plus importante. Les effets des traitements ainsi observés sur la production de MST sont-ils en relation avec ceux du rendement et de ses composantes ?



**Figure 14 : Matière sèche totale à la récolte ; (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999, (c) hivernage 1997, (d) hivernage 1998 (sans effet régime hydrique).**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

### 3.2.1.2 Rendement grains

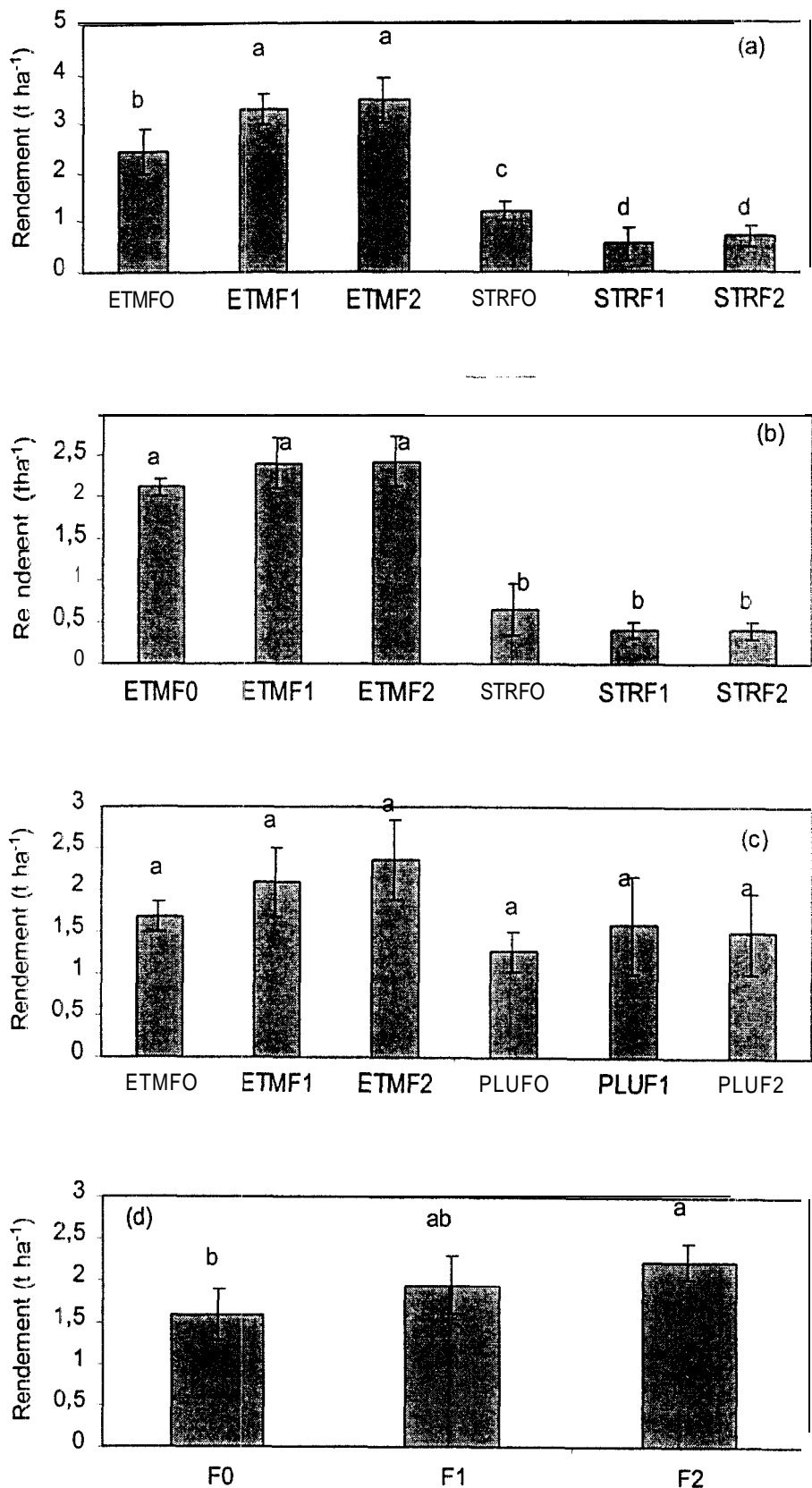
#### **Conditions d'alimentation hydrique optimale.**

En contre saison 1998, le rendement grains (RG) de F1 et F2 sont statistiquement identiques et significativement supérieures à celui de FO (figure 15a). En contre saison 1999 et en hivernage 1997, il n'existe pas de différence significative entre les RG des différents traitements azotés (figure 15b et c). En hivernage 1998, le RG de F2 est significativement supérieur à celui de F1 tandis que le RG de F1 est légèrement différents de celui de F2 et FO (figure 15d). Ainsi en conditions d'alimentation hydrique optimale le rendement grain (RG) moyen, comme pour la MST, tend aussi à augmenter avec la fertilisation azotée (figure 15).

#### **Conditions de déficit hydrique**

Le déficit hydrique sévère (contre saison 1998 et 1999) a provoqué une réduction significative du rendement grains quel que soit le traitement azoté. En contre saison 1998, le RG de FO est significativement supérieur à ceux de F1 et F2. La perte relative de rendement (tableau 6) devient ainsi plus faible pour FO (50%) que pour F1 (80%) et F2 (83%). En contre saison 1999, des effets comparables sont observés, mais les différences ne sont pas significatives. La perte relative de rendement est alors de 69% pour FO contre 83% pour F1 et F2 (tableau 6). Le rendement en grain semble donc d'autant plus affecté par le déficit hydrique que sa nutrition azotée est bonne. Cette relation est inverse de celle observée en conditions hydriques optimales.

Le déficit hydrique faible de l'hivernage 1997 n'a pas provoqué une réduction significative du rendement grain (figure 15). Ainsi, pour l'ensemble des traitements azotés les RG des ETM ne sont pas significativement différentes de ceux des PLU (figure 15c). Les pertes relatives de rendement grain sont ainsi faible comparativement à ceux de la contre saison. Elles s'élèvent à 22% pour FO, 25% pour F1 et à 32% pour F2. Il apparaît alors que le déficit hydrique, même de faible intensité, provoque une perte de rendement plus importante lorsque le niveau en azote est élevé.



**Figure 15 : Rendement final en grains : (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999, (c) hivernage 1997, (d) hivernage 1998 (sans effet régime hydrique).**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

Par ailleurs, tous les essais confondus, le rendement en grain en condition ETM est significativement corrélé à la production de matière sèche totale aérienne (figure 16a). Par contre cette corrélation n'existe pas en condition de déficit hydrique (figure 16b). Ce qui suggère une modification des modalités d'élaboration du rendement en condition de déficit hydrique. L'analyse des composantes du rendement devrait permettre de mieux préciser les relations entre MST et RG, et par conséquent le déterminisme du rendement en fonction des conditions d'alimentation hydrique et de nutrition azotée.

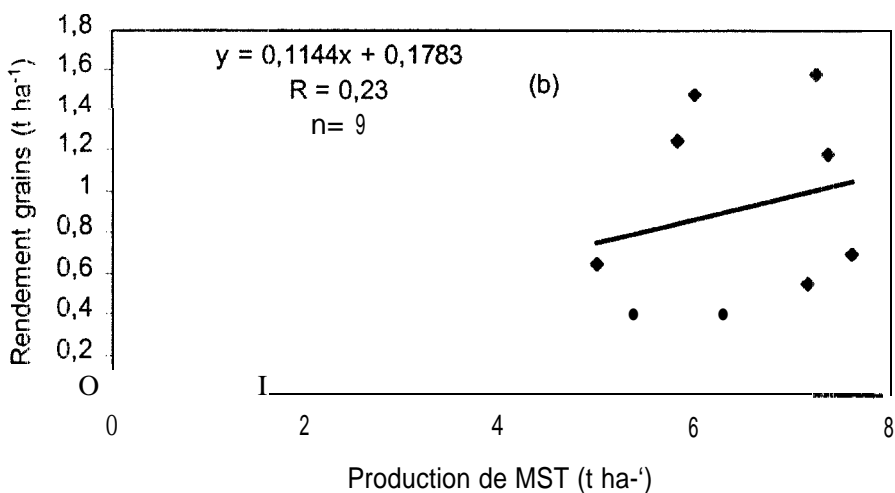
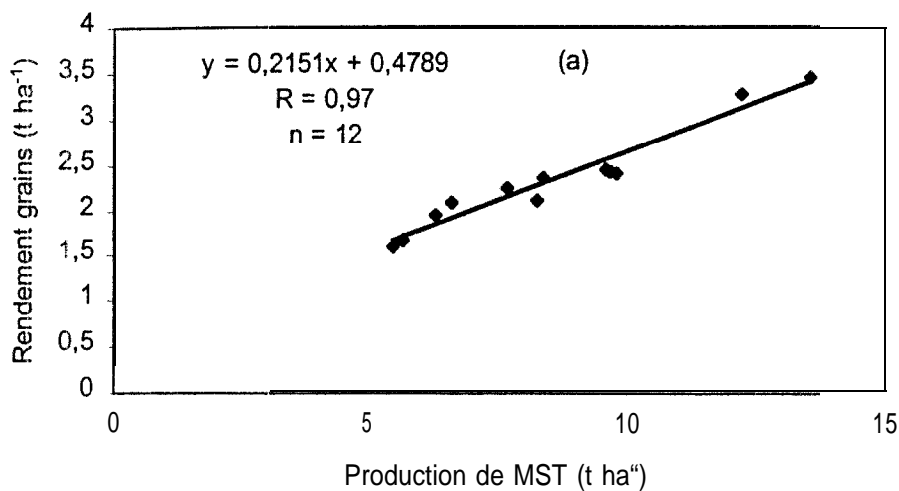


Figure 16 : Relation entre le rendement et la production de matière **sèche totale** aérienne (a) en condition ETM (contre saison et hivernage) et (b) en condition de déficit **hydrique**

Tableau 6 : Perte relative de rendement grain (%) des traitements **stressés** dans; les différentes expérimentations.

Niveaux en azote	Contre saison 1998	Contre saison 1999	Hivernage 1997
F0	50a	69a	22a
F1	80b	83a	25a
F2	83b	83a	32a

Pour un essai et un effet donnés, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student 'Newman Keul's

### 3.2.1.3 Estimation de la biomasse racinaire à la récolte

Le développement du système racinaire joue un rôle important dans la nutrition et donc dans la productivité des cultures (CHOPART, 1983). L'étude du système racinaire reste cependant très délicate et fastidieuse, nécessitant la mobilisation et le traitement de masses importantes de sol. Pour ces raisons, le développement du système racinaire a été estimé à la récolte de la dernière expérimentation (contre saison 1999) et sur deux répétitions au lieu des trois. Par conséquent, les résultats obtenus n'ont pas permis de mettre en évidence des différences significatives. Elles donnent cependant des indications sur les effets interactifs de la fertilisation azotée et du régime hydrique sur le développement du système racinaire.

En condition ETM, la masse racinaire totale sur 100 cm augmente avec la fertilisation et sa répartition en profondeur évolue différemment (tableau 7). En effet, la colonisation est plus importante dans la zone 0 - 30 cm pour ETMF2, 30 - 60 cm pour ETMFO et 60 - 100 cm pour ETMF1. Ces résultats confirment ceux de BROUWER (1981) montrant que, chez le maïs, un niveau élevé en azote favorise le développement racinaire dans les horizons de surface. Par contre lorsque le niveau en azote est faible, l'élongation en profondeur est favorisée et ETMF1 colonise bien l'ensemble du profil optimisant au mieux l'utilisation de l'azote. Cette réponse à une déficience en azote est considéré par FOEHSE et JUNGK (1983) comme une adaptation par laquelle le système racinaire augmente sa surface de contact.

Le déficit hydrique interagit avec le niveau en azote pour modifier ce comportement du système racinaire en condition ETM. En effet, STRF2 présente ainsi la meilleure colonisation jusqu'à 60 - 70 cm et STRFO de 70 à 100 cm. La comparaison entre STR et ETM montre que le déficit hydrique provoque un accroissement de la masse racinaire en profondeur chez FO et F2 et non chez F 1. Cet accroissement est tel que la masse racinaire totale sur 100 cm de STRF2 est équivalente à celle de ETMF2, ce qui représente une perte en terme de production de grains. Malgré un accroissement en profondeur, la masse racinaire de STRFO reste inférieure à celle de ETMFO, donc sans investissement important d'assimilats en direction des racines. Les comportements de STRFO et STRF2 sont ainsi différents et sur l'ensemble du profil STRFO présente la meilleure colonisation, conséquence des effets cumulés du déficit hydrique et de la pauvreté en azote du sol. Cette bonne colonisation du sol au niveau du système racinaire pourrait contribuer, en partie, à la capacité de STRFO à minimiser ses pertes de rendement par l'amélioration de l'absorption hydrique et minérale. Le mécanisme de l'amélioration de l'absorption

hydrique par les modifications du système racinaire (GREGORY, 1989; LUDLOW et MUCHOW, 1988) a été démontré sur le mil (BATCHO et *al.*, 1990) par contre son interaction avec le niveau en azote était moins connue.

Rien que la grande partie de la masse racinaire soit localisée en surface, sa répartition dans les couches profondes du sol joue un rôle important. Cette adaptabilité du système racinaire du mil lui permet d'exploiter au mieux les réserves en eau et en éléments minéraux face aux sols profonds **mais** pauvres de la zone, caractérisés par des risques élevés de lixiviation et de déficit **hydrique**.

**Tableau 7 : Evolution de la masse racinaire ( MR en g m<sup>-2</sup>) par horizon de 10 cm et sur une profondeur de 100 cm, contre saison 1999.**

Prof. ( cm)	ETMF0	ETMF1	ETMF2	STRF0	STRF1	STRF2
0- 10	50.35	65.65	77.00	40.50	49.4	67.95
10 -- 20	29.40	35.30	53.85	25.40	36.45	48.50
20 - 30	17.30	16.15	19.20	10.80	9.80	20.60
30 - 40	12.75	8.85	9.60	6.90	6.30	14.05
40 - 50	7.65	6.05	6.75	4.65	5.05	11.35
50 - 60	6.55	5.25	4.55	3.85	4.65	5.75
60 - 70	3.40	4.90	2.95	3.10	3.60	3.70
70 - 80	1.25	4.00	1.10	2.25	1.60	2.05
80 - 90	0.60	1.60	0.50	1.85	0.85	1.70
90 - 100	0.35	1.35	0.30	1.25	0.35	0.80
Total sur 100 cm	<b>129.6</b>	<b>149.1</b>	<b>175.8</b>	<b>100.6</b>	<b>118.1</b>	<b>176.5</b>
Total sur 40 cm	109.8	126.0	159.7	83.6	102.0	151.1
% MR à 40cm	84.1	85.0	91.0	82.6	86.4	84.4



### 3.2.1.4 Composantes du rendement et efficacité d'utilisation de l'eau

Les tableaux 8, 9, 10 et 11 représentent les composantes du rendement en grain des différentes expérimentations. Le poids de mille grains (PMG), le nombre de grains par  $m^2$  (NG  $m^{-2}$ ), le nombre d'épis productifs par  $m^2$  (NEP  $m^{-2}$ ), l'indice de récolte (IR = grain/biomasse aérienne) et le coefficient de battage (Kbat = poids sec grain / poids sec épis avec grains) sont réduits significativement par le déficit hydrique sévère (contre saison 1998 et 1999). Le faible déficit hydrique de l'hivernage 1997 n'a eu d'effet significatif que sur l'IR. Même si l'azote a un effet moins marqué en hivernage 1997, il interagit cependant avec le régime hydrique pour modifier les relations entre le rendement et ses composantes.

**En condition d'alimentation hydrique optimale.** Lorsque le niveau en azote augmente, le PMG tend à diminuer tandis que le NEP  $m^{-2}$  et le NG  $m^{-2}$  augmentent. Quant à l'indice de récolte, il ne présente aucune tendance (tableaux 8, 9, 10 et 11). La relation entre ces composantes et le rendement montre la part de chaque composante dans les variations du rendement. En effet, le PMG et l'IR ne sont pas significativement corrélés au rendement grain en condition ETM. Par contre le NEP  $m^{-2}$  et surtout le NG  $m^{-2}$  sont significativement corrélés au rendement (tableau 12). Ces résultats montrent qu'en condition d'alimentation hydrique satisfaisante, le niveau d'azote influence faiblement le PMG mais il agit fortement sur le NEP  $m^{-2}$  et le NG  $m^{-2}$ . Par conséquent, les différences de rendement sont dues en définitive au NG  $m^{-2}$ .

**En condition de déficit hydrique sévère.** Le PMG, le NEP  $m^{-2}$  et le NG  $m^{-2}$  tendent à diminuer lorsque le niveau en azote augmente (tableaux 8 et 9). Le PMG n'est toujours pas corrélé au rendement tandis que le NEP  $m^{-2}$  et le NG  $m^{-2}$  restent significativement corrélés au rendement (tableau 12). L'IR diminue lorsque le niveau en azote augmente (tableaux 8 et 9). Il devient ainsi fortement corrélé au rendement grain en condition de déficit hydrique (tableau 12). Bien que de façon non significative, le faible déficit hydrique (hivernage 1997) augmente aussi le coefficient de corrélation de l'indice de récolte avec le rendement (tableau 12).

Le coefficient de battage (tableaux 8, 9, 10 et 11) qui traduit le pourcentage d'ovules fécondés est resté inchangé aussi bien en contre saison qu'en hivernage. Cela témoigne de bonnes conditions de fécondation rencontrées au cours des différentes expérimentations. Il est cependant affecté par le déficit hydrique (tableaux 8 et 9).

**Tableau 8 : Composantes du rendement final et efficience d'utilisation de l'eau, contre saison 1998**

	P	PMG (g)	P	NG m <sup>2</sup>	P	NEP m <sup>2</sup>	P	NEIP m <sup>2</sup>	P	IR (%)	P	Kbat (%)	P	EU (kg m <sup>-1</sup> )
RH	0.0001		<b>0.0001</b>		0.0001		<b>0.0001</b>		0.0005		<b>0.0001</b>		0.002	
ETM		7.13a		42870a		9.3a		1.9b		26a		70a		5.9
STR		4.74b		17132b		4.7b		6.1a		11b		56b		2.3
TN	0.29		0.15		0.07		0.08		0.03		0.51		0.81	
F0		6.02a		29377a		6.9a		3.0a		21a		63a		4.0
F1		6.10a		27454a		6.3a		4.6a		17b		61a		3.9
F2		5.69a		33171a		7.9a		4.4a		17b		64a		4.2
Inter.	0.32		0.0016		0.0008		0.014		0.009		0.05		0.01	
ETMFO		7.12a		34306b		7.3cb		2.4b		25a		68a		4.1
ETMF1		7.53a		43282a		9.1b		1.7b		27a		71a		6.3
ETMF2		6.75a		51021a		11.6a		1.7b		26a		69a		6.5
STRFO		4.92a		24448c		6.6c		3.6b		16b		58b		3.0
STRF1		4.67a		11626d		3.5d		7.6a		7c		51b		1.0
STRF2		4.63a		15321d		4.1d		7.0a		9c		58b		1.5

Pour une variable et un effet donnés, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; RH = régime hydrique, TN = fertilisation azotée, P = probabilité d'effet significatif.

**Tableau 9 : Composantes du rendement final et efficience d'utilisation de l'eau, contre saison 1999.**

	P	PMG (g)	P	NG m <sup>2</sup>	P	NEP m <sup>2</sup>	P	NEIP m <sup>2</sup>	P	IR (%)	P	Kbat (%)	P	EUEG (kg ha <sup>-1</sup> mm <sup>-1</sup> )
RH	0.015		<b>0.001</b>		0.01		0.012		0.003		<b>0.008</b>		<b>0.0007</b>	
ETM		6.4a		36448a		8.3a		1.3b		25a		69a		4.9a
STR		4.96		9865b		3.8b		4.4a		9b		47b		1.4b
TN	0.28		0.40		0.83		0.075		0.18		0.20		0.98	
F0		5.9a		22235a		5.9a		2.1a		20a		62a		3.2a
F1		5.8a		22192a		5.9a		2.7a		15.5a		55a		3.2a
F2		5.3a		25042a		6.3a		3.7a		16a		58a		3.1a
Inter.	0.99		0.08		0.07		0.29		0.38		0.64		0.11	
ETMFO		6.6a		32168a		7.2a		1.0b		26a		72a		4.5a
ETMF1		6.6a		36445a		8.1a		1.1b		24a		68a		5.1a
ETMF2		6.0a		40729a		9.5a		1.7b		25a		68a		5.1a
STRFO		5.1a		12302a		4.7a		3.1a		14a		51a		1.9a
STRF1		5.1a		7939a		3.7a		4.2a		7a		42a		1.2a
STRF2		4.5a		9354a		3.1a		5.8a		7a		48a		1.2a

Pour une variable et un effet donnés, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; RH = régime hydrique, TN = fertilisation azotée, P = probabilité d'effet significatif.

PMG = poids de mille grains, NG m<sup>2</sup> = nombre de grain par m<sup>2</sup>, NEP m<sup>2</sup> = nombre d'épis par m<sup>2</sup>, NEIP m<sup>2</sup> = Nombre d'épis improductifs par m<sup>2</sup>, IR = indice de récolte, Kbat = coefficient de battage, EUEG = efficience d'utilisation de l'eau pour la production de grain.

Tableau 10 : Composantes du rendement final et efficence d'utilisation de l'eau, hivernage 1997

	P	PMG (g)	P	NG m <sup>2</sup>	P	NEP m <sup>2</sup>	P	NEIP m <sup>2</sup>	P	IR (%)	P	Kbat (%)	P	EUEG (kg ha <sup>-1</sup> mm <sup>-1</sup> )
RH	0.07		0.24		0.65		0.95		0.04		0.16		0.23	
ETM		7.7a		27388a		6.0a		9.7a		30a		72a		6.7a
STR		7.0a		20897a		5.4a		10.0a		23b		63a		4.6a
TN	0.045		0.06		0.05		0.97		0.92		0.42		0.20	
F0		7.8a		19250a		5.1a		9.7a		26a		64a		4.7a
F1		7.2b		25733a		5.5a		9.8a		27a		71a		5.9a
F2		7.0b		27445a		6.6a		10.0a		26a		68a		6.2a
Inter.	0.54		0.71		0.51		0.62		0.45		0.40		0.58	
ETMFO		8a		21956a		5.2a		8.7a		30a		69a		5.3a
ETMF1		7.7a		28038a		5.6a		10.3a		32a		79a		6.9a
ETMF2		7.3a		32170a		7.3a		10.0a		28a		69a		7.8a
PLUFO		7.7a		16543a		4.9a		10.7a		22a		60a		4.0a
PLUF1		6.7a		23428a		5.3a		9.3a		22a		63a		5.0a
PLUF2		6.7a		22720a		5.9a		10.0a		24a		66a		4.8a

Pour une variable et un effet donnés, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; RH = régime hydrique, TN = fertilisation azotée, P = probabilité d'effet significatif.

Tableau 11 : Composantes du rendement final et efficence d'utilisation de l'eau, hivernage 1998

	P	PMG (g)	P	NG m <sup>2</sup>	P	NEP m <sup>2</sup>	P	NEIP m <sup>2</sup>	P	IR (%)	P	Kbat (%)	P	EUEG (kg ha <sup>-1</sup> mm <sup>-1</sup> )
TN	0.40		0.02		0.01		0.97		0.26		0.56		0.06	
F0		7.8a		20767b		6.8b		9.7a		29a		69a		5.5a
F1		7.8a		25227ab		7.4b		9.8a		30a		69a		6.6a
F2		7.5a		30117a		8.9a		10a		29a		68a		7.2a

Pour une variable et un effet donnés, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; TN = fertilisation azotée, P = probabilité d'effet significatif.

PMG = poids de mille grains, NG m<sup>2</sup> = nombre de grain par m<sup>2</sup>, NEP m<sup>2</sup> = nombre d'épis par m<sup>2</sup>, NEIP m<sup>2</sup> = nombre d'épis improductifs par m<sup>2</sup>, IR = indice de récolte, Kbat = coefficient de battage, EUEG = efficence d'utilisation de l'eau pour la production de grain.

**Tableau 12 : Corrélations du rendement avec ses composantes (poids de mille grains par m<sup>2</sup>, nombre de grain par m<sup>2</sup>, nombre d'épis productifs par m<sup>2</sup> et indice de récolte) dans les différentes expérimentations.**

	Contre saison 1998		Contre saison 1999		Hivernage 1997		Hivernage 1998	
	n = 9		n = 9		n = 9		n = 18	
	r	S <sub>0.05</sub>	r	S <sub>0.05</sub>	r	S <sub>0.05</sub>	r	S <sub>0.05</sub>
<b>Condition ETM</b>								
Poids de mille grains	0.33	ns	0.09	ns	0.11	ns	0.11	ns
Nombre d'épis productifs	0.82	*	0.66	*	0.88	*	0.82	*
Nombre de grains m <sup>2</sup>	0.92	*	0.78	*	0.98	*	0.97	*
Indice de récolte	0.20	ns	0.02	ns	0.11	ns	0.24	ns
<b>Condition de déficit hydrique</b>								
Poids de mille grains	0.41	ns	0.41	ns	0.30	ns		
Nombre d'épis productifs	0.96	*	0.72	*	0.86	*		
Nombre de grains m <sup>2</sup>	0.98	*	0.90	*	0.97	*		
Indice de récolte	0.93	*	0.98	*	0.64	ns		

SO 05 = Niveau de signification au seuil de 5% d'après le test de De Bravais-Bearson ;

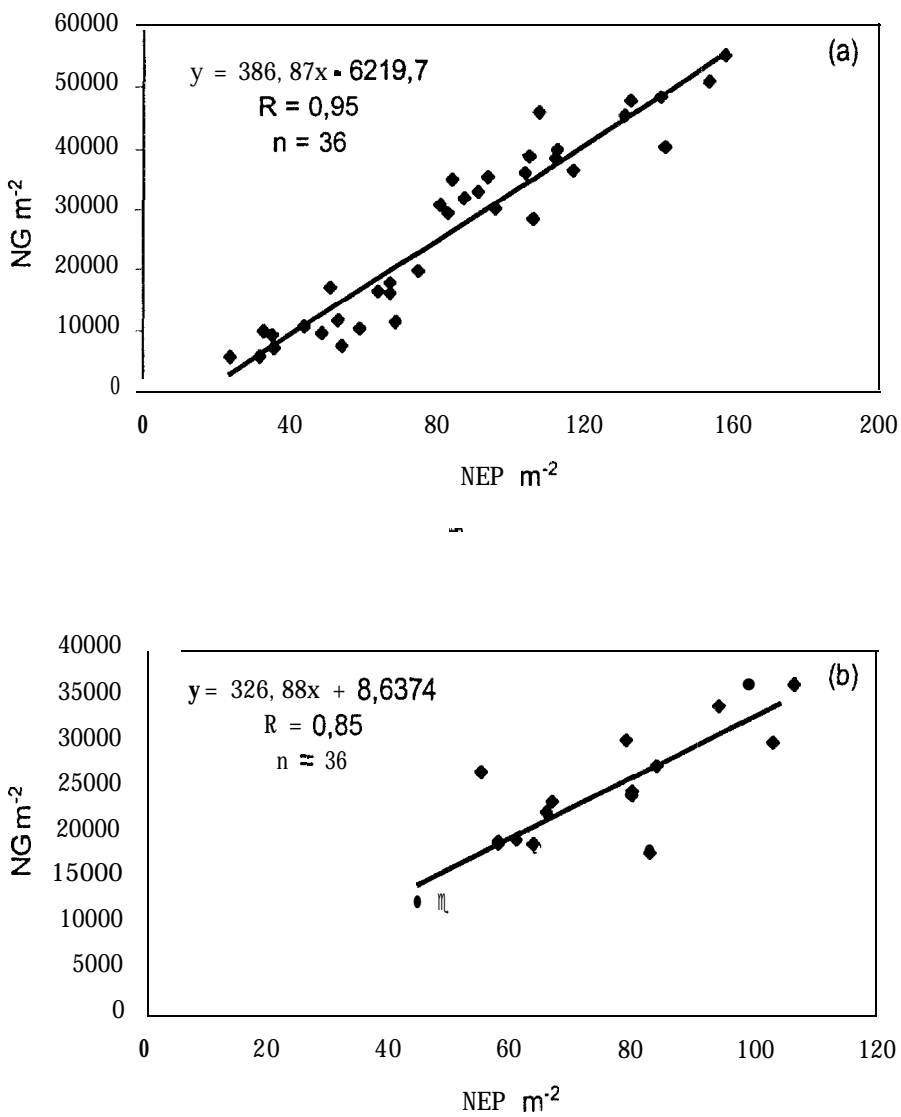
\* = significatif, ns = non significatif

L'efficacité d'utilisation de l'eau pour la production de grains (EUEG = rapport rendement grains sur consommation totale d'eau) est significativement réduite par le déficit hydrique sévère (tableaux 8 et 9). En condition ETM, l'EUEG augmente avec le niveau en azote. Autrement, lorsque l'eau n'est pas limitante la nutrition azotée favorable augmente l'efficacité avec laquelle les plantes utilisent l'eau. Par contre en condition de déficit hydrique, l'EUEG diminue lorsque le niveau en azote augmente (tableaux 8 et 9). Le niveau faible en azote permet ainsi une utilisation plus efficace de l'eau en condition de déficit hydrique.

Ces résultats permettent ainsi de dégager des relations entre le rendement et ses composantes en fonction des conditions d'alimentation hydrique et de nutrition azotée :

- Pour un régime hydrique donné, le PMG est peu variable en fonction du niveau de nutrition azotée. De ce fait, il est moins corrélé au rendement.
- Le NEP  $m^{-2}$  et le NG  $m^{-2}$  sont fortement corrélés au rendement quel que soit le régime hydrique. Ces deux composantes sont étroitement liées et les variations du NEP  $m^{-2}$  expliquent 84 à 95% celles du NG  $m^{-2}$  (figure 17a et b). Les variations des deux composantes restent fortement liées à l'interaction entre l'alimentation hydrique et la nutrition azotée. La nutrition azotée favorable provoque une augmentation du NEP  $m^{-2}$  et du NG  $m^{-2}$  en condition ETM. Par contre en condition de déficit hydrique, la nutrition azotée favorable s'accompagne d'une réduction plus importante de ces composantes. La réduction du NEP  $m^{-2}$  pourrait s'expliquer en partie par l'augmentation du nombre d'épis improductifs (tableaux 8 et 9) témoignant d'un plus remplissage des grains.
- Lorsque l'eau n'est pas limitante, l'IR ne présente aucune liaison avec le rendement et reste presque le même quel que soit le niveau en azote. Cela s'explique par une production de grains qui augmente avec la production de matière sèche totale aérienne (figures 14, 15 et 16), gardant ainsi constant leur rapport. Par conséquent, l'IR qui traduit le coefficient de répartition de la matière sèche vers la production de grains n'est pas modifiée par le niveau en azote. L'indice de récolte varie cependant en fonction de la saison de culture. Il est plus élevé en hivernage (30%) qu'en contre saison (25%). Cela pourrait s'expliquer par des conditions énergétiques plus favorables à la production de matière sèche aérienne en contre saison.

- En condition de déficit hydrique l'IR devient étroitement corrélé au rendement et dépend ainsi de la nutrition azotée. Autrement dit le coefficient de répartition de la matière sèche devient lié au niveau en azote. Ce résultat est fondamental et montre que FO minimise mieux les pertes de rendement. En effet, avec des productions de MST similaire, FO semble présenter en condition de déficit hydrique la meilleure répartition de la MST vers la production de grain comparativement à F1 et F2. Cette différence dans la capacité de répartition de la MST vers la production de grain expliquerait l'absence de corrélation observée précédemment entre la MST et le RG en condition de déficit hydrique (cf. 3.2.1.2).
- La contribution relative du poids moyen d'un grain ( $P_{mg}$  est obtenu à partir de  $PMG$ ) et du  $NG\ m^{-2}$  au rendement grain peut être exprimée par :  $RG = P_{mg} \times NG\ m^{-2}$  (SQUIRE et *al.*, 1984). Le  $P_{mg}$  étant peu variable en fonction de l'azote, par conséquent, une meilleure répartition de la MST vers la production de grain se traduit par une augmentation du terme  $NG\ m^{-2}$ .
- La tendance de FO à développer un meilleur RG en condition de stress, qui découlerait d'une meilleure répartition de la matière sèche vers la production de grains, s'accompagne d'une EUEG plus importante. L'analyse des consommations en eau et de l'évolution de la croissance (indice foliaire et matière sèche) en relation avec le fonctionnement hydrique et photosynthétique du couvert devraient permettre de préciser l'origine de cette différence de comportement.



**Figure 17 : Relation entre le nombre de grains par m<sup>2</sup> (NG m<sup>-2</sup>) et le nombre d'épis productifs par m<sup>2</sup> en contre saison 1998 et 1999 (a) et en hivernage 1997 et 1998 (b).**

### 3.3. Effets des traitements hydriques et azotés sur le développement et la croissance

#### 3.3.1. Développement phénologique

Le tableau 13 présente les phases du développement de la culture de mil au cours des différentes expérimentations. Il n'y a pas de différence dans le déroulement des phases entre les deux essais d'hivernage. Par contre, la durée de culture de ces derniers est plus courte que celle des essais en contre saison. L'allongement de la durée de culture en contre saison (surtout en contre saison 1999) s'explique par l'existence de basses températures nocturnes durant cette période. En effet différents auteurs ont observé que la durée des phases et la longueur totale du cycle dépendent, entre autres, de la somme des températures perçues par la culture (ONG et MONTEITH, 1985). Le cycle de culture plus long de l'essai CS99 par rapport à la CS98 s'explique aussi par la température. Cet allongement s'est opéré durant les phases d'épiaison et de floraison pendant lesquelles la vitesse de formation des épillets dépend essentiellement de la température d'après ONG (1983b) et ONG et SQUIRE (1984). Le déficit hydrique a provoqué aussi un allongement du cycle des plantes stressées par rapport aux plantes irriguées. L'azote n'a pas eu d'effet sur l'initiation des phases phénologiques mais augmente la vitesse de croissance pour une phase donnée.

**Tableau 13 : Déroulement des phases phénologiques au cours des différentes expérimentations**

	Hivernage 1997	Hivernage 1998	Contre saison 1998	Contre saison 1999
Phases phénologiques	Jours après semis			
Levée 50-100%	3 - 5	3 - 5	3 - 5	4 - 10
• Début tallage	16	14	17	18
• 50% tallage	20	18	21	20
*Début montaison	20	18	28	27
• 50% montaison	35	33	32	31
• Début épiaison	41	39	36	37
• 50% épiaison	48	46	41	53
• Début floraison	51	49	46 (ETM) 49 (STR)	55
• 50% floraison	55	53	51 (ETM) 56 (STR)	65 (ETM) 68 (STR)
Début formation grain	60	58	60 (ETM) 63 (STR)	72 (ETM) 75 (STR)
Maturité	84	82	91 (ETM) 93 (STR)	96 (ETM) 99 (STR)



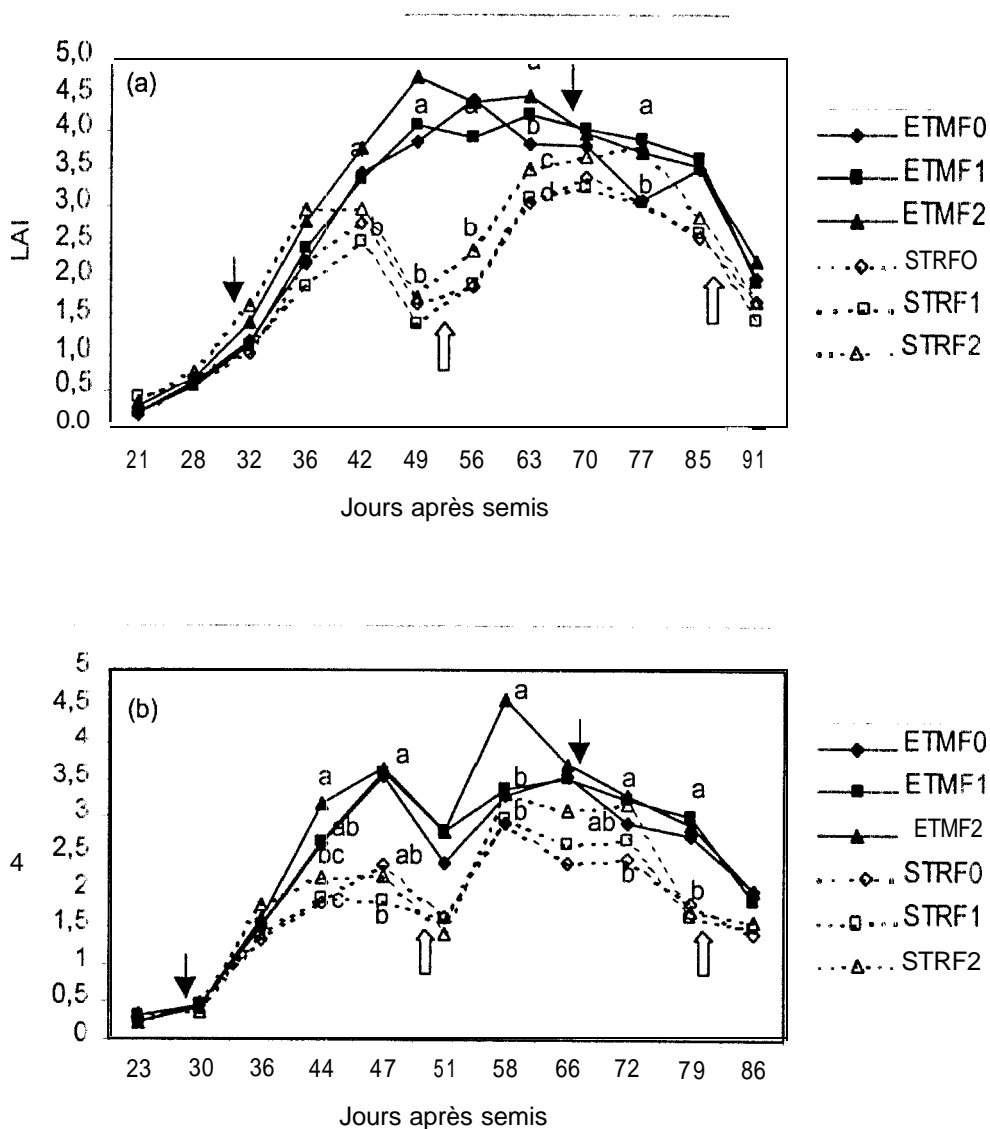
### **3.3.2. Indice de surface foliaire**

La baisse du potentiel hydrique de la plante conduit notamment à la baisse de son potentiel de turgescence. Cet effet se traduit par un ralentissement de l'expansion volumique des tissus, qui a des conséquences négatives sur le développement foliaire (indice foliaire), la captation du rayonnement, la photosynthèse globale, les pertes d'eau et finalement la production. L'indice foliaire joue de ce fait un rôle important dans les échanges au sein du continuum sol-plante-atmosphère. En particulier, la réduction de cette surface d'échange permet, pour une même disponibilité en eau, l'ajustement des pertes d'eau par transpiration aux absorptions racinaires, et le ralentissement du développement du stress à l'unité de surface active (ROBELIN, 1983).

**Contre saison 1998.** L'indice foliaire des plantes irriguées augmente régulièrement pour atteindre, à la floraison, des valeurs maximales de 3.9, 4.1, 4.7 respectivement pour ETMFO, ETMF1 et ETMF2 (figure 18a). A partir de la floraison, l'indice foliaire n'augmente plus et commence à diminuer pour atteindre, en fin de cycle, une valeur moyenne de 2.1 pour l'ensemble des traitements azotés. Chez les plantes stressées, l'effet du premier déficit hydrique sur le LAI apparaît vers 36 jas et devient significatif du 42<sup>ème</sup> jas au 77<sup>ème</sup> jas. Le deuxième déficit n'a pas d'effet significatif sur le LAI. Le LAI maximal moyen (3.2) a été atteint vers le 63<sup>ème</sup> jas par les plantes stressées, c'est à dire en début formation des grains. Quel que soit le régime hydrique, l'effet de l'azote est significatif du 32<sup>ème</sup> au 36<sup>ème</sup> jas mais aussi du 63<sup>ème</sup> au 77<sup>ème</sup> jas. Durant ces périodes, F2 présente un LAI supérieur à ceux de F1 et FO qui sont statistiquement égaux. Même lorsque la différence n'est pas significative, F2 présente en moyenne une valeur de LAI plus élevée sur l'ensemble du cycle.

**Contre saison 1999.** Comme précédemment, le LAI maximal des plantes irriguées (figure 18b) est atteint vers l'épiaison pour ETMF1 et ETMFO (47<sup>ème</sup> jas) et vers la floraison pour ETMF2 (58<sup>ème</sup> jas). L'évolution du LAI des plantes irriguées a été affectée vers le 51<sup>ème</sup> jas par le dysfonctionnement du système d'irrigation durant cette expérimentation (cf figure 10b). L'effet du premier déficit hydrique commence à partir du 44<sup>ème</sup> jas pour devenir significatif vers le 47<sup>ème</sup> jas jusqu'au 58<sup>ème</sup> jas. L'effet du deuxième déficit hydrique a été significatif vers le 79<sup>ème</sup> jas. Les plantes stressées ont atteint leur LAI maximal vers le 58<sup>ème</sup> jas, c'est à dire à la floraison. L'effet de l'azote a été significatif aux 44<sup>ème</sup>, 58<sup>ème</sup> et 72<sup>ème</sup> jas. Au 44<sup>ème</sup> jas le LAI de ETMF2 est légèrement supérieur à ceux de ETMF1 et ETMFO tandis que celui de

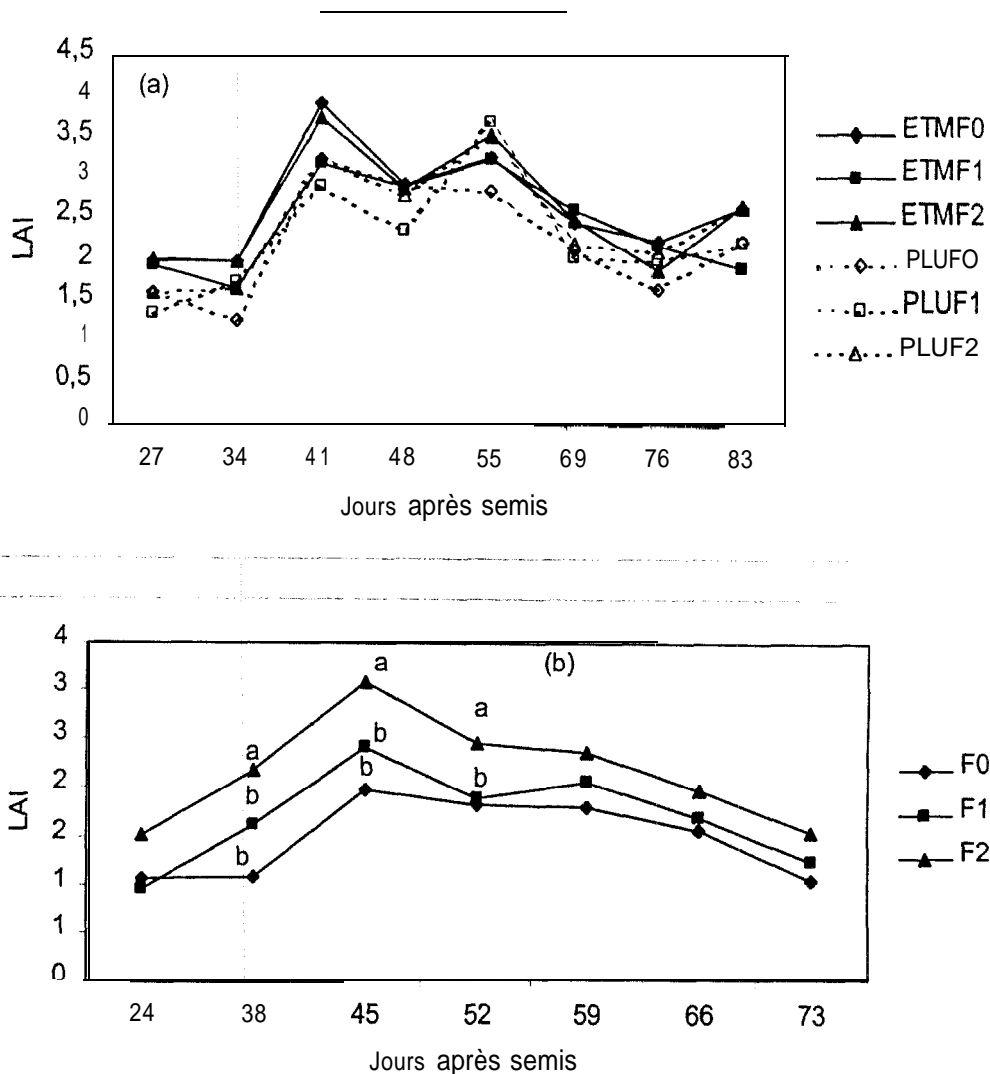
STRF2 est légèrement supérieur à ceux de STRFO et STRF 1. De même au 58<sup>ème</sup> jas, le LAI de F2ETM est supérieur à ceux de ETMFO, ETMF1, STRFO, STRF1 et STRF2 qui sont restés statistiquement égaux. Au 72<sup>ème</sup> jas, les LAI de ETMF1, ETMF2 et STRF2 sont égaux et légèrement supérieurs à ceux ETMFO et STRF1 pendant que les LAI de ces derniers sont aussi légèrement supérieurs à celui de STRFO. Même lorsque la différence n'est pas significative, F2 présente en moyenne une valeur de LAI plus élevée sur l'ensemble du cycle.



**Figure 18 : Evolution de l'indice foliaire au cours du cycle ; (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999 ;**

Les flèches simples indiquent les dates d'application du déficit hydrique et les flèches évidées celles de levée du déficit hydrique. Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

**En hivernage** 1997, la faible contrainte hydrique observée n'a pas eu d'effet significatif sur le LAI sur l'ensemble du cycle. De **même**, l'effet de l'azote n'a pas été significatif (figure 19a). Par contre, **en hivernage** 1998, l'effet de l'azote a été significatif vers le 38<sup>ème</sup> jas jusqu'au 52<sup>ème</sup> jas, période pendant laquelle le LAI de F2 a été significativement supérieur à celui de FO et F1 (figure 19b). Même pendant les périodes où la différence n'a pas été significative, le LAI de F2 est resté en moyenne plus élevé. Durant l'hivernage, le LAI a atteint une valeur maximale à l'épiaison, vers le 41<sup>ème</sup> jas en 1998, et vers le 45<sup>ème</sup> jas en 1999.



**Figure 19 : Evolution de l'indice foliaire au cours du cycle ; (a) hivernage 1997, (b) hivernage 1998.**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

L'analyse de l'évolution de l'indice foliaire permet de dégager différents points relatifs à l'effet des traitements sur la croissance foliaire :

- Pour un régime hydrique donné, l'alimentation azotée favorise la croissance et le développement des feuilles et des talles surtout durant les premières phases de développement.
- Dans les conditions d'alimentation hydrique optimale, le LAI devient maximal à partir de la phase épiaison - début floraison, c'est à dire au moment du développement des organes reproductifs. Le LAI maximal coïncide avec l'arrêt de l'émission ou la réduction du nombre de talles et de feuilles. Cette réduction du tallage correspond, d'après BEGG (1965), au moment où le couvert absorbe le maximum d'énergie. Il explique cette réduction par un début de compétition pour la lumière et les éléments minéraux. Ces observations se rapprochent de celles de COALDRAKE et PEARSON (1985) qui notent que le nombre total de talles basales avant la fin de la différenciation de l'épi dépend en partie de la nutrition azotée.
- Le premier déficit hydrique prolonge la phase de mise en place des organes végétatifs et de ce fait le LAI ne devient maximal qu'en pleine floraison ou en début de formation des grains. Ainsi à l'épiaison le LAI n'étant pas assez développé, la compétition pour la lumière entre les talles est moindre, ce qui permettrait le prolongement du développement végétatif.
- En fin de cycle, la sénescence commence au moment où l'émission de talles et de feuilles ainsi que leur développement sont réduits ou inexistantes. L'effet du deuxième déficit hydrique sur le LAI est alors moins marqué et la réduction du LAI correspond essentiellement à la chute des feuilles et à la régression des talles qui se produisent même chez les plantes irriguées.

### 3.3.3. **Évolution** de **la** biomasse aérienne

#### 3.3.3.1 Evolution de la matière sèche totale (MST)

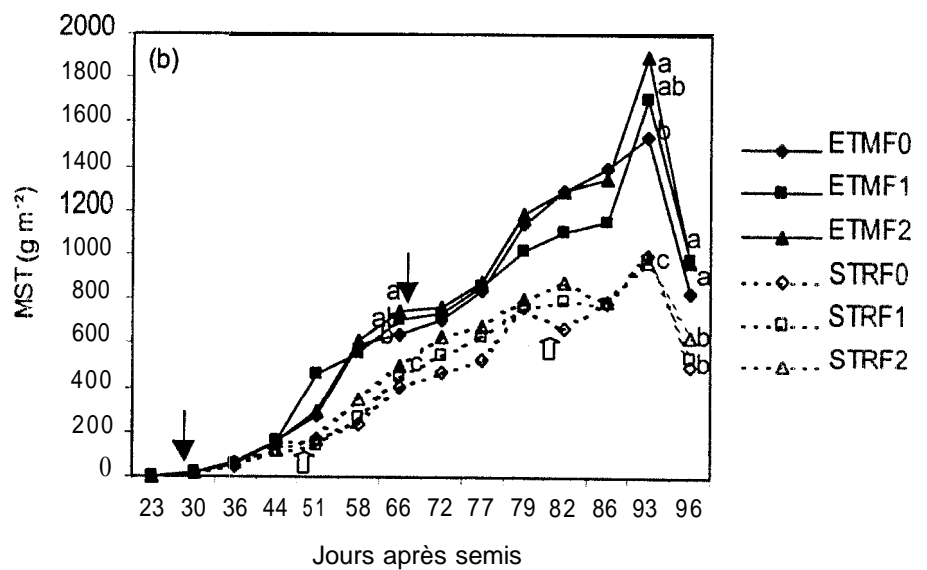
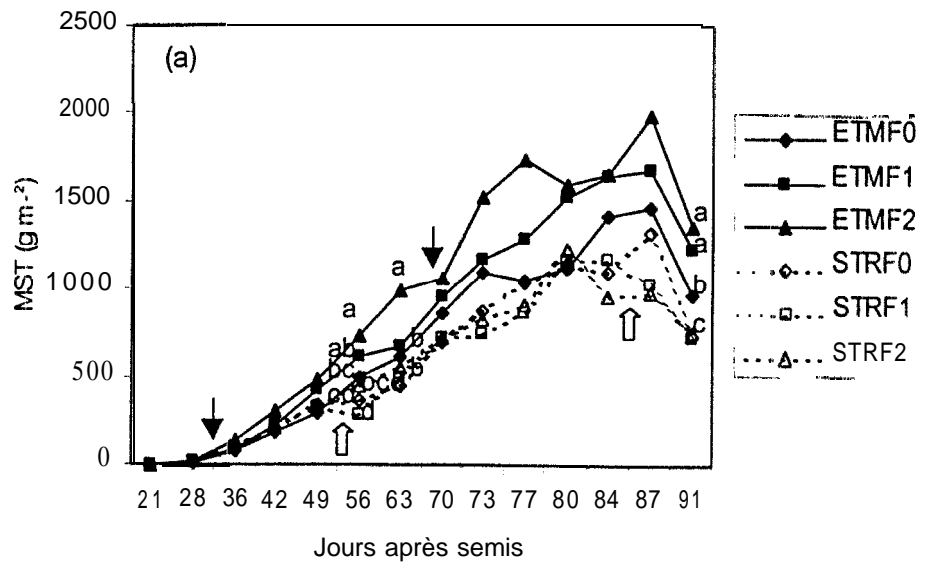
L'évolution de la biomasse s'effectue en trois phases (figures 20 et 21) : une phase de croissance rapide avant la formation des grains, une phase de croissance lente et en fin de cycle, une phase de décroissance correspondant à la sénescence.

Contre *saison* 1998. L'azote a un effet significatif aux 36<sup>ème</sup>, 56<sup>ème</sup>, 63<sup>ème</sup> et 91<sup>ème</sup> jas (figure 20a). L'effet dépressif du premier déficit hydrique est significatif du 49<sup>ème</sup> au 63<sup>ème</sup> jas et ne s'est manifesté qu'au bout de 19 jours (49<sup>ème</sup> jas) de déficit hydrique. Mais son effet s'est prolongé après la reprise d'irrigation (jusqu'à 63 jas).

L'effet dépressif du second stress a également été décalé par rapport à la période d'application, puisqu'il est significatif du 73<sup>ème</sup> au 91<sup>ème</sup> jas, à l'exception du 80<sup>e</sup> jas. En condition ETM, la biomasse tend à augmenter avec la dose d'azote et en fin de cycle, les matières sèches totales de ETMF2 et ETMF1 sont significativement supérieures à celle de ETMFO. Par contre, en condition de déficit hydrique les matières sèches de l'ensemble des traitements azotés sont statistiquement égales sauf à 87 jas. A cette date l'interaction est significative et la croissance de ETMF2 est supérieure à celles de ETMF1 et ETMFO tandis que celle de STRFO est supérieure à celles de STRF1 et STRF2.

Contre *saison* 2009. Comme précédemment, l'effet du premier déficit hydrique sur la croissance est devenu significatif après la reprise de l'irrigation (58<sup>ème</sup> jas) jusqu'à l'application du deuxième déficit hydrique (figure 20b). Avec le deuxième déficit hydrique, la biomasse des stressées reste significativement réduite par rapport à celle des ETM jusqu'en fin de cycle. L'effet de l'azote n'est significatif qu'au 66<sup>ème</sup> jas où F2 présente la matière sèche totale la plus élevée. L'interaction est significative au 93<sup>ème</sup> jas où la MST de ETMF2 est supérieure à celle de ETMF1 et ETMFO tandis que celles des stressées sont statistiquement égales. En fin de cycle, au sein d'un régime hydrique les MST sont statistiquement égales.

Sur les deux essais en contre saison, l'effet du déficit hydrique provoque un ralentissement de la croissance et une diminution de la biomasse finale. Cette diminution est telle que la biomasse finale est similaire pour l'ensemble des traitements azotés. Contrairement au LAI, la croissance totale est moins sensible au premier déficit hydrique. L'effet de l'azote est plus marqué en contre saison 1998 qu'en contre saison 1999.

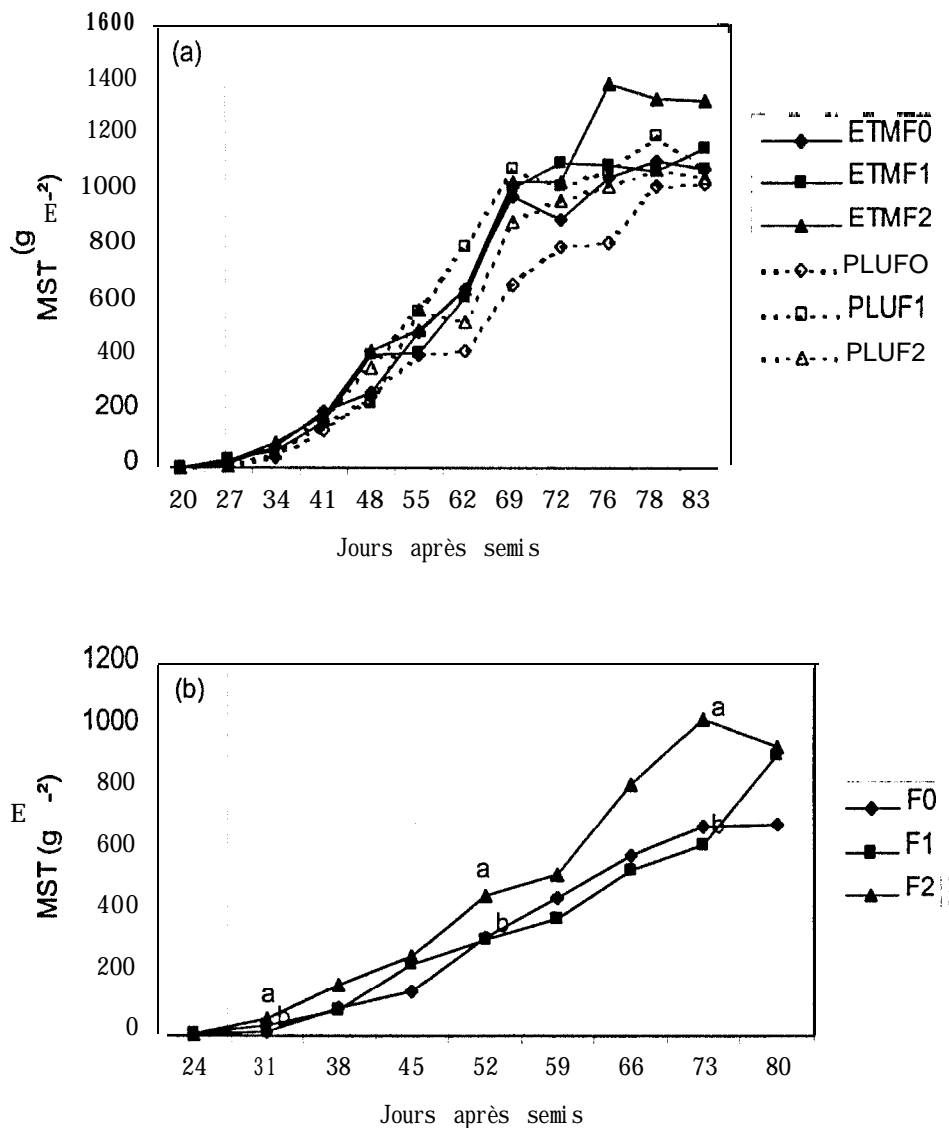


**Figure 20 : Evolution de la matière sèche aérienne totale ; (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999 ;**

Les flèches simples indiquent les dates d'application du déficit hydrique et les flèches évidées celles de levée du déficit hydrique. Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

**Hivernage 1997.** L'effet du faible déficit hydrique n'est pas significatif sur l'évolution de la matière sèche totale (figure 21a). Par contre, l'azote a un effet significatif au 34<sup>ème</sup> et 83<sup>ème</sup> jas, où F2 a une MST supérieure à celles de F0 et F1. L'effet de l'azote ainsi que l'interaction sont significatifs au 78<sup>ème</sup> jas. A cette date, la MST de ETMF2 est supérieure à celle de ETMF1 et ETMFO tandis que les MST des stressées sont statistiquement égales. Si l'on tient compte de l'interaction, il n'existe pas de différence significative entre l'ensemble des traitements. En condition de déficit hydrique faible F1 semble présenter la meilleure croissance.

**Hivernage 1998,** l'effet de l'azote est significatif aux 24<sup>ème</sup>, 31<sup>ème</sup>, 52<sup>ème</sup> et 73<sup>ème</sup> jas où la MST de F2 est supérieure à celle de F1 et FO (figure 21b).



**Figure 21 : Evolution de la matière sèche aérienne totale ; (a) hivernage 1997, (b) hivernage 1998.**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

### 3.3.3.2 Evolution du poids sec grain (PSG)

La croissance du grain comprend une phase qui correspond à la division et à la multiplication des cellules de l'endosperme, et une phase de remplissage proprement dit correspondant à l'accumulation des réserves (MAITI et BIDINGER, 1978; SIBAND, 1981) provenant des organes végétatifs. L'évolution du poids sec des grains (figure: 22 et 23) montre que les phases de croissance active se terminent par une phase de décroissance du poids sec des grains. Cette chute du poids des grains s'expliquerait par une photosynthèse post-floraison insuffisante pour assurer à la fois les besoins parasites des talles qui régressent et le remplissage des grains (JACQUINOT et POUZET, 1975; POUZET, 1974).

**Contre saison 1998.** L'effet du déficit hydrique sur le poids sec des grains (PSG°) est significatif à l'exception du 80<sup>ème</sup> jas. L'effet de l'azote ainsi que l'interaction sont significatifs aux 73<sup>ème</sup>, 84<sup>ème</sup>, 87<sup>ème</sup> et 91<sup>ème</sup> jas. En condition ETM le PSG tend à augmenter avec le niveau en azote (figure 22a ). Cette augmentation est en relation avec celle de la matière sèche totale. En condition de déficit hydrique, l'évolution est inversée, puisque les PSG les plus élevés sont généralement observés pour FO.

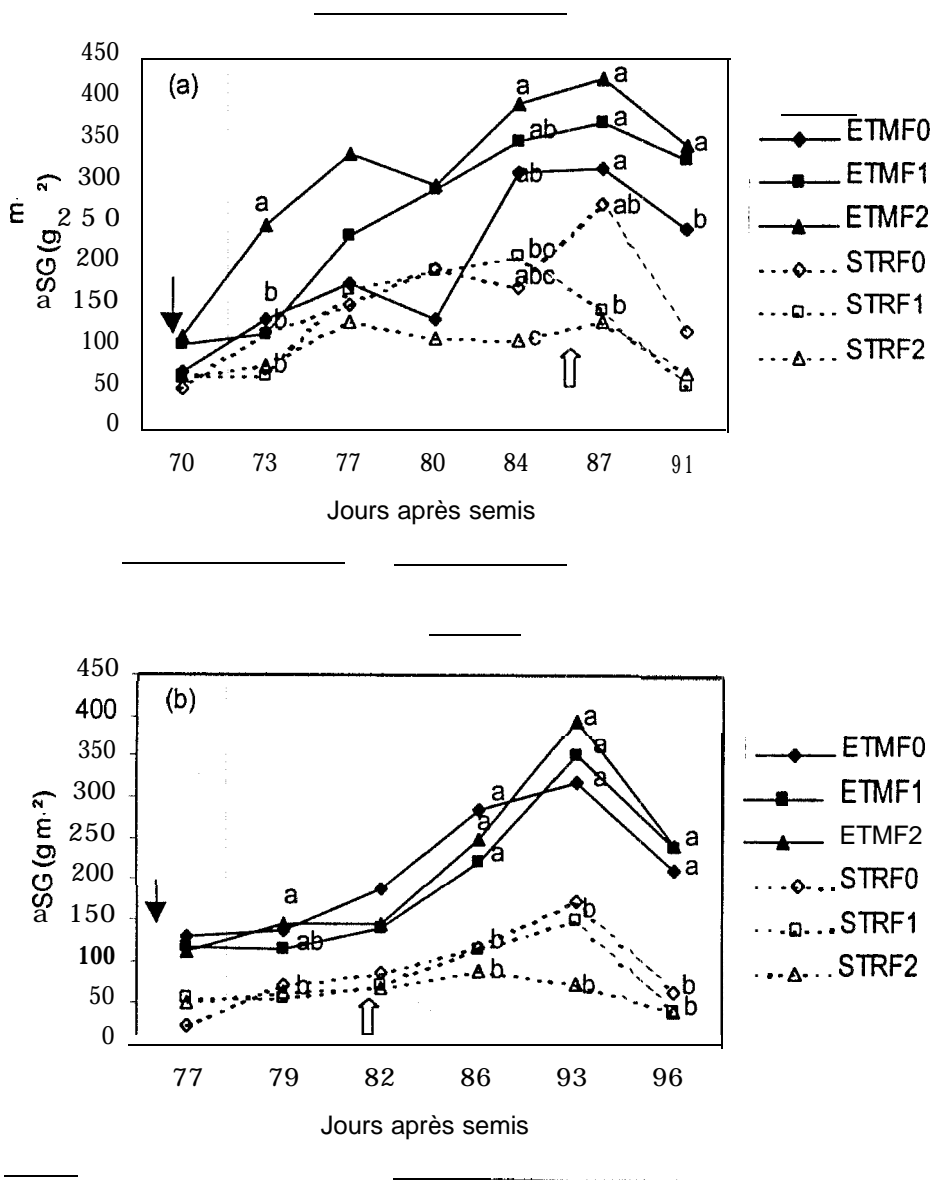
**Contre saison 1999.** L'effet de l'azote n'est pas significatif au cours de l'évolution du PSG (figure 22b). Par contre, le déficit hydrique provoque une diminution significative du PSG. Un effet significatif de l'interaction entre la dose d'azote et le régime hydrique est observé aux 79<sup>ème</sup> jas, 93<sup>ème</sup> et 96<sup>ème</sup> jas. Bien que F2 présente, en moyenne, le PSG le plus élevé en condition ETM et FO en condition de déficit hydrique, il n'existe pas de différence significative au sein d'un régime hydrique en fin de cycle.

En **hivernage** 1997. L'effet du déficit hydrique n'est pas significatif sur l'évolution du PSG (figure: 23a). Par contre l'effet de l'azote est significatif au 83<sup>ème</sup> jas. A ce moment, F2 a le poids sec moyen le plus élevé. L'interaction est significative au 62<sup>ème</sup> jas sans différences significatives entre l'ensemble des traitements. Mais l'étude en fonction du régime hydrique montre qu'en conditions ETM, c'est effectivement F2 qui a le PSG le plus élevé, **mais** en conditions pluviales (faible stress), c'est F1. Il semble donc: qu'en condition de déficit hydrique faible, une dose moyenne d'azote favoriserait mieux la production de grains.

En **hivernage 1998**, l'effet de l'azote n'est significatif qu'au 73<sup>ème</sup> jas pour le poids sec des grains (figure 23b). Mais, à la récolte (figure 15d) les différences sont devenues pas significatives et les rendements les plus élevés sont observés pour F1

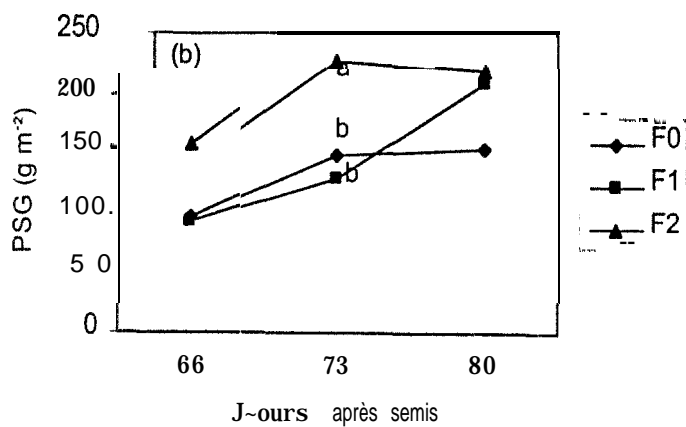
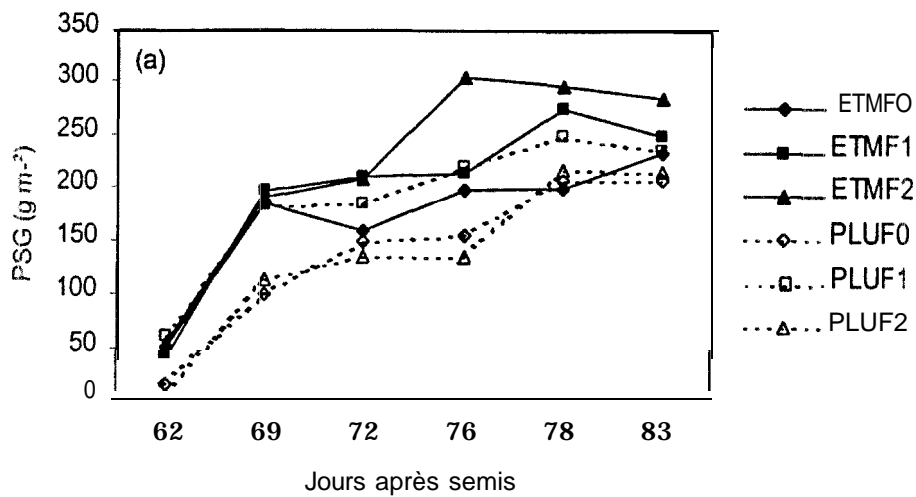


et F2. Ces observations sont en accord avec celles obtenues en conditions ETM des précédents essais.



**Figure 22 : Evolution du poids sec grain ; (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999,**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.



**Figure 23 : Evolution du poids sec grain , (a) hivernage 1997 et (b) hivernage 1998.**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

Bien que l'effet de l'azote soit moins marqué, il interagit avec le régime hydrique sur la croissance des grains. L'évolution comparée de la MST et du PSG permet ainsi de d'expliquer les différences observées précédemment au niveau des composantes du rendement en condition de déficit hydrique. En effet, même lorsque les matières sèches totales ne sont pas différentes, la part d'allocation de cette matière sèche vers les grains est plus importante pour les niveaux d'azote faible. Plus la matière sèche allouée aux organes reproducteurs est importante, plus le nombre d'épis évoluant vers la production de grains augmente et le nombre d'épis non productifs diminue (cf tableaux 7 et 8). L'augmentation du nombre d'épis productifs entraîne, par conséquent, celle du nombre de grains qui dépend également du nombre d'épillets et d'ovules fécondés. Ces processus de formation de l'épi sont influencés par les conditions prévalant lors de la montaison et de la floraison. La vitesse de formation des épillets dépend essentiellement de la température (ONG et SQUIRE, 1984) et le nombre d'épillets de la photopériode (BEGG et BURTON, 1971), des conditions d'alimentation hydrique (HENSON et MAHALAKSHMI, 1985), de la nutrition azotée (COALDRAKE et PEARSON, 1985), de l'énergie lumineuse interceptée (ONG et SQUIRE, 1984). Cependant, l'analyse du coefficient de battage a montré qu'au sein d'un régime hydrique le pourcentage de fécondation est le même quel que soit le niveau d'azote. Les facteurs climatiques de variations de ces paramètres étant égaux pour l'ensemble des traitements hydriques et azotés, on peut considérer que le nombre d'épis est le facteur déterminant le nombre de grains.

### **3.4. Effets des traitements hydriques et azotés sur la mobilisation et l'efficacité d'utilisation de l'azote**

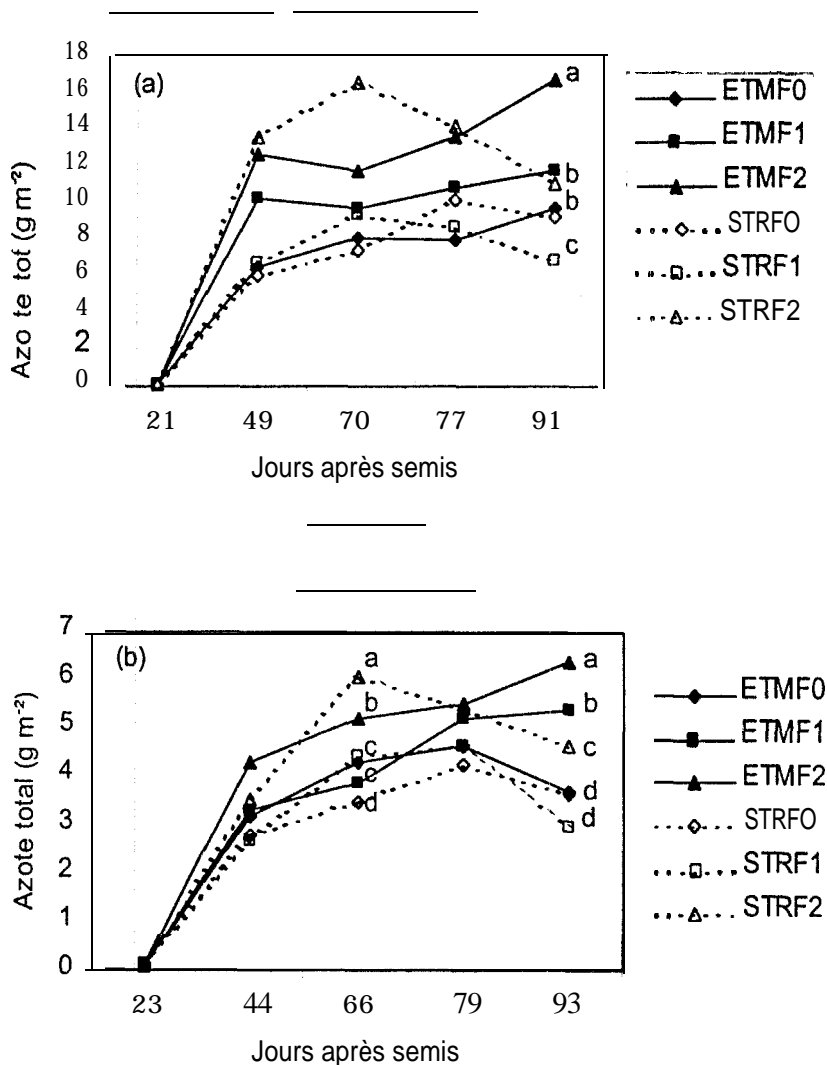
#### **3.4.1. Évolution de l'azote mobilisé par la matière sèche aérienne**

L'analyse des teneurs en azote et la mesure des quantités de matière sèche produites à différentes phases de développement des plantes permettent d'estimer les mobilisations d'azote et de suivre leur évolution en cours de cycle.

Contre **saison** 1998. L'effet de la fertilisation azotée sur l'azote mobilisé par la biomasse aérienne devient significatif vers le 49<sup>ème</sup> jas jusqu'à fin de cycle (figure 24a). Durant cette période, sur l'ensemble des régimes hydriques, l'azote prélevé augmente avec la fertilisation azotée. L'effet du premier déficit hydrique n'est pas significatif. Cependant, il semble favoriser les prélèvements d'azote par STRF2 durant la période de reprise de l'irrigation. Le deuxième déficit hydrique provoque une diminution de l'azote mobilisé au moment où l'azote mobilisé par les plantes ETM augmente. La diminution de l'azote mobilisé chez les stressées devient significative vers la fin de cycle (91<sup>ème</sup> jas). Cependant, la diminution de l'azote prélevé par STRFO intervient plus tardivement. Vers la fin de cycle, l'interaction entre le régime hydrique et le niveau en azote devient significative. Les quantités d'azote mobilisé par ETMF1, ETMFO, STRF2 et STRFO sont significativement supérieures à celle de STRF1 et inférieures à celle de ETMF2.

Contre saison 1999. Le premier déficit hydrique provoque une réduction de l'azote mobilisé par la biomasse aérienne mais son effet n'est pas significatif (figure 24b). L'effet de la fertilisation azotée devient significatif vers le 66<sup>ème</sup> jas, c'est-à-dire durant la période de reprise de l'irrigation. A cette date, l'azote mobilisé par la biomasse aérienne augmente alors avec la fertilisation azotée. Même si l'effet du premier déficit hydrique n'est toujours pas significatif, son interaction avec la fertilisation azotée devient significative vers le 66<sup>ème</sup> jas. Ainsi la quantité d'azote mobilisé au 66<sup>ème</sup> jas par STRF2 est significativement supérieure à celle de ETMF2, elle-même supérieure à celle de ETMFO, ETMF1 et STRF1. La quantité d'azote prélevé par STRFO est significativement la plus faible. Comme précédemment, le premier déficit hydrique semble avoir un arrière effet positif sur la quantité d'azote mobilisé à la reprise de l'irrigation. Vers le 79<sup>ème</sup> jas, la quantité d'azote mobilisé par STRFO et STRF1 est ralentie par le deuxième déficit hydrique tandis que l'azote mobilisé par STRF2 diminue. A partir du 79<sup>ème</sup> jas jusqu'en fin de cycle, l'azote mobilisé par les plantes stressées diminue significativement. Il en est de même de l'azote mobilisé par ETMFO. Vers la fin de cycle, la dose d'azote, le régime hydrique: ainsi

que leur interaction ont des effets significatifs sur les quantités d'azote mobilisé. La quantité d'azote mobilisé par ETMF2 est significativement supérieure à celle de ETMF1, elle-même supérieure à celle de STRF2. Les quantités d'azote prélevé par ETMFO, STRFO et STRF1 sont significativement plus faibles.

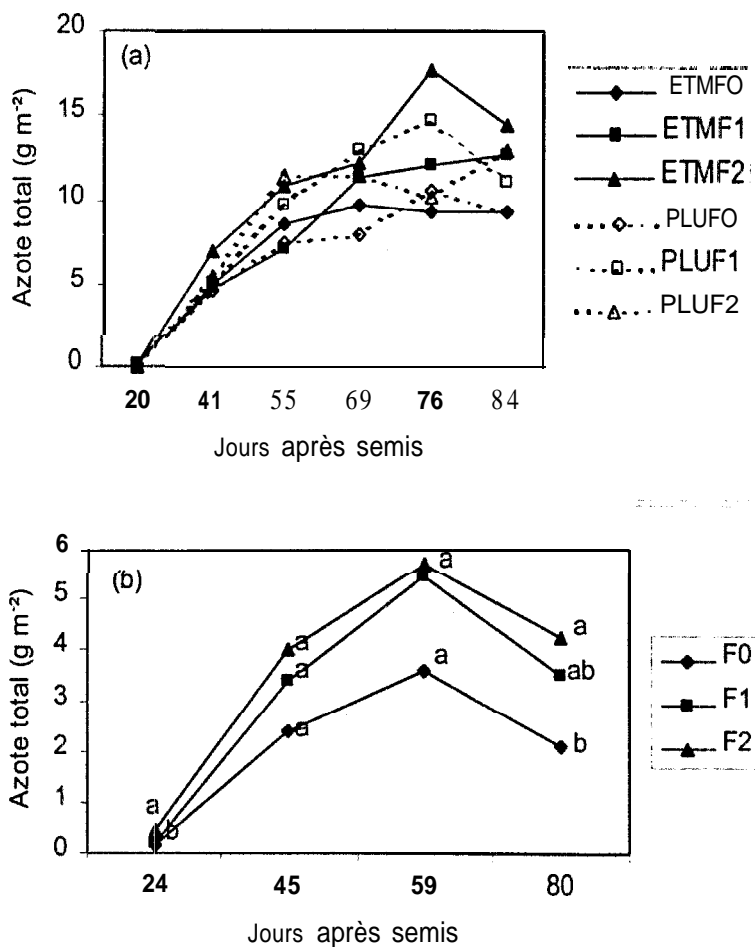


**Figure 24 : Évolution de l'azote mobilisé par la biomasse aérienne dans les différents traitements : (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999.**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

**Hivernage 1997.** Un faible déficit hydrique s'est manifesté en hivernage 1997, vers le 20<sup>ème</sup> jas, et en fin de cycle (voir chapitre 3.2). L'effet de la fertilisation azotée sur l'azote mobilisé par la biomasse aérienne est significatif aux 55<sup>ème</sup> et 84<sup>ème</sup> jas où les quantités d'azote mobilisé par F2 et F1 sont supérieures à celle de FO (figure 25a). Au 76<sup>ème</sup> jas, contrairement à leur interaction, les effets simples des traitements hydriques et azotés ne sont pas significatifs. Lorsque l'azote mobilisé par PLUF1 et PLUFO augmente celui de PLUF2 diminue. Ainsi l'effet du déficit hydrique de fin de cycle affecte plus PLUF2 que PLUF1 et PLUFO. Après le déficit hydrique la quantité d'azote mobilisé par PLUF2 augmente de nouveau tandis que celle de PLUF1 et PLUFO diminue.

**Hivernage 1998.** L'effet de l'azote est significatif aux 24<sup>ème</sup> et 80<sup>ème</sup> jas. Les conditions d'alimentation hydrique étant égales, l'azote mobilisé tend à augmenter avec les niveaux de fertilisation azotée (figure 25b).



**Figure 25 : Évolution de l'azote mobilisé par la biomasse aérienne dans les différents traitements, hivernage 1997 (a) et hivernage 1998 (b).**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

L'étude des quantités d'azote mobilisé par les parties aériennes fait apparaître que :

- en contre saison, le premier déficit hydrique, bien que sévère ne réduit pas significativement la quantité d'azote mobilisé par la biomasse aérienne. Cependant, à la reprise de l'irrigation, il induit un arrière effet positif sur la quantité d'azote mobilisé surtout par STRF2. Cette amélioration de l'absorption de l'azote pourrait s'expliquer par une meilleure colonisation du sol en profondeur en condition de déficit hydrique (cf. 4.1.3). De plus, au niveau anatomique le rnil présenterait certaines particularités comme un exoderme bien développé et des cellules sclérenchymateuses encerclant le faisceau vasculaire, qui limiteraient la perte de contact avec les agrégats du sol en phase de dessèchement (RATNASWAMI (1960) in DO (1994)). Ce qui expliquerait la capacité du mil à absorber l'eau et l'azote à un niveau élevé de contrainte hydrique.
- Le déficit hydrique de fin de cycle réduit significativement la quantité d'azote mobilisé. Cette diminution de l'azote mobilisé est plus précoce chez STRF2 que chez STRF1 et STRFO. Le mécanisme précédent (meilleure colonisation du sol) ne permet pas d'expliquer totalement le maintien temporaire de l'absorption chez STRF1 et STRFO durant cette période. En effet, non seulement la croissance des racines est ralentie après la floraison (SQUIRE et al., 1987) mais aussi la mise en œuvre de ce mécanisme au moment où les grains sont en plein remplissage s'accompagne, de surcroît, d'une chute de rendement (BATCHO et al., 1990). Ce n'est pas le cas ici car le rendement, de STRFO reste supérieur à celui de STRF2. La meilleure absorption de l'azote par les niveaux en azote faible pourrait s'expliquer par le maintien d'un état hydrique plus satisfaisant. L'analyse du fonctionnement hydrique devrait permettre de discuter ce point.
- la plus grande partie de l'azote mobilisé (79 à 100%) est absorbée avant la floraison quel que soit le régime hydrique. Ces résultats se rapprochent de ceux obtenus sur le blé avec 64 à 100% d'azote mobilisé à la floraison (CLARKE et al., 1990). Les diminutions de l'azote mobilisé, surtout en fm de cycle, s'expliquent par un ralentissement ou arrêt de l'absorption associé aux pertes d'azote par défoliation et volatilisation (CLARKE et al., 1990).

La biomasse aérienne étant réduite par le déficit hydrique, le maintien de l'absorption de l'azote, observé précédemment, aboutit à sa concentration plus élevée dans les organes des plantes stressées (feuilles, tiges et grains) surtout chez le traitement STRF2 (tableau 14). Cette augmentation des concentrations en azote est plus marquée lors du premier déficit hydrique qui intervient au moment où s'effectue l'essentiel de l'absorption de l'azote. De même, elle est généralement plus importante en contre saison 1998 qu'en contre saison 1999.

L'analyse du tableau 15 (contre saison 1998) montre que l'augmentation de la concentration en azote total suite au déficit hydrique s'accompagne aussi d'élévation de la concentration en azote minéral (azote nitrique et azote ammoniacal). Cette accumulation d'azote minéral, en particulier d'azote nitrique, induite par le déficit hydrique a déjà été signalée par HANWAY et ENGLEHORN (1958) cités par SINHA et NICHOLAS (1981), et TALOUIZITE et CHAMPIGNY, (1988); et se produit surtout lorsque l'azote absorbé est élevé. Ainsi l'azote mobilisé étant plus important en contre saison 1998 comparativement à la contre saison 1999, cela explique que l'accumulation soit plus importante en CS98 (tableaux 15 et 16). L'accumulation de ces formes d'azote suggère l'existence de perturbations dans leur incorporation par les enzymes clés du métabolisme de l'azote, la nitrate réductase et la glutamine synthétase. L'implication de ces enzymes dans le métabolisme de l'azote en condition de déficit hydrique sera discutée plus loin.

**Tableau 14 : Concentration en azote total des feuilles (NF), tiges (NT) et grains (NG) vers la fin des déficits hydriques, contre saison 1998 et contre saison 1999.**

	Contre saison 1998					Contre saison 1999				
	% NF 49 jas	% NT 49 jas	% NF 77 jas	% NT 77 jas	%NG	% NF 44 jas	% NT 44 jas	% NF 79 jas	% NT 79 jas	%NG
ETMF0	1.83	1.00	0.91	0.69	1.60	2.38	1.49	0.79	0.31	0.63
ETMF1	2.26	1.39	1.38	0.56	1.71	2.42	1.75	0.89	0.36	1.05
ETMF2	2.43	1.41	1.46	0.51	1.90	3.02	2.28	0.90	0.28	1.02
STRF0	2.10	1.31	1.74	0.74	2.02	2.33	1.34	0.88	0.36	1.27
STRF1	2.63	2.12	1.95	0.80	2.06	2.58	1.95	0.99	0.41	1.31
STRF2	3.15	3.01	2.54	1.33	2.21	3.18	2.36	1.4	0.17	1.85



**Tableau 15 : Concentration en azote nitrique et ammoniacal des feuilles (NO<sub>3</sub>F, NH<sub>4</sub>F) et tiges (NO<sub>3</sub>T, NH<sub>4</sub>T) vers la fin des déficits hydriques, contre saison 1998.**

	Premier déficit hydrique				Deuxième déficit hydrique			
	% NO <sub>3</sub> F 49 jas	% NO <sub>3</sub> T 49 jas	% NH <sub>4</sub> F 49 jas	% NH <sub>4</sub> T 49 jas	% NO <sub>3</sub> F 77 jas	% NO <sub>3</sub> T 77 jas	% NH <sub>4</sub> F 77 jas	% NH <sub>4</sub> T 77 jas
ETMF0	0.10	0.07	0.24	0.10	0.06	0.06	0.08	0.07
ETMF1	0.14	0.24	0.36	0.13	0.07	0.04	0.08	0.06
ETMF2	0.18	0.38	0.32	0.17	0.07	0.06	0.14	0.06
STRF0	0.17	0.18	0.42	0.15	0.07	0.06	0.15	0.07
STRF1	0.25	0.55	0.42	0.22	0.10	0.14	0.17	0.08
STRF2	0.57	1.16	0.59	0.32	0.21	0.39	0.28	0.10

**Tableau 16 : Concentration en azote nitrique et ammoniacal des feuilles (NO<sub>3</sub>F, NH<sub>4</sub>F) et tiges (NO<sub>3</sub>T, NH<sub>4</sub>T) vers la fin des déficits hydriques, contre saison 1999.**

	Premier déficit hydrique				Deuxième déficit hydrique			
	% NO <sub>3</sub> F 44 jas	% NO <sub>3</sub> T 44 jas	% NH <sub>4</sub> F 44 jas	% NH <sub>4</sub> T 44 jas	% NO <sub>3</sub> F 79 jas	% NO <sub>3</sub> T 79 jas	% NH <sub>4</sub> F 79 jas	% NH <sub>4</sub> T 79 jas
ETMF0	0.221	0.151	0.122	0.088	0.014	0.025	0.07	0.032
ETMF1	0.105	0.287	0.158	0.063	0.095	0.014	0.091	0.021
ETMF2	0.154	0.683	0.158	0.256	0.018	0.011	0.088	0.018
STRF0	0.105	0.182	0.161	0.084	0.081	0.021	0.056	0.028
STRF1	0.297	0.203	0.123	0.07	0.053	0.014	0.147	0.014
STRF2	0.139	0.434	0.158	0.102	0.053	0.028	0.123	0.018

Les tableaux 17 et 18 présentent les quantités d'azote exporté par la biomasse aérienne et les grains à la récolte dans les différentes expérimentations,

Pour les essais **en contre saison** (tableau 17) les effets du régime hydrique et de la fertilisation azotée ainsi que leur interaction sont significatifs sur l'azote total exporté par la biomasse et les grains. En condition ETM, la quantité d'azote exporté par la biomasse et les grains augmente avec la fertilisation azotée. En condition de déficit hydrique, STRF2 tend à exporter plus d'azote biomasse tandis que STRFO tend à exporter plus d'azote grain. La meilleure capacité de STRFO à maintenir son absorption au moment où les grains sont en plein remplissage tend à lui conférer des rendements azote grains et grains plus élevés. Il apparaît ainsi que le maintien de l'absorption, durant le remplissage des grains, est en relation avec un meilleur transfert des composés azotés et carbonés vers l'élaboration du rendement grain. COX *et al.*, (1985) ont obtenu un résultat similaire en comparant trois variétés de blé. En effet, ils ont montré que l'azote assimilé après la floraison explique 27 à 39% de la variation de rendement en grain et en protéine grain entre les cultivars.

**En hivernage** 1997 (tableau, 18), l'effet du déficit hydrique n'est pas significatif sur l'azote exporté par la biomasse et les grains. L'effet de l'azote n'est significatif que sur l'azote exporté par la biomasse. En effet, l'azote biomasse augmente avec les niveaux en azote. Bien que non significatif, l'azote grain tend aussi à augmenter avec les niveaux de fertilisation azotée en condition ETM tandis qu'en condition de déficit hydrique faible, c'est la dose moyenne (F1) qui tend à présenter une valeur d'azote grain plus élevée.

**En hivernage** 1998 (tableau 18), l'azote exporté par la biomasse et les grains augmente en fonction de la fertilisation azotée comme dans les conditions ETM des essais précédents.

Il est intéressant de noter que les quantités d'azote mobilisé et d'azote exporté par l'ensemble des traitements sont plus élevées la seconde année que la première aussi bien en contre saison qu'en hivernage. Ce point sera discuté lors de l'analyse des niveaux d'azote dans le sol.

**Tableau 17 : Azote total exporté par la biomasse aérienne et les grains à la récolte, contre saison.**

	Contre saison 1998				Contre saison 1999			
	<i>P</i>	Azote exporté (gN m <sup>-2</sup> )	<i>P</i>	Azote grains (gN m <sup>-2</sup> )	<i>P</i>	Azote exporté (gN m <sup>-2</sup> )	<i>P</i>	Azote grain (gN m <sup>-2</sup> )
<b>RH</b>	<b>0.0001</b>		<b>0.0001</b>		<b>0.0113</b>		0.0028	
ETM		12.60a		5.35a		5.18a		2.11a
STR		9.01b		1.7b		3.78b		0.70b
<b>TN</b>	<b>0.0001</b>		0.054		<b>0.0001</b>		0.0285	
F0		9.42b		3.16a		3.71b		1.08b
F1		9.22b		3.36a		4.24b		1.53a
F2		13.77a		4.06a		5.53a		1.61a
<b>Inter.</b>	0.011		0.0008		<b>0.0015</b>		<b>0.0051</b>	
ETMFO		9.671,		3.91b		3.72d		1.33b
ETMF 1		11.62b		5.57a		5.42b		2.52a
ETMF2		16.51a		6.57a		6.46a		2.47a
STRFO		9.17b		2.41c		3.69d		0.82cb
STRF 1		6.82c		1.15c		2.98d		0.53c
STRF2		11.02b		1.54c		4.66c		0.74cb

**Tableau 18 : Azote total exporté par la biomasse aérienne et les grains à la récolte, hivernages.**

	Hivernage 1997				Hivernage 1998			
	<i>P</i>	Azote exporté (gN m <sup>-2</sup> )	<i>P</i>	Azote grain (gN m <sup>-2</sup> )	<i>P</i>	Azote exporté (gN m <sup>-2</sup> )	<i>P</i>	Azote grain (gN m <sup>-2</sup> )
<b>RH</b>	0.187		0.149					
ETM		12.13a		5.20a				
STR		11.07a		4.03a				
<b>TN</b>	<b>0.003</b>		<b>0.151</b>		10.041		<b>0.014</b>	
F0		9.32b		3.51a		5.95b		2.11b
F1		11.85a		4.84a		8.51ab		3.50a
F2		13.63a		5.49a		9.43a		4.28a
<b>Inter.</b>	0.644		0.186					
ETMFO		9.35a		3.88a				
ETMF 1		12.66a		5.14a				
ETMF2		14.39a		6.58a				
PLUFO		9.30a		3.14a				
PLUF 1		11.03a		4.54a				
PLUF2		12.87a		4.40a				

Pour une variable et un effet donné, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; RH = régime hydrique, TN = fertilisation azotée, *P* = probabilité d'effet significatif.

### **3.42. Efficience d'utilisation (EUN) et indice de récolte de l'azote (IRN)**

L'efficience d'utilisation de l'azote (EUN) est définie par MOLL et al., (1982) comme le rapport entre le rendement en grain et l'azote total exporté. L'indice de récolte de l'azote (IRN) correspond au rapport entre l'azote grain et l'azote total exporté (COX et al., 1986).

**Contre** saison. L'efficience d'utilisation et l'indice de récolte de l'azote sont réduits significativement par le déficit hydrique (tableau 19). L'EUN diminue lorsque le niveau en azote augmente aussi bien en condition ETM qu'en condition de déficit hydrique. Le niveau d'azote faible (FO) présente ainsi la meilleure EUN. De même l'azote exporté étant plus élevé en contre saison 1998, les EUN de cette année sont plus faibles comparativement à celles de la contre saison 1999. Comme chez le blé (CLARKE et al., 1990), l'IRN réagit de la même façon que l'IR grain, c'est à dire en étant corrélé au rendement en condition de stress (voir chapitre 4.1.3)

En **hivernage 1997**, le faible déficit hydrique réduit significativement l'EUN (tableau 20) mais n'a pas d'effet significatif sur l'IRN. L'EUN tend à diminuer lorsque le niveau en azote augmente aussi bien en condition ETM qu'en condition de déficit hydrique. **11** en est de même **en hivernage 1998** (tableau 20).

L'étude de l'efficience d'utilisation et de l'indice de récolte de l'azote permet de retenir que :

- L'EUN diminue lorsque le niveau en azote ou l'azote exporté augmente aussi bien en condition ETM qu'en condition de déficit hydrique. L'EUN est cependant fortement réduite par le déficit hydrique. Elle est en moyenne plus élevée en contre saison qu'en hivernage probablement à cause des différences dans les consommations en eau comme cela a été observé par CLARKE et al., (1990). De plus, l'ensoleillement plus important en contre saison provoque une augmentation de l'assimilation qui peut expliquer en partie ces différences. Les valeurs d'EUN en condition ETM sont similaires à celles obtenues par CLARKE et al., (1990) chez le blé.
- Fat- contre ces mêmes auteurs observent chez le blé des IRN nettement supérieurs (71 à 85%) à ceux du mil (tableaux 19 et 20). Les IR et IRN faibles du mil sont en relation avec son fort développement végétatif (LAMBERT, 1983a) qui limite ses potentialités céréalières” La faible utilisation du potentiel photosynthétique (JACQUINOT, 1970) et de l'azote mobilisé explique la non

efficacité des doses élevées d'azote chez Le mil. En condition de déficit hydrique ces indices tendent à être plus élevés lorsque le niveau en azote est faible. Ces observations montrent la nécessité de raisonner la fertilisation azotée pour assurer la meilleure productivité compatible avec les exigences de rentabilité et de gestion de la fertilité du sol.

La répartition des substances carbonées et azotées vers les grains à l'origine des différences observées dépend de la remobilisation et du transport, processus fortement conditionnés par l'état hydrique des plantes. Il apparaît donc intéressant de caractériser l'état hydrique des plantes pour mieux préciser le fonctionnement du couvert.

**Tableau 19 : Efficience d'utilisation (EUN) et indice de récolte de l'azote (IRI?) : contre saison 1998 et 1999.**

	Contre saison 1998				Contre saison 1999			
	P	EUN (g g <sup>-1</sup> )	P	IRN (%)	P	EUN (g g <sup>-1</sup> )	P	IRN (%)
<b>RH</b>	<b>0.0014</b>		<b>0.0022</b>		<b>0.0008</b>		<b>0.0037</b>	
ETM		24.8a		42.7a		46.2a		40.2a
STR		9.0b		18.6b		13.2b		18.6b
<b>TN</b>	<b>0.0083</b>		0.0784		<b>0.0038</b>		0.37	
F0		19.1a		33.1a		37.1a		28.9a
F1		18.1a		32.2a		28.9b		32.1a
F2		13.5b		26.7a		23.2b		27.2a
<b>Inter.</b>	<b>0.047</b>		<b>0.0255</b>		0.198		<b>0.14</b>	
ETMFO		25.3ab		40.3a		56.8a		35.8a
ETMF 1		28.3a		48.3a		44.2a		46.4a
ETMF2		20.9b		39.7a		37.7a		38.5a
STRFO		12.9c		25.9b		17.4b		22.1b
STRF1		7.9d		16.2c		13.6b		17.9b
STRF2		6.2d		13.7c		8.6b		15.9b

**Tableau 20 : Efficience d'utilisation (EUN) et indice de récolte de l'azote (IRN) : hivernage 1997 et 1998.**

	Hivernage 1997				Hivernage 1998			
	P	EUN (g g <sup>-1</sup> )	P	IRN (%)	P	EUN (g g <sup>-1</sup> )	P	IRN (%)
<b>RH</b>	<b>0.0047</b>		0.055					
ETM		16.8a		42.4a				
STR		13.0b		36.0a				
<b>TN</b>	0.355		0.776		0.177		<b>0.0012</b>	
F0		15.7a		37.8a		25.6a		35a
F1		15.2a		40.3a		24.1a		41b
F2		13.8a		39.5a		23.1a		45c
<b>Inter.</b>	<b>0.613</b>		0.303					
ETMFO		17.74a		41.5a				
ETMF1		16.39a		40.3a				
ETMF2		16.29a		45.5a				
PLUFO		13.66a		34.0a				
PLUF1		14.00a		40.3a				
PLuF2		11.32a		33.6a				

Pour une variable et un effet donnés, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; RH = régime hydrique, TN = fertilisation azotée, P = probabilité d'effet significatif.

### 3.5. Effets des traitements hydriques et azotés sur le fonctionnement du couvert

L'état hydrique foliaire résulte du bilan entre le flux d'eau entrant à travers le xylème et la perte d'eau par transpiration. Le flux d'eau vers la feuille résulte de la différence de potentiel hydrique entre le sol et la feuille. Parmi les stratégies mises en œuvre par la plante pour éviter le dessèchement des feuilles, la réduction de la transpiration par la régulation stomatique occupe une place importante à cause de sa relation avec la photosynthèse (TARDIEU, 1996). Par conséquent, l'état hydrique foliaire ne dépend pas seulement des états hydriques du sol et de l'air mais aussi des régulations propres à la plante (FAMBRINI et *al.*, 1994).

L'analyse de la réponse du couvert au déficit hydrique a été conduite à partir des mesures effectuées au midi solaire du potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_f$ ), du « Crop Water Stress Index (CWSI), de la conductance stomatique ( $G_s$ ), de la transpiration et de la photosynthèse nette ( $P_n$ ).

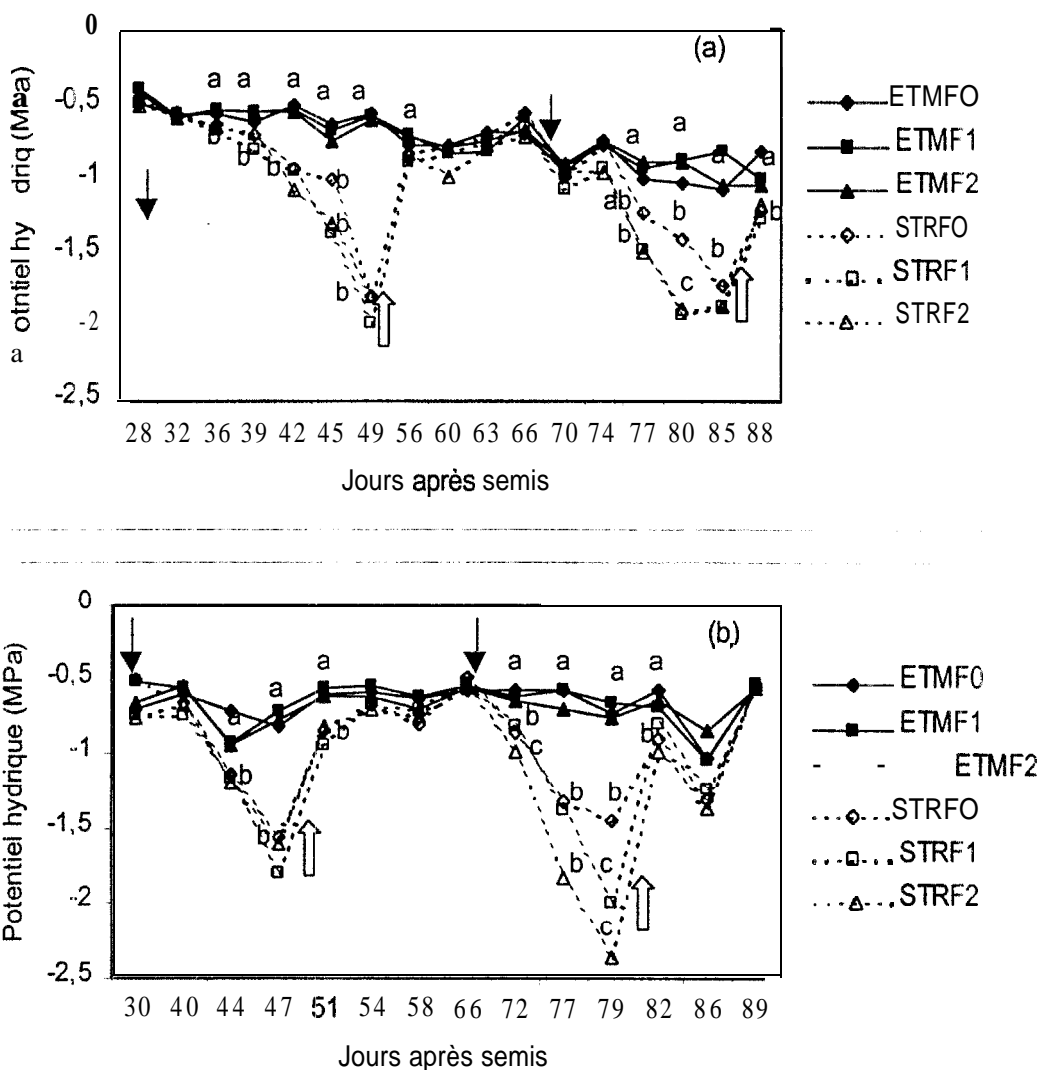
#### 3.5.1. Évolution du potentiel hydrique foliaire

**Contre saison** 1998. Le potentiel hydrique des plantes irriguées a varié entre -0.49 et -1.1 MPa sans différence significative entre les traitements azotés (figure 26a). Au cours du dessèchement du sol le potentiel hydrique foliaire des plantes stressées a diminué par rapport à celui des irriguées pour atteindre des valeurs de -1.98 et -1.86 MPa respectivement vers la fin du premier et du deuxième stress hydrique. A ces dates là, les différences entre les traitements azotés ne sont pas significatives. Cependant l'abaissement du potentiel hydrique a été plus rapide pour F1 et F2 contrairement à FO. En effet, au 45<sup>ème</sup> jas pour le premier stress, et aux 77 et 80<sup>ème</sup> jas pour le second, les potentiels de F1 et F2 ont été significativement inférieurs à ceux de FO. L'interaction a été significative au 80<sup>ème</sup> jas. La différence de potentiel hydrique foliaire observée au cours de l'établissement du déficit hydrique est à mettre en relation avec la différence de potentiel hydrique du sol (cf. figure 12).

**Contre saison** 2000. Le  $\Psi_f$  des plantes irriguées a varié entre -0.55 et -1.04 MPa sans différence significative entre les niveaux de fertilisation azotée (figure 26b). Lors des déficits hydriques, les  $\Psi_f$  des plantes stressées ont diminué significativement par rapport aux plantes irriguées. Contrairement à la CS98, la fertilisation azotée n'a pas eu d'effet significatif sur la diminution du  $\Psi_f$  durant la première période de déficit hydrique. Par contre, elle a induit des différences significatives lors de la deuxième période de stress hydrique. Ainsi aux 72<sup>ème</sup> et

77<sup>ème</sup> jas, FO et F1 présentent des  $\Psi_f$  supérieurs à celui de F2, tandis qu'au 79 jas le  $\Psi_f$  de FO reste élevé et supérieur à ceux de F1 et F2 avec une interaction significative.

Le premier stress a été plus long mais moins intense que le second, avec des valeurs atteintes respectivement de -0.56 et -0.85 Mpa. La différence de vitesse d'installation du déficit hydrique qui en résulte explique aussi la différence de comportement des traitements entre les deux périodes de stress hydrique. La différence entre les deux périodes peut s'expliquer par les conditions climatiques caractérisées par des températures faibles en début de cycle (cf. figure 4a, b et c).

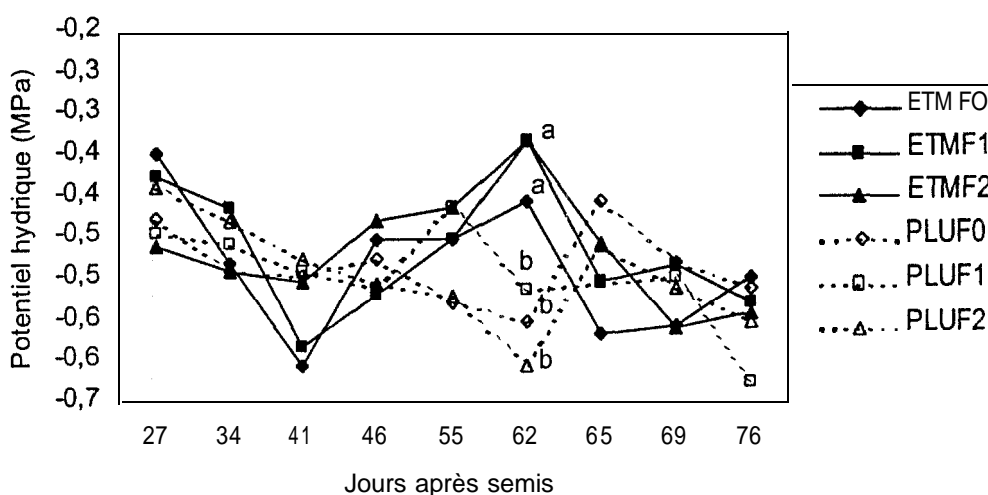


**Figure 26 : Evolution du potentiel hydrique foliaire (a) expérimentation en contre saison 1998, (b) expérimentation en contre saison 1999 ;**

Les flèches simples indiquent les dates d'application du déficit hydrique et les flèches évidées celles de levée du déficit hydrique. Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre, ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.



**Hivernage 1997.** Le  $\Psi_f$  a varié entre -0.33 et -0.66 MPa (figure 27). Une différence entre les plantes stressées et les plantes irriguées n'a été observée qu'au 62<sup>ème</sup> jas c'est à dire entre la pleine floraison et le début de formation des grains. Durant cette période les pluies ont été rares et insignifiantes (cf figure 9). Aucune différence n'a été observée entre les niveaux de traitements azotés quel que soit le régime hydrique.



**Figure 27 : Evolution du potentiel hydrique foliaire au cours de l'expérimentation hivernage 1997.**

Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

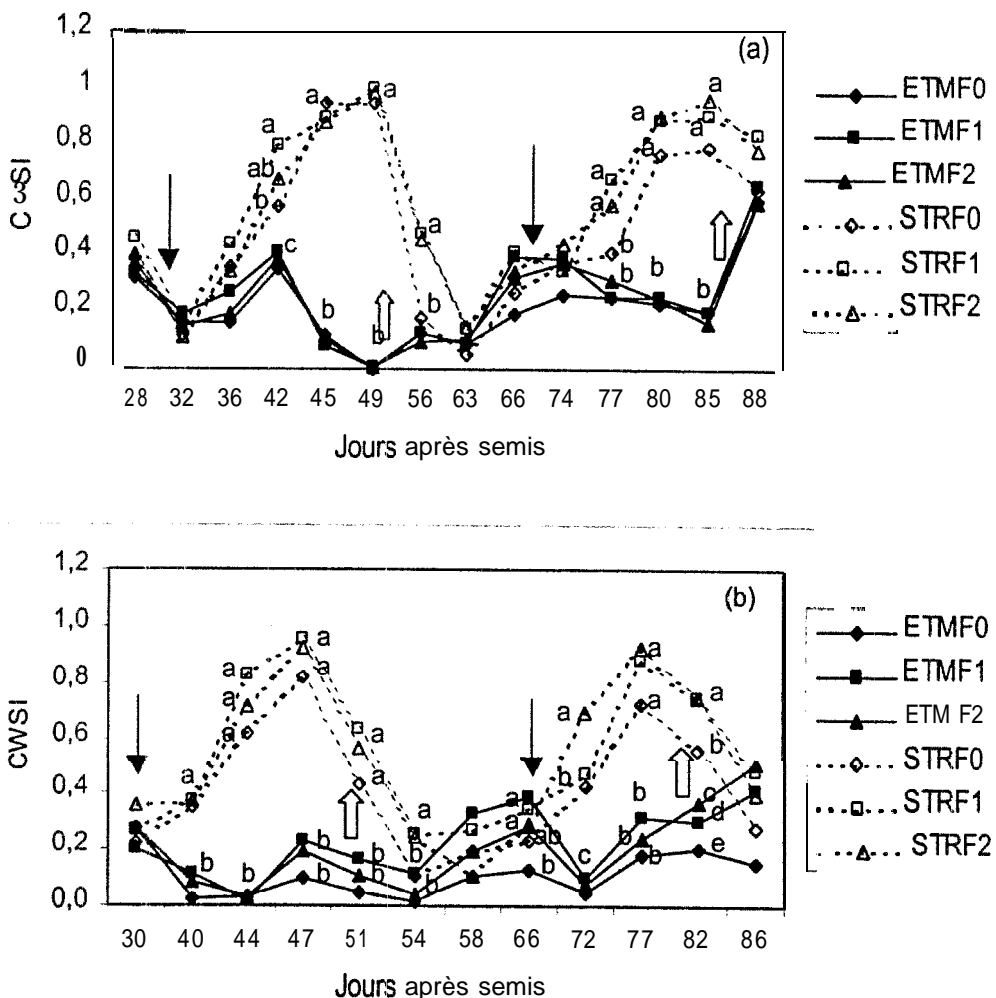
### 3.5.2. **Évolution** du CWSI

Le CWSI représente un paramètre indicatif de l'état hydrique (indice de stress) du couvert. Le CWSI est relié essentiellement à la régulation stomatique de la transpiration et à ses effets sur les échanges thermiques (JACKSON, 1982). Il prend ainsi en compte une partie de la variabilité environnementale à travers le DPV utilisé dans son calcul.

**Contre saison 1998.** Le CWSI a varié chez les plantes irriguées entre 0 et 0.4 au cours du cycle pour atteindre la valeur de 0.6 pendant la sénescence en fin de cycle (figure 28a). Lors des déficits hydriques, le CWSI augmente significativement pour atteindre des valeurs moyennes de 0.97 et 0.88 respectivement au premier et au deuxième stress hydrique. Une différence significative a été également observée en fonction de la fertilisation azotée aux 42<sup>ème</sup> et 77<sup>ème</sup> jas où le CWSI de FO a été inférieur à ceux de F1 et F2. L'interaction entre le déficit hydrique et la fertilisation azotée a été significative au 77<sup>ème</sup> jas. Après la reprise de l'irrigation suite au

premier déficit hydrique, le CWSI de FO rejoint celui des irriguées avec une valeur significativement inférieure à celles de F1 et F2.

**Contre** saison 1999. Le CWSI des plantes irriguées a varié entre: 0 et 0.39 pour atteindre une valeur maximale de 0.5 à la sénescence (figure 28b). Comme pour le potentiel hydrique, pendant le premier déficit hydrique aucune différence n'a été observée entre les traitements azotés. Cependant, l'effet de l'azote est significatif au 54<sup>ème</sup> jas et STRFO récupère plus rapidement ; se retrouvant ainsi avec un CWSI significativement inférieur à ceux de STRF1 et STRF2. Au cours du deuxième déficit hydrique, l'effet de l'azote est significatif du 66<sup>ème</sup> au 86<sup>ème</sup> jas et l'interaction aux 72<sup>ème</sup> et 82<sup>ème</sup> jas. Même lorsque les différences ne sont pas toujours significatives, les valeurs de STRFO sont toujours plus faibles que celles de STRF1 et STRF2, témoignant d'un meilleur état hydrique pour STRFO.



**Figure 28 : Evolution du « Crop Water Stress Index » ou CWSI (a) expérimentation en contre saison 1998, (b) expérimentation en contre saison 1999 ;**

Les flèches simples indiquent les dates d'application du déficit hydrique et les flèches évidées celles de levée du déficit hydrique. Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keuls.

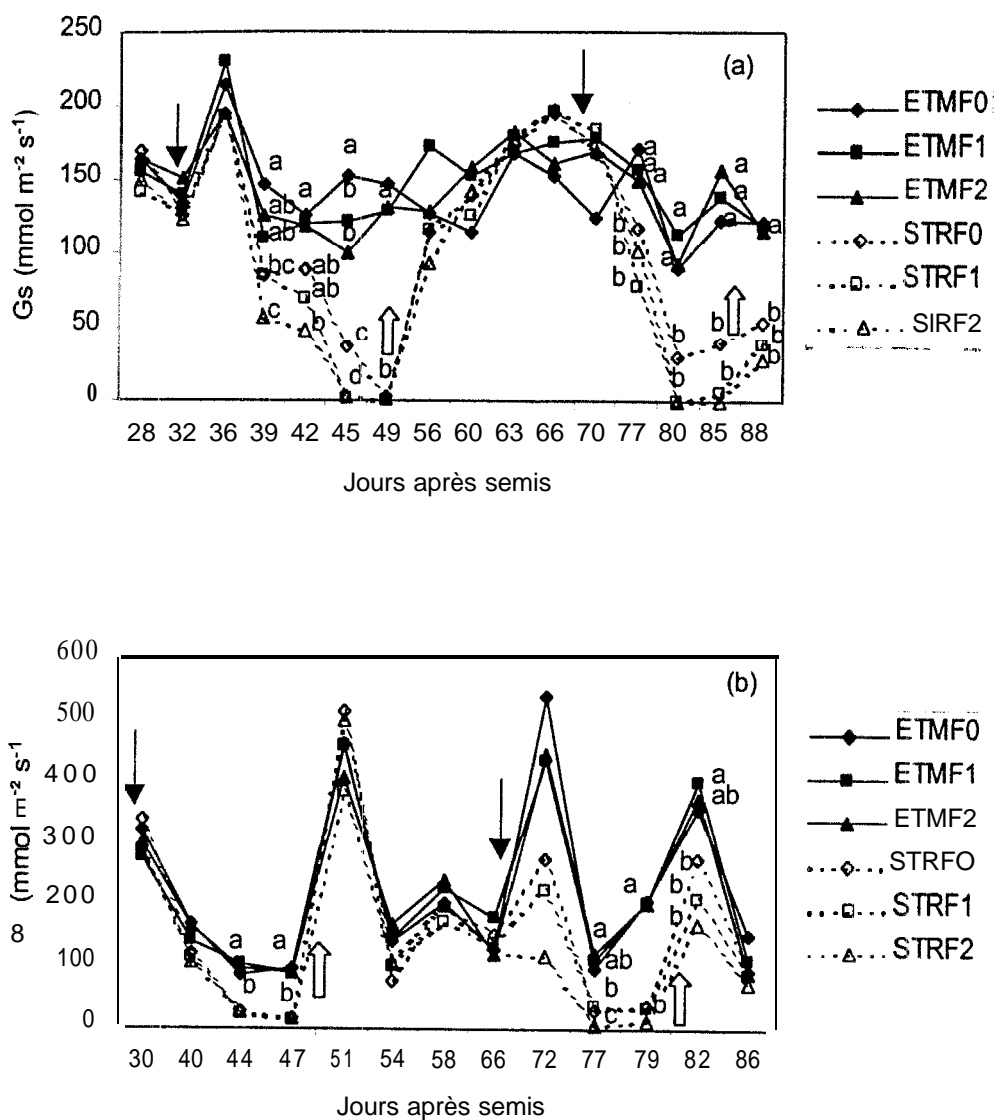
### **3.5.3. Évolution de la conductance stomatique et de la transpiration**

Contre **saison** 1998. La conductance stomatique ( $G_s$ ) des plantes irriguées a été très variable avec des valeurs comprises entre 90 et 229  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (figure 29a). Aucune différence stable n'apparaît entre les niveaux de fertilisation azotée, même si aux 39<sup>e</sup> et 45<sup>e</sup> jas, ETMFO atteint les valeurs les plus élevées. L'analyse des valeurs moyennes de  $G_s$  sur le cycle confirme qu'il n'y a pas de différences significatives entre ETMFO (142  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), ETMF1 (149  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et ETMF2 (144  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Durant le déficit hydrique, la conductance des plantes stressées diminue fortement pour atteindre des valeurs proches ou égales à 0. Cependant, les valeurs de  $G_s$  de STRO sont restées toujours supérieures à celles de STRF1 et STRF2. (figure 29a). Au cours du premier stress hydrique, les valeurs de conductance de STRFO et STRF1 sont légèrement supérieures à celles de STRF2 au 39<sup>ème</sup> et 42<sup>ème</sup> jas. Mais au 45<sup>ème</sup> jas, la  $G_s$  de STRFO devient significativement supérieure à celles de STRF1 et STRF2. Au deuxième déficit hydrique, bien que FO montre une tendance à maintenir une  $G_s$  plus élevée, aucune différence significative n'a été notée. Cependant, l'analyse de la conductance moyenne sur le cycle montre que la conductance de FO (108  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) est significativement supérieure à celles de F1 (96  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et F2 (93  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

**Contre saison** 1999. La conductance stomatique des plantes irriguées a varié entre 87 et 537  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en fonction des stades de développement, des apports d'eau et des conditions climatiques (figure 29b). Aux 77<sup>ème</sup> et 82<sup>ème</sup> jas ETMF2 et ETMF1 présentent respectivement les conductances les plus élevées. Cependant, les valeurs de conductance moyenne sur le cycle n'indiquent pas de différence entre ETMFO (228  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), ETMF1 (222  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et ETMF2 (217  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Au cours du premier déficit hydrique, la  $G_s$  des plantes stressées a diminué de façon significative par rapport aux plantes irriguées mais sans différence entre les niveaux en azote. Au deuxième stress, la conductance des plantes stressées diminue aussi comparativement aux plantes irriguées. Une différence significative a été observée au 77<sup>ème</sup> jas où FO et F1 présentent des valeurs plus élevées que F2. Lorsque l'on considère les valeurs de conductance moyenne sur le cycle, STRFO présente une conductance significativement supérieure à celles de STRF1 et STRF2 soit des valeurs respectives de 166, 141 et 134  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .



**Figure 29 : Evolution de la conductance stomatique foliaire (a) expérimentation en contre saison 1998; (b) expérimentation en contre saison 1999 ;**

Les flèches simples indiquent les dates d'application du déficit hydrique et les flèches évidées celles de levée du déficit hydrique. Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

Hivernage 2007. Le déficit hydrique n'a pas provoqué une différence significative dans la régulation stomatique de la transpiration (figure 30) malgré une différence de potentiel hydrique au 62<sup>ème</sup> jas (cf. figure 27).

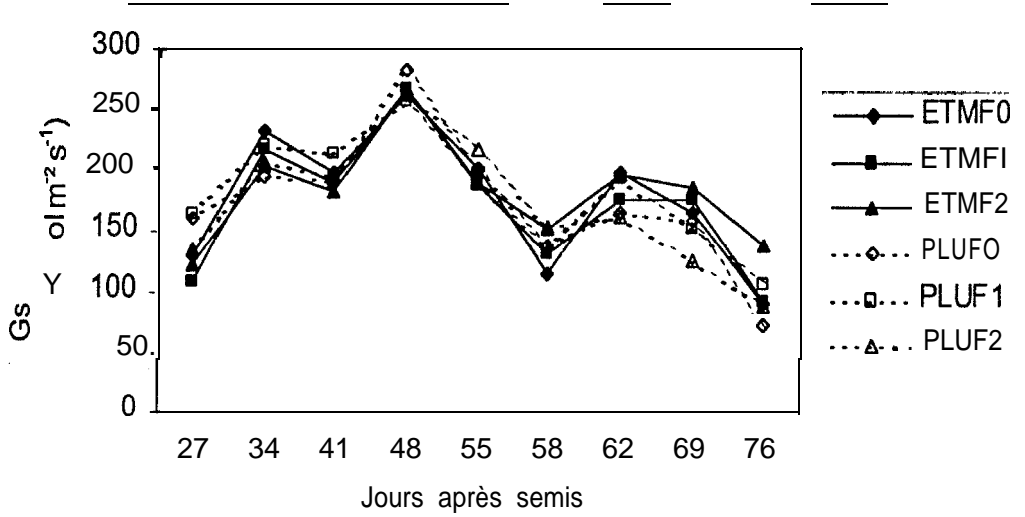
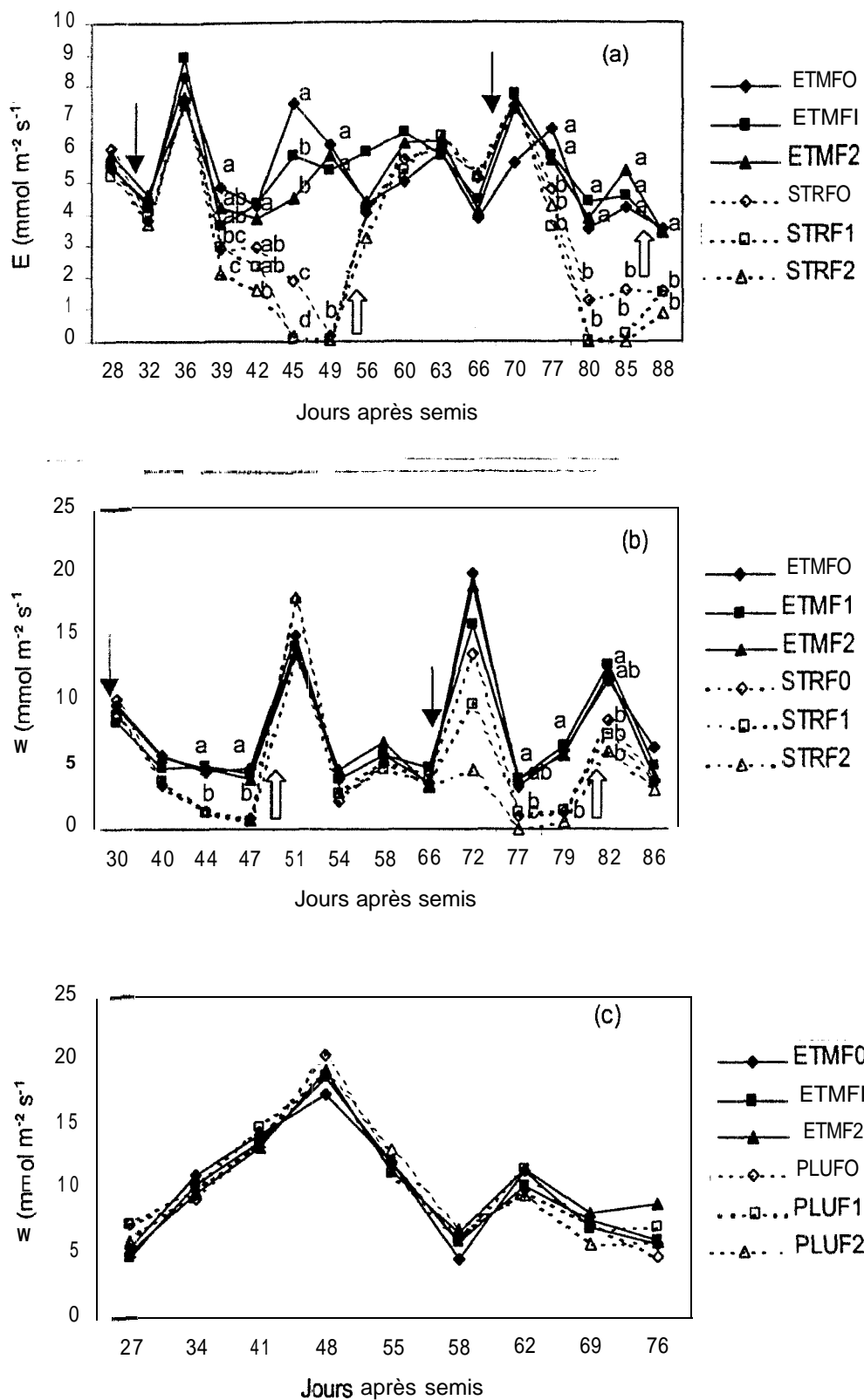


Figure 30 : Evolution de la conductance stomatique foliaire, hivernage 1997.

L'analyse effectuée au niveau de la transpiration montre les mêmes variations que celles de la conductance stomatique (figures 31a, b et c) montrant ainsi une étroite relation déjà connue entre la transpiration et la conductance stomatique.



**Figure 31 : Evolution de la transpiration foliaire, (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999, (c) hivernage 1997 ;**

Les flèches simples indiquent les dates d'application du déficit hydrique et les flèches évidées celles de levée du déficit hydrique ; E = transpiration ; Pour une date donnée, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.

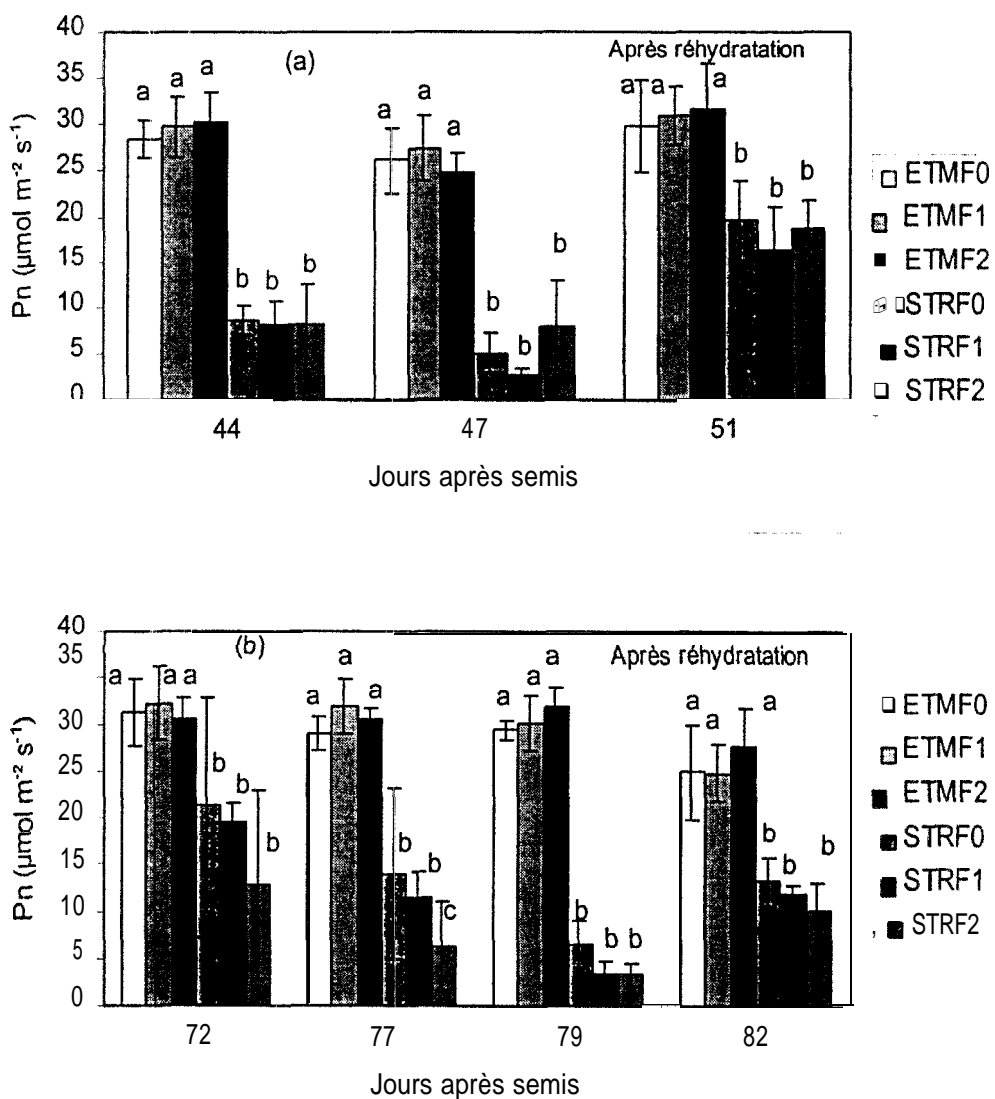
#### 3.5.4. *Évolution de la photosynthèse*

Le rendement en grain du mil dépend, d'une part de la photosynthèse globale et, d'autre part de la répartition des assimilats entre la paille et le grain (JACQUINOT, 1971). La photosynthèse globale, quant à elle, est reliée à l'indice foliaire et à l'activité photosynthétique foliaire (CORTES et SINCLAIR, 1986). L'effet dépressif du déficit hydrique sur l'activité photosynthétique foliaire peut résulter d'une baisse de la conductance et/ou d'une altération de l'appareil photosynthétique (KAISER, 1987; SARDA et *al.*, 1992). Dans les feuilles des plantes en C4 comme le mil, le ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase représente 10 à 25% des protéines solubles (SCHMITT et EDWARDS, 1981) et le phosphoénolpyruvate carboxylase 10% (BROWN, 1978). A cause de la fraction importante: de l'azote foliaire intervenant dans la constitution de l'appareil photosynthétique, plusieurs études ont relié le taux d'assimilation foliaire au contenu en azote foliaire (OSMAN et MILTHORPE, 1971; RAWSON et HACKET, 1974; YOSHIDA et CORONEL, 1976) mais la relation n'est pas linéaire (TAKANO et TSUNODA, 1971; WONG, 1979). Ainsi à partir d'un certain contenu en azote foliaire, l'azote augmente la quantité de chlorophylle et de protéine sans augmentation sensible du taux d'assimilation du CO<sub>2</sub> (GREGORY et *al.*, 1981; MIGUS et HUNT, 1980; THOMAS et THORNE, 1975). Dans ce cadre, l'évolution de la photosynthèse foliaire a été suivie au cours du déficit hydrique durant l'expérimentation en contre saison 1999.

Au cours des deux périodes de déficit hydrique, la photosynthèse nette foliaire des plantes irriguées a varié entre 25 et 32  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sans différence significative entre les niveaux de fertilisation azotée (figure 32a et b).

Après 15 jours de déficit hydrique c'est à dire à 44 jas (première période de stress hydrique), la Pn a été significativement réduite (70%) par rapport aux irriguées et sans différence entre traitements azotés (figure 32a). A 18 jours de déficit c'est à dire à 47 jas, considérant les valeurs moyennes, la Pn de STRF2 n'a pas changé alors que celles de STRFO et STRF1 ont diminué mais de façon non significative. A la fm du premier stress hydrique, la Pn de STRF2 semble moins affectée comparativement à celles de STRFO et STRF1. Après un jour de reprise d'irrigation (51 jas), la Pn des plantes stressées augmente pour atteindre 60% de la Pn des plantes irriguées mais tout en restant significativement inférieure. Au même moment, la Gs des plantes irriguées et des plantes stressées ne présente aucune différence significative (figure 29b).

Le second stress entraîne à nouveau une baisse de la photosynthèse (figure 32b). On constate qu'au 77<sup>ème</sup> jas (après 10j de stress), la photosynthèse des plantes STRFO et STRF1 est significativement plus élevée que celle de STRF2. A la fin du 2<sup>ème</sup> stress, les valeurs de Pn **ne** sont pas statistiquement **différentes** entre les traitements azotés, même si STRFO atteint les valeurs les plus fortes. Cette tendance se maintient au 82<sup>ème</sup> jas, un jour après la reprise de l'irrigation.



**Figure 32 : Photosynthèse nette foliaire durant la première (a) et la deuxième (b) période de déficit hydrique : expérimentation en contre saison 1999.**

Pour un effet donné, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's.



### 3.5.5. Discussion

- L'analyse de l'état hydrique des plantes par le  $\Psi_f$  ou le CWSI montre une similitude des réponses de ces deux paramètres à la contrainte hydrique du sol. D'autres auteurs ont déjà mis en évidence une relation entre le potentiel hydrique foliaire et le CWSI (JACKSON, 1982; JACKSON, 1991; REGINATO, 1983). Le CWSI a permis de montrer en plus une meilleure capacité de récupération de FO suite au déficit hydrique.
- Ces deux paramètres ont permis de montrer que l'état de contrainte hydrique, au niveau foliaire et du couvert, évolue plus lentement chez FO que chez les autres traitements azotés (F1 et F2). F1 a tendance même à maintenir un état d'hydratation plus élevé que celui de F2. Cette différence dans l'évolution de l'état hydrique des plantes observée au cours de l'établissement du déficit hydrique se retrouve dans la régulation stomatique de la transpiration. L'état hydrique foliaire et la conductance stomatique (transpiration) diminuent simultanément lorsque le sol se dessèche. Le potentiel hydrique est ainsi une résultante de l'absorption et de la régulation stomatique (TARDIEU, 1995) ; cette dernière étant reliée à l'état hydrique du sol (DAVIES et ZHANG, 1991; TARDIEU, 1993; TARDIEU et *al.*, 1992). Les différences de potentiel hydrique du sol et des plantes précédemment mises en évidence entre traitements azotés, peuvent s'expliquer par des différences d'une part dans les consommations en eau, et d'autre part dans les développements racinaires conduisant à des absorptions variables.
- FO tend à présenter une activité photosynthétique plus élevée que celle de F1 et F2 en condition de déficit hydrique de fin de cycle. Mais, comme souligné par ailleurs (GIMENEZ et *al.*, 1992), si la transpiration dépend étroitement de la conductance stomatique, la relation de cette dernière avec la photosynthèse nette est moins directe. Ainsi, après un jour de reprise d'irrigation (51 jas), la  $P_n$  des plantes stressées augmente pour atteindre 60% de la  $P_n$  des plantes irriguées alors que leurs conductances stomatiques sont égales. La levée de la limitation stomatique ne coïncide pas avec la récupération complète de l'activité photosynthétique. Ce fait témoigne d'une altération partielle, mais réversible dans une certaine mesure, des structures de l'appareil photosynthétique suite au déficit hydrique sévère (CHAVES, 1991; KAISER, 1987).
- Chez les plantes irriguées, le taux d'assimilation nette du  $\text{CO}_2$  ( $P_n$ ) ne présente pas de différence significative en fonction des niveaux de fertilisation azotée. Ce

qui signifie que les contenus en azote foliaire des différents niveaux d'azote appliqués sont optimum pour l'accomplissement d'une activité photosynthétique maximale comme cela a été montré par différents auteurs (GREGORY et al., 1981; MIGUS et HUNT, 1980; SINCLAIR et HORIE, 1989; THOMAS et THORNE, 1975). En effet, bien que les niveaux d'azote du sol soit assez contrastés, le système racinaire du mil est assez adapté pour assurer une absorption efficace des éléments minéraux dans des sols à faible niveau de fertilité (CHOPART, 1980; JACQUINOT, 1971; SIBAND, 1983).

- Par ailleurs, il est à noter que la photosynthèse globale est reliée non seulement au taux d'assimilation foliaire du CO<sub>2</sub> mais aussi à l'indice foliaire (CORTES et SINCLAIR, 1986). De même, la transpiration globale du couvert dépend non seulement du taux de transpiration mais aussi de l'indice foliaire (DO, 1994).

Ces résultats et l'analyse de l'évolution de l'indice foliaire permettent de dégager différents points relatifs à l'effet des traitements sur la croissance foliaire et aux relations de celle-ci avec la régulation stomatique de la transpiration et de l'activité photosynthétique.

- L'analyse du fonctionnement hydrique a montré que les plantes irriguées présentent des valeurs comparables de conductance stomatique et de transpiration quel que soit le niveau d'azote du sol. Par conséquent, la conductance totale du couvert considérée comme produit de la conductance stomatique et de l'indice foliaire (MEINZER et GRANTZ, 1990 ; DO, 1994), dépendrait essentiellement de ce dernier en condition d'alimentation hydrique normale. Il en résulte que, en condition d'alimentation hydrique non limitante, la transpiration du couvert dépendrait aussi essentiellement de l'indice foliaire. Dans ces mêmes conditions, une bonne nutrition azotée, en favorisant la conductance totale du couvert, conduirait à une évapotranspiration plus importante. L'application d'un stress hydrique entraînerait alors un dessèchement du sol plus rapide lorsque la dose d'azote est élevée. Ce dessèchement entraînerait à son tour une réduction de l'indice foliaire, qui serait fonction du niveau d'azote du sol.
- Mais, le sol en desséchant moins vite en condition de faible fertilité favoriserait le maintien d'une conductance stomatique plus élevée indispensable à la continuation des échanges d'eau (transpiration) et de CO<sub>2</sub> (photosynthèse nette). La disponibilité de l'eau du sol apparaît ainsi liée à la conductance du couvert. Cette relation a été démontrée par MEINZER et GRANTZ (1990) chez des plantes

de canne à sucre et paraît bien adaptée au comportement du mil (DO, 1994). Par ailleurs, d'autres auteurs (AZAM-ALI *et al.*, 1984; WALLACE *et al.*, 1993) ont montré aussi un équilibre entre la surface foliaire et la disponibilité de l'eau du sol. Contrairement aux résultats de BLACK et SQUIRE (1979) sur le mil, nos résultats ne montrent pas l'existence d'un équilibre entre conductance stomatique et indice foliaire aussi bien chez les plantes stressées et que chez les plantes irriguées. De plus, si l'effet du premier déficit hydrique sur la régulation stomatique et l'indice foliaire est bien marqué, l'effet du deuxième déficit n'est accentué que sur la régulation stomatique. Le maintien relatif de l'état hydrique et de la conductance de FO en condition de déficit hydrique explique à la fois le maintien de l'absorption de l'azote et l'existence de différence dans la répartition des composés carbonés et azotés vers la formation des grains.

### **3.6. Effets des traitements hydriques et azotés sur les activités d'enzymes clés du métabolisme de l'azote**

#### **3.6.1. Activité nitrate réductase**

L'accumulation de nitrate au cours du déficit hydrique, en particulier au niveau des feuilles, suggère une perturbation du métabolisme de l'azote. A cet effet, deux enzymes clés du métabolisme de l'azote, la nitrate réductase et la glutamine synthétase ont été évaluées durant les périodes de déficit hydrique de la contre saison 1998. En contre saison 1999, cette étude s'est limitée à l'activité glutamine synthétase en fin de déficit hydrique.

En condition ETM et en début de cycle, l'activité nitrate réductase de ETMF2 est généralement plus élevée que celles de ETMFO et ETMF1 (tableau 21). Par contre, pendant la deuxième phase du cycle, elle ne devient significativement supérieure que vers le 85<sup>ème</sup> jas. A cette date, la sénescence est plus marquée et les ANR sont fortement diminuées. Cette diminution est plus importante chez ETMFO et ETMF1 que chez ETMF2 à cause du maintien d'une absorption d'azote plus élevée

En condition de déficit hydrique, l'ANR de l'ensemble des traitements azotes diminue avec le potentiel hydrique. L'élévation de la teneur en nitrate en condition de déficit hydrique montre que cette réduction de l'activité nitrate réductase n'est pas due à un problème de disponibilité de l'azote. Des réponses similaires ont aussi été observées chez le maïs (MORILLA et *al.*, 1973; et MATTAS et PAULI, 1965, cité par SINHA et NICHOLAS, 1981), l'orge (HUFFAKER et *al.*, 1970) et le blé (GOLBERG *et al.*, 1995; JONAS et *al.*, 1992).

Durant le premier déficit hydrique, lorsque l'interaction avec le niveau en azote est considérée, il apparaît que la diminution de l'ANR est plus importante chez STRF2 dont l'ANR s'annule vers la fin du déficit hydrique (49<sup>ème</sup> jas). Les niveaux de potentiel hydrique étant similaires à cette date, cette inhibition pourrait être accentuée chez STRF2 par la forte concentration de nitrate (SINHA et NICHOLAS, 1981). Cependant cette explication reste insuffisante car elle ne précise pas le mécanisme d'inhibition bien qu'une rétro inhibition ou un déséquilibre de la force ionique pourraient être envisagés. Ces résultats se rapprochent de ceux de GOLBERG *et al.*, (1995) qui, en comparant les variations de l'ANR chez le blé sous l'effet de l'interaction entre la disponibilité en eau et en azote, ont montré aussi que l'ANR était plus réduite en condition de sécheresse lorsque le niveau en azote était plus élevé.

Durant le deuxième déficit hydrique, les ANR de l'ensemble des traitements azotés diminuent sans différence significative. Au cours de cette phase, l'ANR de STRF2 ne présente pas une réduction plus importante probablement à cause d'une concentration en nitrate moins importante durant cette phase (cf 6.1). La mesure de l'ANR effectuée après cinq jours de réhydratation montre que l'ANR des plantes stressées est entièrement récupérée et dépasse même celle des plantes irriguées. GOLBERG *et al.*, (1995) et JONAS *et al.*, (1992) ont observé aussi une reprise rapide de l'activité 24 h après réhydratation même à un potentiel hydrique aussi bas que -2.7 MPa. Il semble que la réduction de l'ANR est due à une inactivation ou dégradation de l'enzyme ou une inhibition de sa synthèse (MORILLA *et al.*, 1973; SINHA et NICHOLAS, 1981). La récupération rapide de l'ANR suggère que l'enzyme soit préservée probablement à travers une inactivation (SINHA et NICHOLAS, 1981) et que la synthèse de novo (MORILLA *et al.*, 1973) ne constituerait pas une réponse adaptative. Par ailleurs la récupération et l'accroissement de l'activité pourrait être liée à une modification de la compartimentation qui rendrait l'azote plus disponible au niveau des sites d'induction (GOLBERG *et al.*, 1995). Dans ce cas l'augmentation de la teneur en nitrate est à relier avec son rôle d'osmoticum (TALOUIZITE et CHAMPIGNY, 1988).

**Tableau 21 : Activités nitrate réductase et potentiel hydrique ( $\Psi_f$ , en MPa) correspondant durant les périodes de déficit hydrique, contre saison 1998.**

		ETMF0	STRF0	ETMF1	STRF1	ETMF2	STRF2
Durée stress	Jas	Premier déficit hydrique					
6	36	2.41b	1.31d (54)	2.29b	1.71c (75)	2.78a	2.07b (74)
	$\Psi_f$	-0.55	-0.64	-0.54	-0.67	-0.54	-0.65
15	45	1.13b	0.58d (51)	1.81a	0.98cb (54)	2.04a	0.82c (40)
	$\Psi_f$	-0.64	-1.00	-0.68	-1.37	-0.75	-1.30
19	49	1.73b	0.83e (48)	1.56c	1.09d (70)	1.89a	0.0f (0)
	$\Psi_f$	-0.57	-1.79	-0.57	-1.98	-0.61	-1.80
Deuxième déficit hydrique							
5	74	1.69a	0.77c (46)	1.80a	1.03b (57)	1.76a	0.61c (35)
	$\Psi_f$	-0.74	-0.78	-0.77	-0.92	-0.75	-0.96
8	77	2.15a	0.72c (33)	2.17a	0.87c (40)	2.06a	0.83c (40)
	$\Psi_f$	-1.00	-1.23	-0.93	-1.49	-0.88	-1.49
15	85	0.45c	0.21c (47)	0.80b	0.35c (44)	1.18a	0.42c (36)
	$\Psi_f$	-1.08	-1.72	-0.82	-1.86	-1.05	-1.87
Réhydratation							
	88	0.46c	2.45a	0.39c	2.55a	1.39b	2.62a
	$\Psi_f$	-0.81	-1.21	-1.00	-1.28	-1.04	-1.18

ANR en  $\mu\text{mol NO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ;  $\Psi_f$ , en MPa ; les valeurs entre parenthèses correspondent au % d'activité par rapport au témoin

### 3.6.2. **Activité glutamine synthétase**

Quel que soit le régime hydrique, l'AGS est souvent plus élevée lorsque le niveau en azote est faible (tableau 22). Il ne semble donc pas exister de stimulation de l'AGS par des précurseurs comme le nitrate et l'ammonium (GOODWIN et MERCER, 1983; OAKS et HIREL, 1985) dont les concentrations sont plus élevées quand le niveau en azote est élevé. La stimulation de la GS par le nitrate ou l'ammonium apparaît ainsi difficile à généraliser car elle est très variable d'une plante à une autre. En effet, une augmentation de l'activité GS2 est notée après addition de nitrate, mais non d'ammonium, dans les racines de pois (VEZINA et LANGLOIS, 1989). Chez le pin (SEITH et al., 1994) l'effet stimulateur du nitrate et de l'ammonium n'est observé que dans les racines et non dans le reste de la plante. De même, chez cette dernière espèce une fertilisation nitrique provoque une augmentation faible du niveau de l'enzyme GS2. La difficulté qui réside dans la généralisation de cet effet pourrait être liée à la méthode *in vitro* utilisée (cf. 2.10.3) qui fait intervenir un substrat exogène dans le milieu. En effet comme pour la nitrate réductase (GOJON et al., 1984), l'addition de substrat exogène ( $\text{NH}_2\text{OH}$ ) pourrait stimuler davantage l'activité chez les plantes cultivées en milieu pauvre en azote.

Pendant le premier déficit hydrique, l'AGS des plantes stressées diminue par rapport à celle des plantes irriguées jusque vers 45<sup>ème</sup> jas. En fin de déficit hydrique, l'AGS des plantes stressées devient similaire à celle des plantes irriguées. Durant le deuxième déficit hydrique, l'AGS diminue également. Cependant, vers la fin du déficit hydrique tandis que l'AGS de STRFO est inférieure, celles de STRF1 et STRF2 deviennent plus élevées que celle des plantes irriguées. A la réhydratation, seule l'AGS de STRF2 reste toujours plus élevée que celle de son témoin irrigué. Il apparaît que, contrairement à l'ANR, l'AGS est faiblement affectée par le déficit hydrique. Elle est même stimulée chez STRF1 et STRF2 lorsque le déficit hydrique devient sévère. Il en est de même en contre saison 1999 bien que les différences ne soient pas significatives (tableau 23). Cette faible diminution de l'AGS comparativement à celle de l'ANR a été soulignée par SINHA et NICHOLAS, (198 1).

**Tableau 22 : Activités glutamine synthétase et potentiel hydrique au cours des périodes de déficit hydrique, contre saison 1998.**

		ETMF0	STRF0	ETMF1	STRF1	ETMF2	STRF2
Durée stress	Jas	Premier déficit hydrique					
6	3 6	2.62a	2.42b (92)	2.72a	1.87c (69)	1.71d	1.4e (82)
	Ψf	-0.55	-0.64	-0.54	-0.67	-0.54	-0.65
15	45	1.12a	1.05b (94)	0.79d	0.71e (90)	0.85c	0.68e (80)
	Ψf	-0.64	-1.00	-0.68	-1.37	-0.75	-1.30
19	49	1.59a	1.61a (100)	1.34b	1.29b (96)	1.06c	1.04c (98)
	Ψf	-0.57	-1.79	-0.57	-1.98	-0.61	-1.80
Deuxième déficit hydrique							
5	74	1.18a	0.60c (36)	0.91b	0.43d (47)	0.67c	0.69c (100)
	Ψf	-0.74	-0.78	-0.77	-0.92	-0.75	-0.96
8	77	2.44a	1.75c (71)	1.92b	1.57d (82)	1.59d	1.43e (90)
	Ψf	-1.00	-1.23	-0.93	-1.49	-0.88	-1.49
16	85	1.70a	1.29c (76)	1.18d	1.36b (115)	0.68f	1.00e (147)
	Ψf	-1.08	-1.72	-0.82	-1.86	-1.05	-1.87
Réhydratation							
	88	1.16b	0.96c (83)	1.68a	0.96c (57)	0.58 e	0.81d (140)
	Ψf	-0.81	-1.21	-1.00	-1.28	-1.04	-1.18

AGS en  $\mu\text{mol GH mg}^{-1} \text{min}^{-1}$  ; Ψf, en MPa ; les valeurs entre parenthèses correspondent au % par rapport au témoin

**Tableau 23 : Activités glutamine synthétase et potentiel hydrique correspondant à la fin des périodes de déficit hydrique, contre saison 1999.**

		ETMF0	STRF0	ETMF1	STRF1	ETMP	STRF2
Durée stress	Jas	Premier déficit hydrique					
18	47	1.24a	1.15a (93)	1.02a	1.18a (116)	0.77a	1.03 (134)
	Ψf	-0.81	-1.56	-0.71	-1.80	-0.77	-1.60
Deuxième déficit hydrique							
12	79	1.02a	0.92a (90)	0.98a	0.93a (95)	1.03a	1.28a (124)
	Ψf	-0.73	-1.44	-0.66	-2.00	-0.76	-2.36

AGS en  $\mu\text{mol GH mg}^{-1} \text{min}^{-1}$  ; Yf, en MPa ; les valeurs entre parenthèses correspondent au % d'activité par rapport au témoin



## Discussion :

- En condition ETM, en dehors de la fm de cycle, la bonne capacité du mil à absorber l'azote en sol pauvre lui permet de maintenir une ANR élevée pour l'ensemble des traitements azotés. Néanmoins, le niveau F2 correspondant à la croissance la plus rapide, aux rendements en grain et en azote grain les plus importants atteint la valeur moyenne d'ANR la plus élevée.
- Le déficit hydrique de début de cycle, correspondant à la phase d'absorption active de l'azote, affecte plus l'ANR du niveau F2. Cette diminution plus importante de l'activité semble liée à la forte concentration en nitrate. Cette concentration en nitrate pourrait, par ailleurs, jouer un rôle osmotique bien que l'ajustement osmotique soit considéré comme faible chez le mil (HENSON, 1982b; HENSON et al., 1982a; LAFFRAY et al., 1986).
- Le déficit hydrique de fin de cycle, correspondant à une phase d'absorption moins active de l'azote, affecte l'ANR de façon similaire pour l'ensemble des traitements. Malgré cette similarité dans l'ANR au moment de la formation et du remplissage des grains, les rendements en azote grain, l'indice de récolte de l'azote et l'efficacité d'utilisation de l'azote tendent à augmenter avec les niveaux d'azote faible FO et F1. Cela pourrait s'expliquer par une meilleure remobilisation des composés azotés divers (protéines membranaires et cytoplasmiques, chlorophylle, . . .) des feuilles et tiges vers les grains par les niveaux FO et F1. Cette remobilisation des composés azotés nécessite leur dégradation sous formes transférables (glutamine et asparagine surtout) grâce à l'action d'enzymes hydrolytiques (FELLER et al., 1977; MARTIN et THIMANN, 1972; PETERSON et HUFFAKER, 1975; WATERS et al., 1980). Au cours de ces dégradations l'ammonium libéré est réassimilé, en particulier par la glutamine synthétase pour la production de glutamine. En effet, la glutamine synthétase, une des enzymes clé du métabolisme primaire de l'azote (MIFLIN et LEA, 1976) est aussi reconnue comme enzyme jouant un rôle important dans les processus de remobilisation de l'azote pour son transport (BERGER et al., 1985; SEITH et al., 1994; SIMPSON et DALLING, 1981; STOREY et BEEVERS, 1978). A cet égard, les résultats montrent que la GS pourrait jouer un rôle dans la réponse au déficit hydrique notamment pour éviter l'accumulation à des concentrations toxiques de l'ammonium issu soit de la réduction du nitrate ou de l'absorption directe soit des réactions de protéolyses. Ces dernières s'accroissent surtout en période de déficit hydrique et de sénescence (RYAN, 1973; THOMAS, 1978;

THOMAS et STODDART, 1980). De même, lors de la croissance, la **synthèse** excède la **dégradation** lorsque la teneur en azote est élevée. Par contre, en condition **d'alimentation** azotée pauvre ou à la sénescence, la synthèse diminue et la dégradation s'accroît (DAVIES et HUMPHREY, 1978). Par conséquent, il est probable que les variations **d'AGS** observées en fonction du déficit hydrique et de la nutrition azotée soient liées à celles des vitesses de synthèse et de dégradation. Selon TREWAVAS (1972) ces dernières sont fortement influencées par les conditions du milieu.

- L'évolution de l'**AGS** est également en accord avec les efficacités d'utilisation de l'azote en fonction de l'alimentation hydrique et de la nutrition azotée. En effet, les plantes les plus efficaces au point de vue de l'utilisation de l'azote sont celles qui peuvent absorber la majeure partie de leur azote au cours de la croissance végétative et également capables de remobiliser ensuite efficacement cet **azote** préalablement accumulé dont la réassimilation nécessite une **fourniture** appropriée de carbone (ROBIN, 1983). Cependant, la liaison des mesures enzymatiques avec leur implication agronomique reste difficile comme cela a été déjà souligné pour la nitrate réductase (FAKOREDE et MOCK, 1978). Cette application est rendue encore plus difficile par le fait qu'une enzyme **fonctionne** dans un complexe structurel et fonctionnel à l'image de la complexité des interactions azote - carbone, qu'elle travaille en relation avec d'autres enzymes; en subissant **divers** types de régulation (ROBIN, 1983).
- L'**accumulation** de matière sèche ou de molécules spécifiques (substances **carbonées** et substances azotées) pour la formation de biomasse utile nécessite un transport et redistribution des assimilats en provenance d'organes source (organes végétatifs) vers des organes puits (grains). Le mécanisme de **transport** entre source et puits est régi par divers processus : migration latérale jusqu'au phloème, chargement du phloème, transport dans le phloème déchargement du phloème. Ces processus sont soumis à des interactions régulatrices complexes faisant intervenir des relations hormonales (MARSCHNER, 1990) et l'état hydrique de la plante constitue un facteur déterminant (SMITH et MILBURN, 1980). Par conséquent, les mécanismes à l'origine du maintien d'un état hydrique plus satisfaisant chez STRFO pourraient jouer un rôle important dans les différences de répartition des assimilats en plus des processus enzymatiques intervenant dans la remobilisation.

### **3.7. Culture d'arachide**

#### **3.7.1. Consommations en eau et déficit hydrique**

Les plantes à ETM ont reçu 592 mm en contre saison 1998 contre 517 mm en contre saison 1999. Parallèlement, les plantes stressées ont reçu 419 mm en 1998 et 365 mm en 1999 (tableau 24). Ces apports d'eau ont permis d'obtenir des consommations en eau cumulées ( $ETR_c$ ) et des taux de satisfaction des besoins en eau ( $TSAT_{cycle}$ ) significativement différents entre: les plantes à ETM et les plantes stressées. Les valeurs de  $TSAT_{cycle}$  sont caractéristiques d'un déficit hydrique modéré. Mais l'analyse des  $TSAT$  moyens durant les périodes de déficit hydrique montre que les plantes ont subi des contraintes hydriques sévères (tableau 24). En effet, en contre saison 1998 les  $TSAT$  moyens du premier et du deuxième déficit hydrique sont respectivement de 56 et 35 % soit des indices de sécheresse ( $1 - ETR/ETM$ ) de 0.44 et 0.65. En contre saison 1999, ils sont respectivement de 44 et 52 % soit des indices de sécheresse de 0.56 et 0.48.

En hivernage 1997, les plantes à ETM ont reçu 60 mm de plus par rapport aux plantes sous régime pluvial. Malgré cet apport supplémentaire, les  $ETR_c$  et les  $TSAT_{cycle}$  des traitements ETM et des traitements PLU ne sont pas significativement différents. En hivernage 1998, comme il n'y a pas de différences dans les apports, d'eau, toutes les parcelles sont à ETM.

#### **3.7.2. Production de l'arachide**

En contre saison 1998, les différences dans l'alimentation hydrique entre les traitements à ETM et les traitements stressés se sont traduites par des différences dans le rendement en gousses, le rendement en fanes, le coefficient de décorticage et le poids de 100 graines. Il en est de même en contre saison 1999. De plus, les doses d'azote apportées à la culture de mil en première année (contre saison 1998) n'ont pas d'arrière - effet sur la production de la culture d'arachide en seconde: année (contre saison 1999).

En hivernage 1997, la faible différence d'alimentation hydrique entre les traitements à ETM et les traitements PLU n'a d'effet significatif que sur le coefficient de décorticage et le poids de 100 graines. Cela témoigne d'une sensibilité du remplissage des graines et par conséquent du poids moyen d'une graine aux conditions d'alimentation hydrique. Comme en contre saison 1999, les doses d'azote apportées à la culture de mil en première année (hivernage 1997) n'ont pas d'arrière - effet sur la production de la culture d'arachide en hivernage 1998.

**Tableau 24 : Evapotranspiration réelle cumulée (ETR<sub>c</sub>), taux moyen de satisfaction des besoins en eau sur le cycle (TSAT<sub>cycle</sub>), TSAT durant les périodes de déficit hydrique et apports d'eau : contre saison 1998 et contre saison 1999.**

		ETR <sub>c</sub> (mm)	TSAT <sub>cycle</sub> (%)	TSAT moyen premier stress	TSAT moyen deuxième stress	Apport d' eau par irrigations (mm)
Contre saison 1998	ETM	525a	87a	92 a	94 a	592
	STR	387b	70b	56 b	35 b	419
Contre saison 1999	ETM	490a	86a	84 a	100 a	517
	STR	352b	68b	44 b	52 b	36.5

Pour une variable, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's;

**Tableau 25 : Evapotranspiration réelle cumulée (ETR<sub>c</sub>), taux moyen de satisfaction des besoins en eau sur le cycle (TSAT<sub>cycle</sub>) et apports d'eau : hivernage 1997 et hivernage 1998.**

		ETR <sub>c</sub> (mm)	TSAT <sub>cycle</sub> (%)	Apports d'eau avant semis (mm)	Apport d'eau au cours de la culture (pluies en mm)	Apport d'eau au cours de la culture (irrigations en mm)
Hivernage 1997	ETM	336a	88a	107	290	60
	PLU	311a	85a	107	290	
Hivernage 1998	ETM	327	84	17.5	328	

Pour une variable, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's;

**Tableau 26 : Rendement et ses composantes, contre saison 1998 et contre saison 1999.**

		Rendement gousses	Rendement fanés	Coefficient de décorticage	P100G
Contre saison 1998	ETM	1.32 a	3.98 a	39.4 a	36.2a
	STR	1.00 b	3.73 a	32.6 a	39.8a
Contre saison 1999	ETMF0	0.92 a	3.40 b	6.2 b	31.4b
	ETMF1	1.10 a	3.63 b	6.6 b	29.6b
	ETMF2	1.16 a	3.35 b	5.9 b	32.6b
	STRF0	0.55 b	3.40 b	6.2 b	31.4b
	STRF1	0.49 b	3.63 b	6.6 b	29.6b
	STRF2	0.68 b	3.35 b	5.9 b	32.6b

Pour une variable, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; FO, F1, F2 = précédents traitements azotés sur le mil.

**Tableau 27 : Rendement et ses composantes, hivernage 1997 et hivernage 1998.**

		Rendement gousses	Rendement fanés	Coefficient de décorticage	P100G
Hivernage 1997	ETM	1.37 a	4.68 a	49.4 a	36.2 a
	PLU	1.07 a	3.46 a	17.3 b	33.8 b
Hivernage 1998	ETMF0	1.63 a	2.02 a	38.8 a	38.2 a
	ETMF1	1.66 a	1.97 a	40.1 a	38.2 a
	ETMF2	1.67 a	1.75 a	41.6 a	38.0 a

Pour une variable, les moyennes affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%, test de Student Newman Keul's; FO, F1, F2 = précédents traitements azotés sur le mil.

### 3.8. La rotation mil/arachide

Les tableaux 38 et 29 représentent les résultats d'analyses de sol effectuées en début de mise en place des expérimentations et après chaque récolte. Les différents effets sont testés en utilisant l'analyse multivariée de mesures répétées (annexes 5 et 6).

En contre saison, l'arrière - effet de l'arachide est significatif aussi bien en première qu'en deuxième année. L'effet de la fertilisation azotée est significatif contrairement à l'effet du régime hydrique. En hivernage, l'arrière - effet de l'arachide est également significatif en première et en deuxième année. L'effet du régime hydrique est significatif contrairement à l'effet de la fertilisation azotée.

Cependant., en hivernage comme en contre saison, l'arrière - effet de l'arachide dans l'amélioration de la teneur en azote du sol n'induit pas d'augmentation des rendements du mil. Si en contre saison, cette absence d'arrière - effet peut s'expliquer par des différences dans les quantités d'eau apportées, ce n'est pas le cas en hivernage. Par ailleurs, l'amélioration de la teneur en azote du sol ne s'accompagne pas d'une augmentation de l'azote mobilisé par le mil. Il est même constaté une réduction de l'azote mobilisé. Cette réduction ne s'explique pas par les variations de pH observées en contre saison. L'augmentation de pH devrait être bénéfique à la production puisque le pH le plus favorable serait de 7 (JACQUINOT, 1971) ; de plus le mil est considéré comme tolérant vis-à-vis du pH (PIERI, 1976). Cette réduction pourrait cependant s'expliquer par l'effet de la température sur l'absorption potentielle d'azote. Mais parallèlement à cette réduction de l'azote mobilisé, l'efficacité d'utilisation de l'azote est améliorée après la culture d'arachide aussi bien en hivernage qu'en contre saison. Cet effet est plus marqué en hivernage 1998 où avec une quantité d'azote mobilisé plus faible, les rendements obtenus sont similaires à ceux de l'hivernage 1997. L'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'azote suggère un relèvement de la teneur en azote accompagné d'une modification de la balance  $\text{NO}_3/\text{NH}_4$ . En effet, selon JACQUINOT (1971), le pH 7 et la proportion  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+ = 2$  permettent à l'azote d'avoir une efficacité maximum sur la croissance et la production. Toutefois, cet arrière - effet, sur l'efficacité d'utilisation de l'azote ne modifie pas les réponses par rapport aux traitements appliqués. Néanmoins, la durée relativement courte de la rotation (deux ans), force à interpréter les tendances avec prudence.

**Tableau 28 : Teneurs en azote (‰) du sol, expérimentations en contre saison**

Avant début expérimentation			Après récolte contre saison 1998			Après récolte contre saison 1999							
			Arachide			Mil			Arachide				
pH = 5.7 ± 0.2			pH = 6.8 ± 0.6			pH = 6.7 ± 0.3			pH = 6.9 ± 0.3				
H1	H2	H3	H1	H2	H3	H1	H2	H3	H1	H2	H3		
0.22 ± 0.04	0.18 ± 0.03	0.14 ± 0.03	ETM	0.34 ± 0.15	0.22 ± 0.06	0.17 ± 0.07	ETMFO	0.25 ± 0.03	0.30 ± 0.12	0.20	0.34 f0.17	0.41 ± 0.13	0.18
							ETMF 1	0.25 ± 0.06	0.29 ± 0.06	0.18	0.29 ± 0.04	0.30 ± 0.04	0.21
							ETMF2	0.34 ± 0.07	0.30 ± 0.08	0.18	0.30 ± 0.06	0.23 ± 0.06	0.11
			STR	0.30 ± 0.17	0.20 ± 0.05	0.18 ± 0.06	STRFO	0.28 ± 0.08	0.27 ± 0.08	0.15	0.27 ± 0.03	0.30 ± 0.10	0.18
							STRF1	0.18 ± 0.02	0.24 ± 0.04	0.18	0.29 ± 0.10	0.26 zko.11	0.22
							STRF2	0.22 ± 0.04	0.23 ± 0.12	0.17	0.26 ± 0.04	0.23 ± 0.05	0.14

H1 = horizon 0-10 cm, H2 = horizon 10-20 cm, H3 = horizon 20-40cm

**Tableau 29 : Teneurs en azote (‰) du sol, expérimentations en hivernage**

Avant début expérimentation			Après récolte hivernage 1997						Après récolte hivernage 1998							
			Mil			Arachide			Mil			Arachide				
pH = 5.7 ± 0.4			pH = 5.8 ± 0.4			pH = 5.7 ± 0.4			pH = 5.7 ± 0.3			pH = 5.7 ± 0.2				
H1	H2	H3	H1	H2	H3	H1	H2	H3	H1	H2	H3	H1	H2	H3		
0.18 ± 0.04	0.19 ± 0.03	0.16 ± 0.06	ETMFO	0.16 ± 0.02	0.16 ± 0.02	0.16 ± 0.03	0.22 ± 0.06	0.18 ± 0.03	0.16 ± 0.01	ETMFO	0.19 ± 0.02	0.21 ± 0.08	0.17 ± 0.03	0.19 ± 0.03	0.22 ± 0.07	0.21 ± 0.04
			ETMF1	0.15 ± 0.02	0.13 ± 0.01	0.12 ± 0.03				ETMF1	0.19 ± 0.05	0.23 ± 0.05	0.17 ± 0.03	0.19 ± 0.08	0.18 ± 0.07	0.19 ± 0.03
			ETMF2	0.15 ± 0.04	0.14 ± 0.04	0.13 ± 0.04				ETMF2	0.23 ± 0.02	0.23 ± 0.01	0.20 ± 0.04	0.24 ± 0.10	0.20 ± 0.05	0.21 ± 0.07
			STRFO	0.17 ± 0.03	0.19 ± 0.04	0.17 ± 0.03	0.19 ± 0.03	0.18 ± 0.03	0.15 ± 0.02	ETMFO	0.20 ± 0.09	0.27 ± 0.04	0.22 ± 0.07	0.24 ± 0.01	0.24 ± 0.02	0.22 ± 0.04
			STRFI	0.25 ± 0.07	0.19 ± 0.04	0.17 ± 0.04				ETMF1	0.19 ± 0.03	0.23 ± 0.05	0.24 ± 0.02	0.22 ± 0.03	0.17 ± 0.04	0.17 ± 0.06
			STRF2	0.18 ± 0.04	0.16 ± 0.05	0.16 ± 0.04				ETMF2	0.15 ± 0.03	0.26 ± 0.04	0.21 ± 0.06	0.23 ± 0.12	0.21 ± 0.06	0.21 ± 0.05

H 1 = horizon 0- 10 cm. H2 = horizon 10-20 cm, H3 = horizon 20-40cm



---

## 4. CONCLUSION GÉNÉRALE

---

Au Sénégal, notamment dans le « bassin arachidier », la productivité du mil est faible et variable. Cette situation découle de deux contraintes majeures, la sécheresse et la baisse de fertilité des sols. Ainsi, suivant les années et les zones de culture, les rendements varient soit en fonction de l'influence de la disponibilité en eau ou du niveau de fertilité azotée mais également de l'interaction entre ces deux facteurs. La majorité des travaux ont mis l'accent sur le comportement du mil soit face à la sécheresse soit vis-à-vis de la fertilité. C'est ainsi que la caractérisation des mécanismes agrophysiologiques en vue de la création de variétés mieux adaptées à la sécheresse a été souvent conduite sans tenir compte de la fertilité du sol. Par conséquent, les études portant sur les effets de l'interaction entre la disponibilité de l'eau et de l'azote restent fragmentaires. Dans le but d'améliorer les connaissances sur les effets de cette interaction la démarche expérimentale adoptée compare les traitements hydriques et azotés en saison des pluies et en saison sèche. L'expérimentation en saison sèche est conduite en simulant les formes de sécheresse souvent rencontrées au Sahel en hivernage. Afin de se rapprocher du système de culture fréquemment rencontré dans la zone du « bassin arachidier », le dispositif expérimental a été réalisé en rotation mil/arachide d'une année à l'autre.

Trois conditions se dégagent sur l'ensemble des expérimentations : déficit hydrique sévère (contre saison 1998 et contre saison 1999), déficit hydrique faible (hivernage 1997) et en fin un hivernage normal (hivernage 1998).

Par rapport à ces conditions, les résultats obtenus montrent, contrairement à ceux de (PAYNE, 1997), qu'il existe bien une interaction du déficit hydrique et de la fertilisation azotée sur le rendement et ses composantes. En effet, comme cela a été déjà bien établi, en conditions d'alimentation hydrique optimale, le rendement grain tend à augmenter avec la fertilisation azotée. Par contre, en condition de déficit hydrique, la perte relative de rendement grains augmente généralement avec la fertilisation azotée. Le rendement en grain apparaît ainsi plus affecté par le déficit hydrique lorsque le niveau en azote est élevé. Cette relation est inversement différente de celle observée en condition d'alimentation en eau optimale.

L'analyse des principales composantes du rendement, le Pmg et le NG m<sup>-2</sup>, montre que les différences de rendement dépendent essentiellement des variations du NG m<sup>-2</sup>. Les variations de ce dernier restent fortement liées à l'interaction entre l'alimentation hydrique et la nutrition azotée, et sont déterminées pour 84 à 95%

par celles du NEP  $m^{-2}$ . La réduction plus marquée du NEP  $m^{-2}$  et du NG  $m^{-2}$  en condition de déficit hydrique et de nutrition azotée favorable s'expliquerait par l'augmentation du nombre d'épis improductifs, conséquence d'une allocation plus faible des assimilats vers la formation de grains. La corrélation entre l'indice de récolte et le rendement en condition de déficit hydrique et non en condition ETM traduirait l'existence d'une différence dans l'allocation des assimilats vers la formation de grains, en fonction du niveau d'azote en condition de sécheresse. Autrement dit le coefficient de répartition de la matière sèche vers la production de grains devient lié au niveau en azote.. Le Pmg étant peu variable, par conséquent, la meilleure répartition de la MST vers la production de grain se traduit par un ajustement du NG  $m^{-2}$  et des termes qui le composent. Ce résultat est fondamental et montre que FO tend à minimiser mieux les pertes de rendement par un IR plus élevé. L'IR apparaît ainsi comme un indicateur de la capacité de réponse des niveaux de fertilisation azotée en conditions sèches.

Cette différence de réponses pourrait s'expliquer par des mécanismes adaptatifs s'exprimant à différents niveaux de fonctionnement de la plante.

### **Consommation en eau et contrainte hydrique**

En condition d'alimentation hydrique non limitante, la consommation en eau de la culture tend à augmenter avec une fertilisation azotée favorable. Lorsqu'un déficit hydrique intervient, ce manque d'économie de l'eau se traduirait par l'installation plus rapide de la contrainte hydrique du sol. Par conséquent, le potentiel hydrique du sol diminue plus rapidement chez F2 et F 1 que chez FO ; mais lorsque le déficit hydrique s'accroît les potentiels hydriques du sol sont au même niveau. Ces différences dans la vitesse d'installation de la contrainte hydrique du sol s'expliqueraient d'une part par des différences de pertes d'eau du couvert et d'autre part par des différences de colonisation du sol par le système racinaire.

- Les pertes d'eau du couvert dépendent de l'indice foliaire et du taux de transpiration foliaire. L'analyse du fonctionnement hydrique a montré que les plantes irriguées présentent la même valeur de conductance stomatique quel que soit le niveau d'azote du sol. Par conséquent, la conductance totale du couvert, produit de la conductance stomatique et de l'indice foliaire, serait alors conditionnée essentiellement par ce dernier en condition d'alimentation hydrique satisfaisante. Dans ces conditions, la part de la transpiration totale dans les pertes d'eau par évapotranspiration dépendrait plus des différences observées dans l'évolution de l'indice foliaire que de la conductance stomatique,

Une bonne nutrition azotée en favorisant la conductance totale du couvert par l'intermédiaire d'un indice foliaire élevé provoquerait une évapotranspiration plus importante lorsque l'eau n'est pas limitante. Dans cette situation, l'intervention d'un déficit hydrique pourrait induire un dessèchement du sol plus rapide.

- En condition d'alimentation hydrique non limitante, le niveau élevé en azote favorise le développement racinaire dans les horizons de surface. Par contre lorsque le niveau en azote est faible, l'élongation en profondeur est favorisée et F1 colonise bien l'ensemble du profil optimisant au mieux l'utilisation de l'azote. Ce mécanisme constitue une adaptation par laquelle le système racinaire augmente sa surface de contact (FOEHSE et JUNGK, 1983). Par contre, le déficit hydrique interagit avec le niveau en azote pour modifier ce comportement du système racinaire en condition ETM. Ainsi en condition de déficit hydrique, F2 présente la meilleure colonisation jusqu'à 60 - 70 cm et FO de 70 à 100 cm. La comparaison entre STR et ETM montre que le déficit hydrique provoque un accroissement de la masse racinaire en profondeur chez FO et F2 et non chez F1. Cet accroissement est tel que la masse racinaire totale sur 100 cm de STRF2 est équivalente à celle de ETMF2, ce qui représente une perte en terme de production de grains étant donné que la production d'assimilats est limitée par le déficit hydrique. Alors que pour STRFO, malgré un accroissement en profondeur, sa masse racinaire reste inférieure à celle de ETMFO. Les comportements de STRFO et STRF2 sont ainsi différents et, sur l'ensemble du profil, STRFO présente la meilleure colonisation. Cette meilleure colonisation du sol par FO suggère une amélioration de l'exploitation des réserves en eau des couches profondes contribuant ainsi à l'installation plus lente de la contrainte hydrique du sol.

### **Fonctionnement hydrique et photosynthétique du couvert**

L'évolution du potentiel hydrique et du CWSI a permis de montrer que le développement de la contrainte hydrique, au niveau foliaire et du couvert, se produit plus lentement chez FO que chez les autres traitements azotés, F1 et F2. Ces différences dans le maintien de l'état d'hydratation des plantes sont consécutives à celles observées précédemment dans la vitesse d'installation de la contrainte hydrique du sol.

En effet, le dessèchement du sol s'accompagne d'une réduction de l'indice foliaire contribuant ainsi à la diminution des pertes d'eau. Cependant, au cours de sa

---

réduction l'indice foliaire reste fonction du niveau en azote du sol. Ainsi, le sol en desséchant moins vite en condition de faible fertilité favoriserait le maintien relatif d'une conductance stomatique plus élevée indispensable à la continuation des échanges d'eau (transpiration) et de CO<sub>2</sub> (photosynthèse nette). Ce maintien relatif de l'état hydrique et de la conductance stomatique de FO en condition de déficit hydrique serait renforcé par sa meilleure colonisation du sol. Par conséquent, cette gestion des ressources hydriques se traduit par une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau.

### **Mobilisation et utilisation de l'azote**

Le déficit hydrique en phase végétative provoque une faible réduction de la quantité d'azote mobilisée par la biomasse aérienne, traduisant ainsi un certain maintien de l'absorption. De plus, à la reprise de l'irrigation, il se produit un arrière effet positif du déficit hydrique sur la quantité d'azote mobilisée en particulier chez FL. Le maintien et l'arrière effet sur l'absorption de l'azote dans ces conditions sont des conséquences de la meilleure colonisation du sol en profondeur en condition de déficit hydrique. La biomasse aérienne étant réduite par le déficit hydrique? le maintien de l'absorption de l'azote aboutit à une concentration plus élevée de l'azote dans les organes des plantes stressées (feuilles, tiges...) surtout chez le traitement F2. L'augmentation de la concentration en azote total suite au déficit hydrique s'accompagne aussi d'élévation de la concentration en azote minéral. L'accumulation des formes d'azote minéral en condition de déficit hydrique suggère l'existence de perturbation dans leur incorporation par les enzymes clés du métabolisme de l'azote, la nitrate réductase et la glutamine synthétase.

Le déficit hydrique de fin de cycle réduit significativement la quantité d'azote mobilisée. Cette diminution de l'azote mobilisé est plus précoce chez F2 que chez F1 et F0. La meilleure absorption de l'azote par F1 et F0 en fin de cycle, au moment où la croissance des racines est ralentie, serait due au maintien d'un état hydrique plus satisfaisant. L'augmentation des concentrations en azote total et en azote minéral est plus marquée lors du déficit hydrique en phase végétative. Ce dernier est intervenu au moment où s'effectue l'essentiel de l'absorption de l'azote. En effet, 79 à 100% de l'azote mobilisé est absorbé avant la floraison quel que soit le régime hydrique.

En condition ETM comme en condition de déficit hydrique, l'efficacité d'utilisation de l'azote diminue lorsque le niveau en azote augmente. L'efficacité d'utilisation de l'azote est cependant fortement réduite par le déficit hydrique et l'indice de récolte

de l'azote tend à être plus élevé lorsque le niveau en azote est faible. L'indice de récolte de l'azote évolue ainsi dans le même sens que l'indice de récolte grain. Les faibles valeurs de ces indices sont en relation avec le fort développement végétatif du mil qui limite ses potentialités céréalières. Comparé à des espèces de haute potentialité céréalière comme le blé, le mil présente des indices de récolte de l'azote nettement inférieurs. De ce fait, malgré la capacité du système racinaire du mil à assurer une bonne absorption de l'azote même en sol pauvre, le mil présente une faible utilisation du potentiel photosynthétique et de l'azote mobilisé vers la production de grains. Cette relation explique l'inefficacité des doses élevées d'azote chez le mil.

### **Assimilation et remobilisation de l'azote**

En condition d'alimentation hydrique optimale, la bonne capacité du mil à absorber l'azote en sol pauvre lui permet de maintenir une activité nitratre réductase élevée pour l'ensemble des traitements azotés. Néanmoins, le niveau F2 correspondant à la croissance la plus rapide, aux rendements en grain et en azote les plus importants présente généralement l'activité nitratre réductase la plus élevée.

Le déficit hydrique en phase végétative, correspondant à la phase d'absorption active de l'azote, affecte plus l'activité nitratre réductase du niveau F2. Cette diminution plus importante de l'activité semble liée à la forte concentration en nitratre qui pourrait induire une rétro inhibition ou un déséquilibre de la force ionique. Par contre, le déficit hydrique de fin de cycle, correspondant à la phase d'absorption moins active de l'azote, affecte l'activité nitratre réductase de façon similaire pour l'ensemble des traitements azotés. Malgré cette similarité dans l'activité nitratre réductase au moment de la formation et du remplissage des grains, le rendement en azote grain, l'indice de récolte de l'azote et l'efficacité d'utilisation de l'azote tendent à augmenter avec les niveaux faibles en azote.

L'absence de relation résiderait dans la différence de capacité de remobilisation et de transfert des composés azotés vers les grains. Ainsi, la glutamine synthétase, une des enzymes clé du métabolisme primaire de l'azote, par son intervention dans la réassimilation de l'ammonium, pourrait jouer un rôle important dans les processus de remobilisation de l'azote pour son transport vers les grains.

En effet, aussi bien en condition ETM qu'en condition de déficit hydrique, l'activité glutamine synthétase est généralement plus élevée lorsque le niveau en azote est faible (F1 et FO). En condition de faible nutrition azotée, la remobilisation de l'azote

---

à travers des réactions de protéolyses devenant importante par rapport à l'assimilation directe provoquerait ainsi un accroissement de l'activité glutamine synthétase. Contrairement à l'activité nitrate réductase, l'activité glutamine synthétase est faiblement affectée par le déficit hydrique. Elle est même stimulée chez F1 et F2 lorsque le déficit hydrique devient sévère. En condition de déficit hydrique ou de sénescence, les réactions protéolytiques s'accroissent et le maintien ou l'accroissement de l'activité glutamine synthétase permettrait d'éviter l'accumulation de l'ammonium à des concentrations toxiques.

En condition de déficit hydrique, la tendance du niveau faible en azote à développer des indices de récolte grain et azote, des rendements grain et azote plus élevés associés à de meilleures efficacités d'utilisation de l'eau et de l'azote s'expliquerait par une meilleure capacité d'allocation de la matière sèche vers la production de grains. Cette accumulation de matière sèche ou de molécules spécifiques (substances carbonées et substances azotées) pour la formation de biomasse utile nécessite un transport et une redistribution des assimilats, en provenance des feuilles et tiges, vers les grains. Le mécanisme de transport est régi par divers processus soumis à des interactions régulatrices complexes dont l'état hydrique de la plante constitue un facteur déterminant. Par conséquent, les mécanismes à l'origine du maintien d'un état hydrique plus satisfaisant chez FO en condition de déficit hydrique pourraient jouer un rôle important dans les différences de répartition des assimilats en plus des processus enzymatiques intervenant dans la remobilisation.

### **Arrière-effet de l'arachide sur les réponses agrophysiologiques et la production du mil.**

En hivernage comme en contre saison, au bout d'une rotation, l'arrière - effet positif de l'arachide sur la teneur en azote du sol n'induit pas aussitôt une augmentation de l'azote mobilisable et du rendement du mil. Cette amélioration de la teneur en azote du sol s'accompagne cependant d'une meilleure efficacité d'utilisation de l'azote. Cet effet pourrait être lié à la modification de la balance  $\text{NO}_3/\text{NH}_4$ . Toutefois, cet arrière - effet sur l'efficacité d'utilisation de l'azote ne modifie pas les réponses du mil par rapport aux traitements appliqués.

L'intérêt de l'ensemble de ces résultats dans l'amélioration de la productivité se situe à deux niveaux :

- **Amélioration et choix du matériel végétal** : l'expression des mécanismes d'adaptation à la sécheresse caractérisés en sol riche en vue de la création de variétés adaptées est modifiée en sol pauvre. Notamment, entre plusieurs variétés, la plus adaptée en sol pauvre et en condition sèche devrait présenter un indice foliaire faible, une redistribution du système racinaire en profondeur à moindre investissements en ressources aériennes et un bon coefficient de répartition de la matière sèche végétative vers la production de grains. Par conséquent, il serait souhaitable de caractériser ces mécanismes adaptatifs plutôt en sol pauvre afin d'optimiser la sélection pour l'adaptation à la sécheresse.
- **Amélioration des stratégies de fertilisation azotée** : il existe bien une interaction entre la sécheresse et la fertilisation azotée. Lorsque celle-ci est favorable, elle augmente l'effet dépressif de la sécheresse sur les rendements. D'où la nécessité de raisonner la fertilisation azotée en fonction de la disponibilité en eau, c'est à dire du niveau de risque de sécheresse de la zone considérée au Sénégal. La stratégie à prendre pourrait être facilitée par un zonage des risques climatiques établi à partir d'un modèle. L'amélioration des modèles existant pourrait être d'une grande utilité dans tous les processus d'intensification, en particulier pour ceux qui accroissent la consommation en eau sans en augmenter la disponibilité dans le sol. Par conséquent, une intensification de la production du mil à travers la fertilisation minérale ou organique devrait être différente du nord au sud du Sénégal.

L'indice de récolte apparaît comme un critère de base intégrant les mécanismes adaptatifs étudiés. Il pourrait être pris en compte, en utilisant plusieurs géotypes en milieu réel, pour étudier la variabilité génotypique de la réponse à l'interaction entre la sécheresse et la fertilisation azotée.

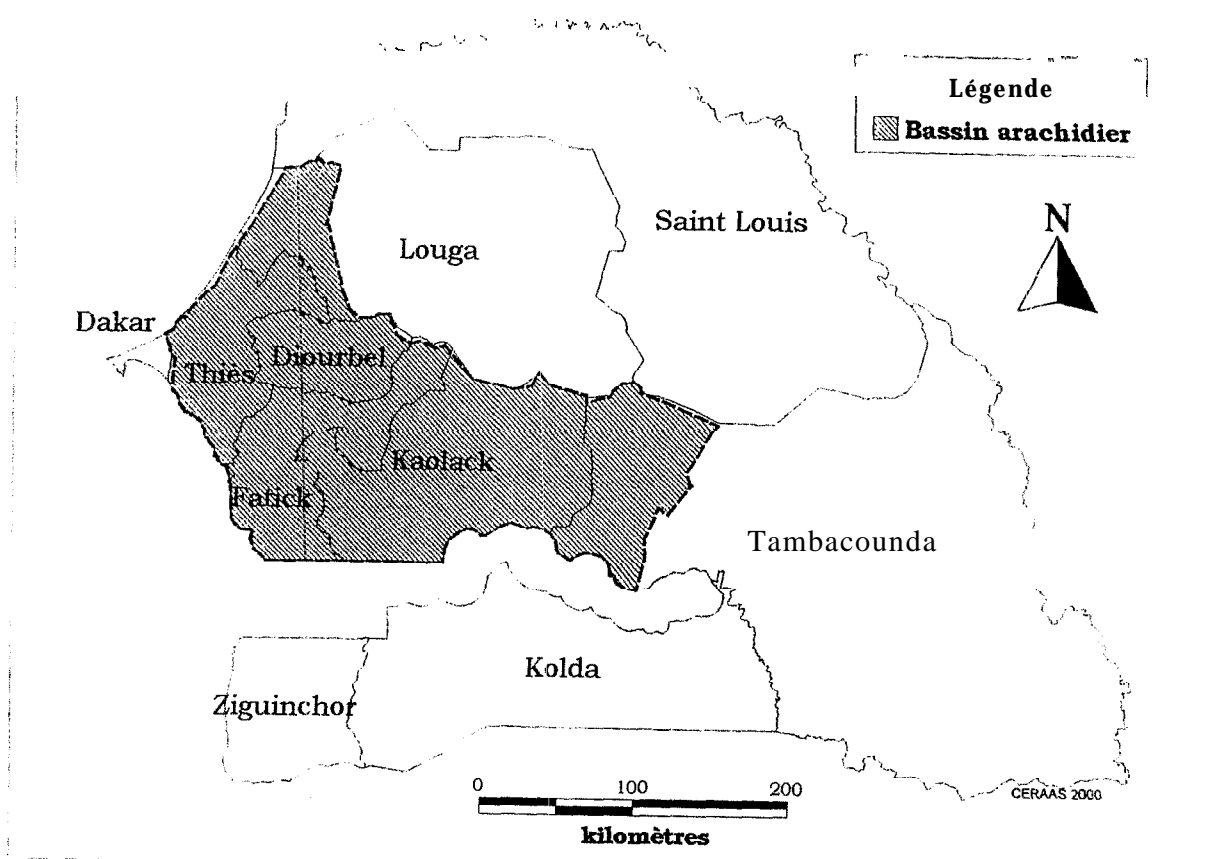
La nécessité de raisonner la fertilisation azotée pour assurer la meilleure productivité compatible avec les exigences de rentabilité et de gestion de la fertilité du sol doit être sous-tendue par des études socio-économiques. En effet, par rapport à la nature des sols au Sénégal et au faible indice de l'azote chez le mil, le gain de rendement de la dose d'azote vulgarisée actuellement semble faible par rapport à celui obtenu avec 25% de cette dose même lorsque l'eau est disponible.

## ANNEXES



Annexe 1 : Photo montrant les panicules de mil en phase de remplissage des grains et la rampe d'irrigation

Annexe 2 : Carte du Sénégal, avec délimitation de la zone<sup>1</sup> de culture du mil et de l'arachide : le bassin arachidier.



<sup>1</sup> Il s'agit de la zone principale de culture, mais le mil et l'arachide sont rencontrés dans la presque totalité des régions du pays.



**Annexe 3 : Résumé des méthodes d'analyses physico-chimiques des échantillons de sol (Laboratoire d'analyse de sol de l'ISRA)**

Paramètres	Méthodes
pH eau / KCl	Suspension 1 / 2.5 ; électrode à pont KCl
Granulométrie complète	Méthode Robinson : dispersion à l'hexaméta-phosphate de sodium ; destruction matière organique par H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>
Carbone total	Méthode Black & Wakley modifiée : oxydation carbone organique du sol par le bichromate de potassium ; dosage volumétrique au sel de Mohr
Bases échangeables et capacité d'échange cationique (CEC)	Méthode d'extraction au chlorure de cobaltihexamine ; dosage des bases échangeables à l'absorption atomique (K, Ca, Mg, Na) et Co pour la CEC.
Phosphore total	Destruction squelette siliceux par attaque fluorhydrique à chaud ; résidus en milieu chlorhydrique ; colorimétrie à froid du phospho-molybdate d'ammonium avec réduction par l'emetique et l'acide ascorbique
Phosphore assimilable	Méthode Olsen modifiée : extraction au NaHCO <sub>3</sub> à pH 8.5 ; dosage colorimétrique à l'auto-analyseur
Humidité en % de terre sèche (pF4.2 et 2.5)	Matériel Soil - test
Azote total	Méthode Kjeldahl

**Annexe 4 : doses d'azote apportées sur les parcelles de 10.8 m x 10.8 m**

	A la levée			Au démariage et en début montaison
	15-15-15	Phosphate 0-46-0	KCl (60%)	Urée
F0	0	489.13g	375g	0
F1	375g	367 g	281g	125g
F2	1.5kg	0	0	500g

**Annexe 5 : Analyse multivariée des mesures répétées, comparaison des années successives 8 partir de contrastes (contre saison).**

**Année 0 -- année 1 (arachide)**

Source	DF	Carrés moyens	F	Pr > F
MOYENNE	1	0.48008 135	17.73	0.0030
REP	2	0.0009'1429	0.03	0.9669
IH	1	0.01480515	0.55	0.4808
TN	2	0.09150805	3.38	0.0863
INTER	2	0.08048977	2.97	0.1083
REP*TH	2	0.04526229	1.67	0.2474
Erreur	8	0.02707888		

**Année 1 (arachide) -- année 2 (mil)**

Source	DL	Carrés moyens	F	Pr > F
MOYENNE	1	0.00849004	0.29	0.6058
REP	2	0.02776735	0.94	0.4287
IH	1	0.01054979	0.36	0.5659
TN	2	0.102612126	3.49	0.08 15
INTER	2	0.02803973	0.95	0.4255
REP*TH	2	0.032 10304	1.09	0.3812
Erreur	8	0.02943245		

**Année 0 -- année 2 (arachide)**

source	DL	Carrés moyens	F	Pr> F
MOYENNE	1	0.69805535	93.00	0.000 1
REP	2	0.02713955	3.62	0.076 1
IH	1	0.03520089	4.69	0.0622
TN	2	0.06188249	8.24	0.0114
INTER	2	0.009072 14	1.21	0.3478
REP*TH	2	0.04290556	5.72	0.0287
Erreur	8	0.00750557		

**Annexe 6 : Analyse multivariée des mesures répétées, comparaison des années successives à partir de contrastes (hivernage).**

**Année 0 – Année 1 (arachide)**

Source	DL	Carrés moyens	F	Pr > F
MOYENNE	1	0.00523415	2.31	0.1621
REP	2	0.00505364	2.29	0.1635
TH	<b>1</b>	0.05659784	25.65	0.0010
TN	2	0.00142395	0.65	0.5498
INTER	2	0.00450237	2.04	0.1923
REP*TH	2	0.01432900	6.49	0.0211
Erreur	8	0.00220674		

**Année 1 (arachide) – année 2 (mil)**

Source	DL	Carré moyens	F	Pr > F
MOYENNE	1	0.12558930	28.94	0.0007
REP	2	0.03499067	8.06	0.0121
TH	1	0.06073739	14.00	0.0057
TN	2	0.003293 15	0.76	0.499 1
INTER	2	0.01129479	2.60	0.1347
REP*TH	2	0.00975604	2.25	0.1680
Error	8	0.00433945		

**Année 0 – année 1 (mil)**

Source	DL	Carrés moyens	F	Pr > F
MOYENNE	<b>1</b>	0.00057098	0.02	0.8841
REP	2	0.00968207	0.38	0.6928
TH	1	0.030452 13	1.21	0.3036
TN	2	0.00226590	0.09	0.9149
INTER	2	0.02 127372	0.84	0.4648
REP*TH	2	0.00257943	0.10	0.9038
Erreur	8	0.02519309		

**Année 1 (mil) – année 2 (arachide)**

Source	DL	Carrés moyens	F	Pr > F
MOYENNE	<b>1</b>	0.30368022	16.99	0.0033
REP	2	0.06902506	3.86	0.0670
TH	1	0.03938689	2.20	0.1760
TN	2	0.02839822	1.59	0.2625
INTER	2	0.02158822	1.21	0.3481
REP*TH	2	0.01373439	0.77	0.4952
Erreur	8	0.01787739		

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Cumuls pluviométriques moyens annuels (1951- 1990) en ligne continue et cumuls pluviométriques au cours d'une normale sèche (1961- 1990) ; (source : Ceraas).....	10
Figure 2 : Évolution inter annuelle de la pluviométrie moyenne annuelle, de 1950 à 1998 à la station de Bambey (CNRA). ....	10
Figure 3 : Évolution de la pluviométrie et des rendements de mil dans le département de Bambey, de 1974 à 1997.....	13
Figure 3a : Dispositif expérimental (exemple de l'essai hivernage 1997).....	37
Figure 3b , Schéma détaillé d'une parcelle élémentaire, montrant le carré de rendement au milieu duquel se trouve le tube d'accès sonde et les numéros d'ordre de prélèvement aléatoire des poquets. ....	37
Figure 4 . Evolution des températures maximales (a), moyennes (b) et minimales (c) et des humidités relatives maximales (d) et minimales (e) : contre saisons 1998 (trait discontinu) et 1999 (trait continu). ....	47
Figure 5 Evolution de la vitesse moyenne du vent, du rayonnement global et de l'évaporation bac classe A : contre saisons 1998 (trait discontinu) et 1999 (trait continu).....	48
Figure 6 . Évolution des températures maximale (a), moyenne (b) et minimale (c) et des humidités relatives maximale (d) et minimale (e) : hivernages 1997 (trait discontinu) et 1998 (trait continu) . ....	50
Figure 7 : Évolution de la vitesse moyenne du vent, du rayonnement global et de l'évaporation bac classe A : hivernages 1997 (trait discontinu) et 1998 (trait continu).....	51
Figure 8 : Apports en eau par irrigations, contre saison 1998 (a) et 1999 (b). ....	53
Figure 9 Apports d'eau par pluies et irrigations (voir légende), expérimentations hivernage 1997 (a) et 1998 (b) .....	53
Figure 10 : Evolution de l'évapotranspiration journalière au cours du cycle : (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999.....	57
Figure 11 : Evolution de l'évapotranspiration journalière au cours du cycle : (a) hivernage 1997, (b) hivernage 1998.....	60
Figure 12 : Evolution du potentiel hydrique de base au cours du cycle : contre saison 1998 ; .....	62
Figure 13 : Potentiel hydrique de base en fin de périodes de stress, contre saison 1999 .....	62
Figure 14 : Matière sèche totale à la récolte ; (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999, (c) hivernage 1997. (d) hivernage 1998 (sans effet régime hydrique).....	65
Figure 15 : Rendement final en grains : (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999, (c) hivernage 1997, (d) hivernage 1998 (sans effet régime hydrique). ....	67
Figure 16 : Relation entre le rendement et la production de matière sèche totale aérienne (a) en condition ETM (contre saison et hivernage) et (b) en condition de déficit hydrique .....	69
Figure 17: Relation entre le nombre de grains par m <sup>2</sup> (NG m <sup>-2</sup> ) et le nombre d'épis productifs par m <sup>2</sup> en contre saison 1998 et 1999 (a) et en hivernage 1997 et 1998 (b). ....	78
Figure 18 : Évolution de l'indice foliaire au cours du cycle ; (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999 ;.....	81
Figure 19 : Evolution de l'indice foliaire au cours du cycle ; (a) hivernage 1997, (b) hivernage 1998. ..	82
Figure 20 : Evolution de la matière sèche aérienne totale ; (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999 ; .....	85
Figure 21 : Evolution de la matière sèche aérienne totale ; (a) hivernage 1997, (b) hivernage 1998.....	86
Figure 22 : Evolution du poids sec grain ; (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999,.....	88

Figure 23 : Evolution du <b>poinds</b> sec grain , (a) hivernage 1997 et (b) hivernage 1998.....	89
Figure 24 : Évolution de l'azote mobilisé par la biomasse aérienne dans les différents traitements : (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999. ....	92
Figure 25 : Évolution de l'azote mobilisé par la biomasse aérienne dans les différents traitements, hivernage 1997 (a) et hivernage 1998 (b) .....	93
Figure 26 : Evolution du potentiel hydrique foliaire (a) expérimentation en contre saison 1998. (b) expérimentation en contre saison 1999 ;.....	103
Figure 27 : Evolution du potentiel hydrique foliaire au cours de l'expérimentation hivernage 1997. ....	104
Figure 28 : Evolution du « Crop Water Stress Index » ou CWSI (a) expérimentation en contre saison 1998, (b) expérimentation en contre saison 1999 .,.....	105
Figure 29 : Evolution de la conductance stomatique <b>foliaire</b> (a) expérimentation en contre saison 1998; (b) expérimentation en contre saison 1999 .,.....	107
Figure 30 : Évolution de la conductance stomatique foliaire, hivernage 1997.....	108
Figure 31 : Evolution de la transpiration foliaire, (a) contre saison 1998, (b) contre saison 1999, (c) hivernage 1997 ;.....	109
Figure 32 : Photosynthèse nette foliaire durant la première (a) et la <b>deuxième</b> (b) période de déficit hydrique : expérimentation en contre saison 1999. ....	111

---

## LISTE DES TABLEAUX

---

Tableau 1 : données statistiques sur le mil au Sénégal (source : FAO, 1997).....	13
Tableau 2 : Caractéristiques physiques et chimiques du sol .....	32
Tableau 3 : Evapotranspiration réelle cumulée ( <b>ETRc</b> ), taux moyen de <b>satisfaction</b> des besoins en eau sur le cycle ( <b>TSAT<sub>cycle</sub></b> ), ETR journalière et TSAT durant les périodes de déficit hydrique ( <b>S1</b> et <b>S2</b> ) : expérimentation contre saison 1998. ....	55
Tableau 4 : Evapotranspiration réelle cumulée ( <b>ETRc</b> ), taux moyen de satisfaction des besoins en eau sur le cycle ( <b>TSAT<sub>cycle</sub></b> ), ETR journalière et TSAT durant les périodes de déficit hydrique ( <b>S1</b> et <b>S2</b> ) : expérimentation contre saison 1999. ....	55
Tableau 5 : Evapotranspiration réelle cumulée ( <b>ETRc</b> ) et taux moyen de satisfaction des besoins en eau sur le cycle ( <b>TSAT<sub>cycle</sub></b> ) : expérimentations hivernage 1997 et hivernage 1998. ....	59
Tableau 6 : Perte relative de rendement grain (%) des traitements <b>stressés</b> dans les différentes expérimentations. ....	69
Tableau 7 : Evolution de la masse racinaire ( <b>MR</b> en g <b>m<sup>2</sup></b> ) par horizon de 10 cm et sur une profondeur de 100 cm, contre saison 1999 .....	71
Tableau 8 : Composantes du rendement final et efficience d'utilisation de l'eau, contre saison 1998 .....	73
Tableau 9 : Composantes du rendement final et efficience d'utilisation de l'eau, contre saison 1999. ....	73
Tableau 10 : Composantes du rendement final et efficience d'utilisation de l'eau, hivernage <b>1997</b> .....	74
Tableau <b>11</b> : Composantes du rendement final et efficience d'utilisation de l'eau, hivernage 1998 .....	74

Tableau 12	Corrélations du rendement avec ses composantes (poids de mille grains par m <sup>2</sup> , nombre de grain par m <sup>2</sup> , nombre d'épis productifs par m <sup>2</sup> et indice de récolte) dans les différentes expérimentations.	75
Tableau 13	Déroulement des phases phénologiques au cours des différentes expérimentations	79
Tableau 14	Concentration en azote total des feuilles (NF), tiges (NT) et grains (NG) vers la fin des déficits hydriques, contre saison 1998 et contre saison 1999.	95
Tableau 15	concentration en azote nitrique et ammoniacal des feuilles (NO <sub>3</sub> F, NH <sub>4</sub> F) et tiges (NO <sub>3</sub> T, NH <sub>4</sub> T) vers la fin des déficits hydriques, contre saison 1998	96
Tableau 16	Concentration en azote nitrique et ammoniacal des feuilles (NO <sub>3</sub> F, NH <sub>4</sub> F) et tiges (NO <sub>3</sub> T, NH <sub>4</sub> T) vers la fin des déficits hydriques, contre saison 1999.	96
Tableau 17	Azote total exporté par la biomasse aérienne et les grains à la récolte, contre saison	98
Tableau 18	Azote total exporté par la biomasse aérienne et les grains à la récolte, hivernages	98
Tableau 19	Efficiéce d'utilisation (EUN) et indice de récolte de l'azote (IRN) : contre saison 1998 et 1999.	101
Tableau 20	Efficiéce d'utilisation (EUN) et indice de récolte de l'azote (IRN) : hivernage 1997 et 1998.	101
Tableau 21	Activités nitrate réductase et potentiel hydrique ( $\Psi_f$ , en MPa) correspondant durant les périodes de déficit hydrique, contre saison 1998	117
Tableau 22	Activités glutamme synthétase et potentiel hydrique au cours des périodes de déficit hydrique, contre saison 1998.	119
Tableau 23	Activités glutamme synthétase et potentiel hydrique correspondant à la fin des périodes de déficit hydrique, contre saison 1999	119
Tableau 24	Evapotranspiration réelle cumulée (ETR <sub>c</sub> ), taux moyen de satisfaction des besoins en eau sur le cycle (TSAT <sub>cycle</sub> ), TSAT durant les périodes de déficit hydrique et apports d'eau : contre saison 1998 et contre saison 1999,	123
Tableau 25	Evapotranspiration réelle cumulée (ETR <sub>c</sub> ), taux moyen de satisfaction des besoins en eau sur le cycle (TSAT <sub>cycle</sub> ) et apports d'eau : hivernage 1997 et hivernage 1998,	123
Tableau 26	Rendement et ses composantes, contre saison 1998 et contre saison 1999.	124
Tableau 27	Rendement et ses composantes, hivernage 1997 et hivernage 1998.	124
Tableau 28	Teneurs en azote (‰) du sol, expérimentations en contre saison.	126
Tableau 29	Teneurs en azote (‰) du sol, expérimentations en hivernage.	127

---

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

---

- AFFHOLDER, F. (1994).** Influence de la fertilisation et du contrôle de l'enherbement sur la réponse des rendements du mil pluvial à un indice hydrique synthétique. *In: Bilan Hydrique Agricole et Sécheresse en Afrique Tropicale. Vers une gestion des flux hydriques par les systèmes de culture?* Libbey, Reyniers, F.N. & Netoyo, L. eds., Bamako: 191-203.
- AFFHOLDER, F. (1995).** Effect of organic matter input on the water balance and yield of millet under tropical dryland condition. *Field Crop Res.*, **41** : 109-121.
- AFFHOLDER, F. (1997).** Empirically modelling the interaction between intensification and climatic risk in semiarid regions. *Field Crops Res.*, **52** : 79-93.
- ALLEN, L.H., BOOTE, K.J. & HAMMOND, L.C. (1976).** Peanut stomatal diffusion resistance affected by soil water and solar radiation. *Proc. Soil and Crop Sci. Soc. Fla.*, **35** : 42-46.
- ANGE, A. (1991).** Gestion de la fertilité des sols et stratégies de mise en valeur des ressources naturelles. Exemple du mil dans les systèmes de culture du sud du bassin arachidier sénégalais. *In: Terres de savanes, terres fertiles?* CIRAD-CA Publ., Montpellier: 47p.
- ANNEROSE, D.J.M. (1990).** Recherches sur les mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse. Application au cas de l'arachide (*Arachis hypogea* L.) cultivée au Sénégal. Paris VII, Paris, Doctorat, 282p.
- ASLAM, M., OAKS, A. & HUFFAKER, R.C. (1976).** Effect of light and glucose on the induction of nitrate reductase and on the distribution of nitrate in etiolated barley leaves. *Plant Physiol.*, **58** : 588-591.
- AZAM-ALI, S.N., GREGORY, P.J. & MONTEITH, J.L. (1984).** Effects of planting density on water use and productivity of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) grown on stored water. I. Growth of roots and shoots. II. Water use, light interception and dry matter production. *Expl. Agric.*, **20** : 203-224.
- BADIANE, A.N. (1993).** Le statut organique d'un sol sableux de la zone centre-nord du Sénégal. Institut National Polytechnique de Lorraine, Nancy, Doctorat, 200p.
- BAKER, D.N. & ACOCK, B. (1986).** Photosynthate production and distribution. A conceptual model of stress effect. *In: Cotton Physiology. The cotton foundation reference book series.* : Memphis, Mauley, J.R. & Stewart, J.M. eds.: 245-257.
- BALA SUBRAMANIA, V. & MAHESWARI, M. (1989).** Comparison of physiological responses of pearl millet and sorghum to water stress. *Pr-oc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)*, **99** : 517-522.

- BATCHO, E., DAOUA OUSMANE, S., DO, F., ANNEROSE, D., KHALFAOUI, J.L., FOFANA, A., LAFFRAY, D. & LOUGUET, P. (1990).** Etude de la croissance racinaire de six cultivars de mil. *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agric. Milieu Aride*, 2 : 51-65
- BEEVERS, L. (1976).** Nitrogen metabolism in plant. Edward Arnold Pub.: London, 333p
- BEEVERS, L. & HAGEMAN, R.H. (1969).** Nitrate reduction in higher plants, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 20 : 495-522.
- BEEVERS, L. & HAGEMAN, R.H. (1972).** The role of light in nitrate metabolism in higher plants. *Photophysiology*, 7 : 85-113.
- BEEVERS, L. & HAGEMAN, R.H. (1980).** Nitrate and nitrite reduction. *The biochemistry of plants*, 5 : 115-168.
- BEEVERS, L. & HAGEMAN, R.H. (1983).** Uptake and reduction of nitrate : bacteria and higher plants. *In: Inorganic Plant Nutrition (Encyclopedia of Plant Physiology)* Springer-Verlag: Berlin, Lauchli, A. & Bielsky, R.L. eds.
- BEGG, J.E. (1965).** The growth and development of crop or bulrush millet (*P. typhoides* S et H.). *J. Agric. Sci.*, 65 : 341-349.
- BEGG, J.E. & BURTON, G.W. (1971).** Comparative study of five genotypes of pearl millet under a range of photoperiods and temperatures. *Crop Sci.*, 11 (6): 803-805.
- BERGER, M.G., WOO, K.C., WONG, S.-C. & FOCK, H.P. (1985).** Nitrogen metabolism in senescent flag leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) in the light. *Plant Physiol.*, 78 : 779-783.
- BIDINGER, F.R., MAHALAKSHMI, V. & RAO, G.D.P. (1987).** Assessment of drought resistance in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). 1. Factors affecting yields under stress. *Aust. J. Agric. Res.*, 38 : 37-48.
- BIDINGER, F.R., MAHALAKSHMI, V., TALUKDAR, B.S. & ALAGARSWAMY, G. (1982).** Improvement of drought resistance in pearl millet. In: Drought resistance in crops with emphasis on rice. XRR: Los Banos, Laguna, Philippines: 357-375.
- BIELER, P. (1992).** Agronomic and physiological aspects of post-flowering drought tolerance of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) in the sahel. Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, Doctor thesis of Natural Science, 103p.
- BILLAZ, R. (1962).** Comparaison de quatre variétés d'arachide pour leur résistance a la sécheresse. *Oléagineux*, 17 : 35-39.
- BLACK, C.R. & SQUIRE, G.R. (1979).** Effects of atmospheric saturation deficit on the stomatal conductance of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. et H.) and groundnut (*Arachis hypogaea*). *J. Exp. Bot.*, 30 : 935-945.



- BLONDEL, D. (1971).** Contribution à la connaissance de la dynamique de l'azote minéral en sol sableux (dior) au Sénégal. *Agron. Trop.*, 26 : 1303-1333.
- BLUM, A. (1979).** Genetic improvement of drought resistance in crop plants : a case for sorghum. *In: Stress physiology in crop plants.* Wiley Interscience pub.: New York, Mussel, H. & Staples, R. eds.: 430-445.
- BLUM, A., MAYER, J. & GOZLAN, G. (1983).** Associations between plant production and some physiological components of drought resistance in wheat. *Plant Cell Environ.*, 6 : 2 19-225.
- BONFILS, P. & FAURE, J. (1956).** Les sols de la région de Thiès. *Bull. Agron.*, 16 : 5-92.
- BOUFFIL, F. (1951).** Biologie, écologie et sélection de l'arachide au Sénégal. *Bull. Scient. Min. Clon. Fr. Outre Mer Sect. Tech. Agric. Trop.*, : 111.
- BOYAT, A. & ROBIN, P. (1977).** Relations entre productivité, qualité et quantité du grain et activité nitrate réductase chez les céréales. *Ann. Amélior. Plant.*, 27 : 389-410.
- BRADFORD, M.M. (1976).** A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 75 : 248-254.
- BROUWER, R. (1981).** CO-ordination of growth phenomena within a root system of intact maize plants. *Plant Soil*, 63 : 65-72.
- BROWN, R.H. (1978).** A difference in N use efficiency in C3 and C4 plants and its implications in adaptation and evolution. *Crop Sci.*, 25 : 954-957.
- BRUNETTI, N. & HAGEMAN, R.H. (1976).** Comparison of *in vivo* assays of nitrate reductase in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Plant Physiol.*, (58): 583-587.
- CAMPBELL, W.H. (1976).** Separation of soybean leaf nitrate reductase by affinity chromatography. *Plant Sci. Lett.*, 7 : 239-247.
- CARBERRY, P.S. & CAMPBELL, L.C. (1985).** The growth and development of pearl millet as affected by photoperiod. *Field Crop Res.*, 11 : 207-217.
- CARBERRY, P.S., CAMPBELL, L.C. & BIDINGER, F.R. (1985).** The growth and development of pearl millet as affected by plant population. *Field Crop Res.*, 11 : 193-205.
- CHAILLOU, S., MOROT-GAUDRY, J.-F., LESAIN, C., SALSAC, L. & JOLIVET, E. (1986).** Nitrate or ammonium in french bean. *Plant Soil*, 91 : 363-365.
- CHARREAU, C. (1961).** Dynamique de l'eau dans deux sols du Sénégal. *Agron. Trop.*, 16 : 504-561.

- 
- CHARREAU, C. & NICOU, R. (1971).** L'amélioration du profil cultural dans les sols sableux et sablo-argileux de la zone tropicale sèche Ouest-Africaine et ses incidences agronomiques. *Xgron. Trop., Bull. Agron.*, 23 : 254p.
- CHARREAU, C. & VIDAL, P. (1965).** Influence de l'*Acacia albida* Del. sur le sol, la nutrition minérale et les rendements des mils *Pennisetum* du Sénégal. *Agron. Trop.*, 20 : 600-626.
- CHAVES, M.M. (1991).** Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.*, 42 (234): 1-16.
- CHOPART, J.-L. (1983).** Etude du système racinaire du mil (*Pennisetum typhoides*) dans un sol sableux du Sénégal. *Agron. Trop.*, 18 (1): 37-46.
- CHOPART, J.L. (1980).** Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal (arachide, mil, sorgho, riz pluvial). Inst. Nat. Polytech., Toulouse, Doctorat Ing., 160p.
- CISSE, L. (1986).** Etude des effets d'apports de matière organique sur les bilans hydriques et minéraux et la production du mil et de l'arachide sur un sol sableux dégradé du Centre-Nord du Sénégal. INP de Lorraine, Doctorat, 184p.
- CISSE, L. & VACHAUD, G. (1987).** Une méthode simplifiée d'estimation *in situ* de l'extraction de l'eau par les racines. *Agron. Trop.*, 42 (4): 24 1-247.
- CISSE, L. & VACHAUD, G. (1988).** Influence d'apports de matière organique sur la culture de mil et d'arachide sur un sol sableux du Nord-Sénégal. I. - Bilans de consommation, production et développement racinaire. *Agronomie*, 8 (4): 3 15-326.
- CLARKE, J.M., CAMPBELL, C.A., CUTFORTH, H.W., DePAUW, R.M. & WINKLEMAN (1990).** Nitrogen and phosphorus uptake, translocation, and utilization efficiency of wheat in relation to environment and cultivar yield and protein levels. *Can. J. Plant Sci.*, 70 : 965-977.
- CLEMENT, J.C. (1985).** Les mils pénicillaires de l'Afrique de l'ouest. Prospections et collectes. IBPGR, ORSTOM, FAO: Rome, 231p.
- COALDRAKE, P.D. & PEARSON, C.J. (1985).** Development and dry weight accumulation of pearl millet as affected by nitrogen supply. *Field Crop Res.*, 11 (1-2): 171-184.
- COCHEME, J. & FRANQUIN, P. (1968).** Etude agroclimatologique dans une zone semi-aride en Afrique au sud du Sahara. Projet conjoint d'agroclimatologie FAO/UNESCO/OMM., OMM n° 210TP110.
- CONEJERO, G., ROBIN, P. & SALSAC, L. (1984).** Les nitrate réductases de la feuille de soja. *Physiol. Vég.*, 22 (2): 135-145.

- CORTES, P.M. & SINCLAIR, T.R.** (1986). Gas exchange of field-grown soybean under drought. *Agron. J.*, 78 : 454-458.
- COX, M.C., QUALSET, C.O. & RAINS, D.W.** (1985). Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. II, Nitrogen assimilation in relation to grain yield and protein. *Crop Sci.*, 25 : 435-440.
- COX, M.C., QUALSET, C.O. & RAINS, D.W.** (1986). Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. III. Nitrogen translocation in relation to grain yield and protein. *Crop Sci.*, 26 : 737-740.
- CRAWFORD, N.M., SMITH, M., BELLISSIMO, D. & DAVIS, R.W.** (1988). Sequence and nitrate regulation of the *Arubidopsis thaliana* mRNA encoding nitrate reductase, a metalloflavoprotein with three functional domains. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 85 : 5006-5010.
- CROY, L.I. & HAGEMAN, R.H.** (1970). Relationships of nitrate reductase activity to grain protein production in wheat. *Crop Sci.*, 10 : 280-285.
- DALLING, M.J., HALLORAN, G.M. & WILSON, J.H.** (1975). The relations between nitrate reductase activity and grain nitrogen productivity in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 26 : 1-10.
- DANCETTE, C.** (1976). Mesures d'évapotranspiration potentielle et d'évaporation d'une nappe d'eau libre au Sénégal. Orientation des travaux portant sur les besoins en eau des cultures. *Agron. Trop.*, 31 (4): 321-338.
- DANCETTE, C.** (1978). Besoins en eau et adaptation du mil à la saison des pluies au Sénégal. In: Proc. Agroclimatological Res. Needs of the semi-arid tropics. ICRISAT: 2 1 1-226.
- DANCETTE, C.** (1979). Agroclimatologie appliquée à l'économie de l'eau en zone soudano-sahélienne. *Agron. Trop.*, 34 (4): 331-355.
- DANCETTE, C.** (1983a). Estimation des besoins en eau des principales cultures pluviales en zone soudano-sahélienne. *Agron. Trop.*, 38 (4): 281-294.
- DANCETTE, C.** (1983b). Besoins en eau du mil au Sénégal. Adaptation en zone semi-aride tropicale. *Agron. Trop.*, 38 (4): 267-280.
- DASSA-GIRARD, M.** (1987). Etude comparée des activités phosphatasiques acides et des paramètres hydriques foliaires de cultivars de mil (*Pennisetum americanum* L.) soumis à des contraintes hydriques. Paris 7, Paris, Doctorat, 179p.
- DAVIDIAN, J.-C. & SALSAC, L.** (1979). Interaction anions-cations ( $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ) et influence sur l'induction de l'activité nitrate réductase dans les racines excisées de maïs. *Physiol. vég.*, 17 (2): 375-385.

- DAVIES, D.D. & HUMPHREY, T.A.** (1978). Amino acid recycling in relation to protein turnover. *Plant Physiol.*, **61** : 54-58.
- DAVIES, W.J. & ZHANG, J.** (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *An.Rev. Plant Physiol. and Mol. Biol.*, **42** : 55-76.
- DECKARD, E.L. & BUSCH, R.H.** (1978). Nitrate reductase assays as a predictor test for crosses and lines in spring wheat. *Crop Sci.*, **18** : 289-293.
- DEMOLON, A.** (1968). Nutrition azotée des végétaux cultivés. In: Principes d'agronomie. Dunod: Paris: 190-216.
- DIOUF, M.** (1990). Analyse de l'élaboration du rendement du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb.). Mise au point d'une méthode de diagnostic en parcelles paysannes, INA, Paris Grignon, Doctorat, 227p.
- DO, F.** (1994). Réponses écophysiologicals de cultivars de mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à une sécheresse de fin de cycle en zone sahélienne : conséquences sur la stabilité du rendement. Paris VII, Paris, Doctorat, 269p.
- DODDEMA, H. & TELKAMP, G.P.** (1979). Uptake of nitrate by mutants of *Arabidopsis thaliana*, disturbed in uptake or reduction of nitrate. II. Kinetics. *Physiol. Plant.*, **45** : 332-338.
- DOWTON, W.J.S. & TREGUNA, E.B.** (1968). Carbon dioxide compensation: its relation to photosynthetic carboxylation reactions of graminiae and leaf anatomy. *Can. J. Bot.*, **46** : 207-246.
- DUTUIT, P., POURRAT, Y. & DUTUIT, J.-M.** (1994). La notion de stress de la cellule à l'écosystème. *Sécheresse*, **5** (1): 23-31.
- DWYER, L.M. & STEWART, D.W.** (1984). Indicators of water stress in corn (*Zea mays* L.) *Can. J. Plant Sci.*, **64** : 537-546.
- EVSTIGNEVA, Z.G., PUSHKIN, A.B., AKENTYEVA, N.P. & KRETOVICH, W.L.** (1985). Active site of glutamine synthetase from chloroplasts and cytosol of pea leaves *Physiol. Vég.*, **23** (5): 861-868.
- FAKOREDE, M.A.B. & MOCK, J.A.** (1978). Nitrate reductase activity and grain yield of maize cultivar hybrids. *Crop Sci.*, **18** : 680-682.
- FAMBRINI, M., PUGLIESI, C., VERNIERI, P., PARDOSSI, A. & BARONCELLI, A.** (1994). Characterization of a wilted sunflower (*Helianthus annuus* L.) mutant. II. Water relations, stomatal conductance, abscisic acid content in leaves and xylem sap of plants subjected to water deficiency. *J. Exp. Bot.*, **45** : 1809-1815.
- FAO** (1997). **L'économie mondiale du sorgho et du mil** : faits, tendances et perspectives  
FAO: Rome, 68p.

- FOEHSE, D. & JUNGK, A. (1983).** Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. *Plant Soil*, 74 : 359-368.
- FOREST, F. (1991).** Intérêts et limites de l'apport de matière organique en zone soudano-sahélienne : effets sur l'alimentation hydrique et sur le rendement de cultures d'arachide et de mil. *In: Influence du climat sur la production des cultures tropicales.* IFS/CTA, Ouagadougou: 93-104.
- FOREST, F. & LIDON, B. (1982).** Influence du régime pluviométrique sur la fluctuation du rendement d'une culture de sorgho intensifiée. *In: Int. Symp. Agrometeorology of sorghum and millet in semi-arid Tropics.* ICRISAT, India: 20p.
- FRANQUIN, P. & FOREST, F. (1977).** Des programmes pour l'évaluation et l'analyse fréquentielle des termes du bilan hydrique. *Agron. Trop.*, 32 : 7-11.
- FUSSEL, L.K. & PEARSON, C.L. (1978).** Course of grain development and its relationship to black region appearance of *P. americanum*. *Field Crop Res.*, 1 : 2 1-3 1.
- GANRY, F., BIDEAU, J. & NICOU, R. (1974).** Action de la fertilisation azotée et de l'amendement organique sur le rendement et la valeur nutritionnelle du mil Souna III. *Agron. Trop.*, 29 (10): 1006-1015.
- GARIN, P., FAYE, A., LERICOLLAIS, A. & CISSOKHO, M. (1990).** Evolution du rôle du bétail dans la gestion de la fertilité des terroirs sereer au Sénégal. *Les Cahiers de la Recherche Développement*, (26): 65-84.
- GIMENEZ, C., MITCHELL, V.J. & LAWLOR, D.W. (1992).** Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiol.*, 98 (2): 516-524.
- GLASS, A.D.M., SIDDIQI, M.Y., RUTH, T.J. & RUFTY, T.W.J. (1990).** Studies of the uptake of nitrate in barley. II. Energetics. *Plant Physiol.*, 93 : 1585-1589.
- GOJON, A., PASSAMA, L., ROBIN, P. & SALSAC, L. (1984).** Mesure de la réduction du nitrate dans les parties aériennes des plantes par une méthode *in situ*. *In: 6ème Colloque international pour l'optimisation de la nutrition des plantes.* , Montpellier.
- GOLBERG, A.D., JONAS, O.A., PEREYRA, M.C., CABEZA, C. & LEDENT, J.F. (1995).** Nitrate reductase activity in nitrogen and water-stressed plants of bread wheat. *Cereal Res. Comm.*, 23 (4): 433-439.
- GOODWIN, T.W. & MERCER, E.I. (1983).** Introduction to plant biochemistry. Pergamon: Oxford (England).
- GOUET, J.P. & PHILIPPEAU, G. (1989).** Comment interpréter les résultats d'une analyse de variance? *Doc. ITCF*,
- GREGORY, P.J. (1989).** The role of root characteristics in moderating the effects of drought. *In: Drought resistance in cereals.* Wallingford, Baker, F.W.J. ed.: 141-150.

- GREGORY, P.J., MARSHALL, B. & BISCOE, P.V. (1981).** Nutrient relations of winter wheat . 3. Nitrogen uptake, photosynthesis of flag leaves and translocation of nitrogen to grain. *J. Agric. Sci.*, 96 : 539-547.
- GRIGNON, C. & TOURAINE, B. (1981).** Les fonctions de transport de la racine. I. Les fonctions de prélèvement. *Physiol. Vég.*, 19 : 443-462.
- GRIME, J.P. (1989). Whole-plant response to stress in natural and agricultural systems. In: Plant under stress. Society of Experimental Botany, Cambridge Univ. Press: Cambridge, Jones, H.G., Flowers, J.G. & Jones, M.B. eds.: 31-46.
- GUERRERO, M.G., VEGA, J.M. & LOSADA, M. (1981).** The assimilatory nitrate-reducing system and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 32 : 169-204.
- HAGEMAN, R.H. & LAMBERT, R.J. (1988).** The use of physiological traits for corn improvement. In: Corn and corn improvement. Agronomy monograph. ASA-CSSA-SSSA.: Madison, Sprague, G.F. & Dudley, J.W. eds.
- HENSON, I.E. (1981a).** Changes in abscisic acid content during stomatal closure in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Plant Sc. Lett.*, 21 : 12 1-127.
- HENSON, I.E. (1981b).** Abscisic acid and after effects of water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Plant Sc. Lett.*, 21 : 129-135.
- HENSON, I.E. (1982b).** Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke) in a controlled environment. *J. Exp. Bot.*, 33 (132): 78-87
- HENSON, I.E., ALAGARSWAMY, G., MAHALAKSHMI, V. & BIDINGER, F.R. (1983a)** Stomatal response to water stress and its relationship to bulk water status and osmotic adjustment in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *J. Exp. Bot.*, 34 : 442-450.
- HENSON, I.E. & MAHALAKSHMI, V. (1985).** Evidence for panicle control of stomata? tzhaviour in water-stressed plants of pearl millet. *Field Crop Res.*, 11 : 281-290.
- HENSON, I.E., MAHALAKSHMI, V., BIDINGER, F.R. & ALAGARSWAMY, G. (1982a)** Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke) under field conditions. *Plant, Cell Environ.*, 5 : 147-154.
- HEWITT, E.J., HUCKLESBY, D.P. & NOTTON, B.A. (1976).** Nitrate metabolism. In: Plant: Biochem. Academic Press: New York, Bonner, J. & Varner, J.E. eds.: 633-672.
- HIREL, B. & GADAL, P. (1980).** Glutamine synthetase in rice. A comparative study of the enzyme form roots and leaves. *Plant Physiol.*, 66 : 619-623.
- HIREL, B., LAVERGNE, D., McNALLY, S. & GADAL, P. (1983).** Some regulatory properties of glutamine synthetase isoforms in a C4 plant : *Pennisetum americanum* (L.) Leeke. *Plant Sc. Lett.*, 32 : 169-175.

- HOFF, T., TRUON, H.-M. & CABOCHE, M.** (1994). The use of mutants transgenic plants to study nitrate assimilation. *Plant Cell Environ.*, 17 : 489-506.
- HUFFAKER, R.C., RADIN, T., KLEINKOPF, G.E. & COX, E.L.** (1970). Effects of mild water stress on enzymes of nitrate assimilation and of carboxylate phase of photosynthesis in barley. *Crop Sci.*, 10 : 471-473.
- HUFFAKER, R.C. & RAINS, D.W.** (1978). Factors influencing nitrate acquisition by plants; assimilation and fate of reduced nitrogen. *In: Nitrogen in the Environment*. Academic Press: New York, Nielsen, D.R. & Mac Donald, J.G. eds.: 1-4.3.
- IDSO, S.B., REGINATO, R.J., REICOSKY, D.C. & HATFIELD, J.L.** (1981). Determining soil induced water potential depressions in alfalfa by means of infrared thermometry. *Agron. J.*, 73 : 826-830.
- JACKSON, P., ROBERTSON, M., COOPER, M. & HAMMER, G.** (1996). The role of physiological understanding in plant breeding; from a breeding perspective. *Field Crops Res.*, 49 : 11-37.
- JACKSON, R.D.** (1982). Canopy temperature and crop water stress. *In: Advances in irrigation*. Academic Press: New York, Hillel, D. ed.: 43-85.
- JACKSON, S.H.** (1991). Relationships between normalized leaf water potential and crop water stress index values for acala cotton. *Agricultural Water Management*, 20 : 109-118.
- JACKSON, W.A., FLESHER, D. & HAGEMAN, R.H.** (1973). Nitrate uptake by dark-grown corn seedlings. *Plant Physiol.*, 51 : 120-127.
- JACQUINOT, L.** (1970). La nutrition carbonée du mil (*Pennisetum typhoides* stapf & Hubb.)  
1. Migrations des assimilats carbonés durant la formation des grains. *Agron. Trop.*, 25 : 1088-1095.
- JACQUINOT, L.** (1971). Effets de la nature de l'alimentation azotée et du pH sur la croissance et la productivité du mil (*Pennisetum typhoides*). *In: Les facteurs du milieu qui influencent le rendement des cultures céréalières tropicales*. CSTR/OUA, Dakar.
- JACQUINOT, L. & POUZET, D.** (1975). Modèles d'architecture de plantes, densité et rendement. 1. Utilisation de l'énergie lumineuse. Aspects théoriques appliqués au mil *Pennisetum* en zone sahélienne. *Oecol. Plant*, 10 (4): 369-387.
- JANSEN, D.M. & GOSSEYE, P.** (1986). Simulation of growth of millet (*Pennisetum americanum*) as influenced by water stress. CABO-TT: Wageningen., 10, 108p.
- JOHNSON, C.B., WHITTINGTON, W.J. & BLACKWOOD, A.G.** (1976). Nitrate reductase as a possible predictive test of crop yield. *Nature*, 262 : 133-134.

- JONAS, O.A., PEREYRA, M.C., CABEZA, C., GOLBERG, A.D. & LEDENT, J.F. (1990).** Activity of nitrate reductase and acid phosphatase in leaves of wheat, after a period of cessation of watering. *Cereal Res. Comm.*, **18 (4): 299-305.**
- JONAS, O.A., PEREYRA, M.C., CABEZA, C., GOLDBERG, A.D. & LEDENT, J.F. (1992).** Recovery of nitrate reductase activity in wheat leaves after a period of severe water stress. *Cereal Res. Comm.*, **20 (1-2): 13-18.**
- JONES, J.R. & **QUALSET, C.O. (1984).** Breeding crops for environmental stress tolerance. In: Applications of genetic engineering to crop improvement. Junks publishers, Collins, G.B., Petolino, J.G. & Nijhoff, M. eds.: 305-340.
- JONES, R.W. & **SHEARD, R.W. (1975).** Phytochrome, nitrate movement and induction of nitrate reductase in etiolated pea terminal buds. *Plant Physiol.*, **55 : 954-959.**
- JORDAN, W.R. (1983). Whole plant response to water deficits : an overview. In: Limitations to efficient water use in crop production. Am. Soc. Agron.: Madison (IJSA), Taylor, H.M., Jordan, W.R. & Sinclair, T.R. eds.: 289-317.
- KAISER, W.M. (1987) Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol. Plant.*, **71 : 142-149.**
- KETRING, D.L. (1984). Root distribution among genotype. *Crop Sci.*, **24 : 229-232.**
- KEYS, A.J., BIRD, I.F., CORNELIUS, M.F., LEA, P.J., WALLSGROVE, R.M. & MIFLIN, B.J. (1978).** Photorespiratory nitrogen cycle. *Nature*, **275 : 741-742.**
- 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.**
- KUMAR, A.K. (1989). Pearl millet : current status and future potential. *Outlook Agric.*, **8 : 46-53.**
- KUMAR, K.A. & ANDREWS, D.J. (1993).** Genetics of qualitative traits in pearl millet : a review. *Crop Sci.*, **33 : 1-20.**
- LACAPE, M.J. (1998).** Analyse écophysiological de la réponse de variétés de cotonnier au déficit hydrique. ENSAM, Montpellier, Doctorat, 120p.
- LAFFRAY, D., SAINTGUILY, A. & LOUGUET, P. (1986).** Etude comparative des effets d'une contrainte hydrique progressive sur les paramètres hydriques de trois variétés de mil. In: Colloque de Djerba. , Djerba (Tunisie): 6.
- LAMBERT, **C. (1983a).** Influence de la précocité sur le développement du mil (*Pennisetum typhoides* STAPF et HUBBARD). I - Elaboration de la touffe. *Agron. Trop.*, **38 (1): T-25.**
- LAMBERT, **C. (1983c).** L'IRAT et l'amélioration du mil *Pennisetum*. Présentation des travaux. *Agron. Trop.*, **38 (1): 78-88.**



- LAVAL-MARTIN, D. & MAZLIAK, P. (1995).** Nutrition et métabolisme. Herrnan: Paris, 539p.
- LAVERGNE, D., BISMUTH, E. & CHAMPIGNY, M.L. (1979).** Physiological studies on two cultivars of *Pennisetum* : *P. americanum* 23DB, a cultivated species and *P. mollisum*, a wild species. Photosynthetic carbon metabolism. *Z. Pflanzenphysiol.*, **91** : 291-303.
- LEVITT, J. (1980).** Responses of plants to environmental stresses. Academic Press: New York.
- LOUGUET, P., CANALE, N., DESAGHER, S., CONTOUR-ANSEL, D. & LAFFRAY, D. (1992).** Tolérance protoplasmique et activité de la phosphoénolpyruvate carboxylase foliaire de mil soumis à des contraintes hydriques contrôlées. *In: Le mil en Afrique. Diversité génétique et agrophysiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture.* ORSTGM, Hamon, S. ed., Montpellier.
- LOUGUET, P. & LAFFRAY, D. (1988).** Techniques d'études de l'état hydrique des plantes. *Bull. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, **1** : 7-34.
- LUDLOW, M.M. (1989).** Strategies of response to water stress. *In: Structural and fonctionnal response to environmental stresses.* SPB Academic Publishing: The Hague, Netherlands, Kreeb, K.H., Richter, H. & Hinckley, T.M. eds.: 269-281.
- LUDLOW, M.M. & MUCHOW, R.C. (1988).** Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for high production per unit of precipitation. *In: Drought research priorities for the dryland tropics.* ICRISAT: Patan.cheru (Indian), Bidinger, F.R. & Johansen, C. eds.: 179-211.
- LUPTON, F.G.H. (1966).** Translocation of photosynthetic assimilates in wheat. *Ann. Appl. Biol.*, **57** : 355-364.
- MACKOWN, C.T., VOLK, R.J. & JACKSON, W.A. (1981).** Nitrate accumulation, assimilation and transport of decapitated com roots. *Plant Physiol.*, **68** : 133-138.
- MAHALAKSHMI, V. & BIDINGER, F.R. (1985).** Flowering response of pearl millet to water stress during panicle development. *Ann. Appl. Biol.*, **106** : 571-578.
- MAITI, P.K. & BIDINGER, F.R. (1981).** Growth and development of the pearl millet plant. *Research Bulletin, ICRISAT, Pantacheru, A. P., India*, (6): 15.
- MAITI, R.K. & BISEN, S.S. (1990).** L'anatomie du mil. *ICRISAT Bull. d'Infor.*, (6)
- MALDONADO, J.M., NOTTON, B.A. & HEWITT, E.J. (1980).** The reactivation of nitrate reductase from spinach (*Spinacea oleracea* L.) inactivated by NADH and cyanide, using trivalent manganese either generated by illuminated chloroplasts or as manganipyrophosphate. *Planta*, **150** : 242-248.

- MARONE, E. (1994).** Etude des relations hydriques entre le sol et la plante cher: l'arachide pour une meilleure définition des concepts de sécheresse et de stress hydrique. Bambej, Mémoire probatoire, 54p.
- MARSCHNER, H. (1990). Mineral nutrition of higher plants. Academic Press: London, 674p.
- McNALLY, S. & HIREL, B. (1983).** Glutamine synthetase isoforms in higher plants. *Physiol Vég.*, 21 (4): 761-774.
- McNALLY, S., HIREL, B., GADAL, P., MANN, A.F. & STEWART, G.R. (1983).** Glutamine synthetase of higher plants : evidence for a specific isoform content related to their possible physiological role and their compartmentation within the leaf. *Plant Physiol.*, 72 : 22-25.
- McPHERSON, H.G. & SLATYER, R.O. (1973).** Mechanisms regulating photosynthesis in *Pennisetum typhoides*. *Aust. J. Biol. Sci.*, 26 : 329-339.
- MEHRER, J. & MOHR, H. (1989).** Ammonium toxicity : description of the syndrome in *Sinapis alba* and the search of its causation. *Physiol. Plant.*, 77 : 545-554.
- MEINZER, F.C. & GRANTZ, D.A. (1990). Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane : stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ.*, 13 : 383-388.
- MENGEL, K. & KIRKBY, E.A. (1982). Principles of plant nutrition. International Potash Institute: Bem, 655p.
- MIFLIN, B.J. & LEA, P.J. (1976).** The pathway of nitrogen assimilation in plants. *Phytochemistry*, 15 : 873-885.
- MIFLIN, B.J. & LEA, P.J. (1977).** Amino acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 28 : 299-329.
- MIFLIN, B.J. & LEA, P.L. (1980).** Ammonia assimilation. In: *Biochemistry of Plants : a comprehensive treatise*. Academic Press: New York, Stumpf, P.K. & Conn, E.E. eds.: 169-202.
- MIGUS, W.N. & HUNT, L.A. (1980).** Gas exchange rates and nitrogen concentrations in two winter wheat cultivars during the grain filling period. *Can. J. Bot.*, 58 : 2110-2116.
- MOHAMED, H.A., CLARK, J.A. & ONC, C.K. (1985). The influence of temperature during seed development on the germination characteristics of millet seeds. *Plant, Cell Environ.*, 8 : 361-362.
- MOLL, R.H., KAMPRATH, E.J. & JACKSON, W.A. (1982).** Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agron. J.*, 74 : 562-564.

- MORILLA, C.A., BOYER, J.S. & HAGEMAN, R.H. (1973).** Nitrate reductase activity and polyribosomal content of corn (*Zea mays* L.) having low leaf water potential. *Plant Physiol.*, **51** : 817-824.
- MUCHOW, R.C. (1989).** Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment. I. Yield potential. II. Effects of water deficits. *Field Crops Res.*, **20** : 191-219.
- NAIK, M.S., ABROL, Y.P., NAIR, T.V.R. & RAMARAO, C.S. (1982).** Nitrate assimilation. Its regulation and relationship to reduced nitrogen in higher plants. *Phytochem.*, **21** : 495-504.
- NASRULLHAQ-BOYCE, A. & JOHNS, O.T.G. (1977).** The light-induced development of nitrate reductase in etiolated barley shoots. An inhibitory effect of laevulinic acid. *Planta*, **137** : 77-84.
- NICOU, R. (1974).** Contribution à l'étude et à l'amélioration de la porosité des sols sableux et sablo-argileux de la zone tropicale sèche. Conséquences agronomiques. *Agron. Trop.*, **29** : 1100-1 127.
- OAKS, A. & HIREL, B. (1985).** Nitrogen metabolism in roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **36** : 65-345.
- O'NEAL, D. & JOY, K.W. (1973).** Glutamine synthetase of pea leaves. I. Purification, stabilization and pH optima. *Arch. Biochem. Biophys.*, **159** : 113-122.
- O'NEAL, D. & JOY, K.W. (1974).** Glutamine synthetase of pea leaves. Divalent cation effects, substrate specificity, and other properties. *Plant Physiol.*, **54** : 773-779.
- ONG, C.K. (1983b).** Response to temperature in stand of pearl millet (*P. typhoides* S. & H.) II. Reproductive development. *J. Exp. Bot.*, **34** : 337-348.
- ONG, C.K. & MONTEITH, J.L. (1985).** Response of pearl millet to light and temperature. *Field Crops Res.*, **11** : 141-160.
- ONG, C.K. & SQUIRE, G.R. (1984).** Response to temperature in stand of pearl millet (*P. typhoides* S. et H.) VII. Final number of spikelets and grains. *J. Exp. Bot.*, **35** : 1233-1240.
- OSMAN, A.M. & MILTHORPE, F.L. (1971).** Photosynthesis of wheat leaves in relation to age, illuminance and nutrient supply. II. Results. *Photosynthetica*, **5** : 61-70.
- PATE, J.S. (1973).** Uptake, assimilation and transport of nitrogen compounds by plants. *Soil Biol. Biochem.*, **5** : 109-119.
- PAYNE, W.A. (1997).** Managing yield and water use of pearl millet in the sahel. *Agron. J.*, **89** : 481-490.

- PEARSON, C.J.** (1975). Thermal adaptation of Pennisetum : seedling development. *Aust. J. Plant Physiol.*, 2 : 413-424.
- PELLISSIER, P.** (1966). Les paysans du Sénégal. Les civilisations agraires du Cavor à la Casamance. *Saint-Yrieix : Imprimerie Fabrègue*, : 940 .
- PERNES, J.** (1984) Gestion des ressources génétiques des plantes, *In: Monographies.* ACCT: Paris: 159- 197.
- PIERI, C.** (1976). L'acidification des terres de cultures exondées au Sénégal. *Agron. Trop.*, 31 (4): 339-368.
- PIERI, C.** (1977). Minéralogie et propriété de surface de deux sols sableux du Sénégal *Agron. Trop.*, 32 : 339-35 1.
- PIERI, C.** (1989). Fertilité des terres de savanes. Bilan de trente ans de recherche et de développement agricoles au sud du Sahara. Min. Coopération et CIRAD-IRAT.
- POUZET, D.** (1974). influence de la densité sur la formation du grain et celle de l'épi chez le mil (*P. typhoides*). ISRA/CNRA: doc. mult. Bambey, 20p.
- POUZET, D. & PUARD, M.** (1972). Amélioration des mils. CNRA: Bambey, Projet FED. 2150-1525 pp. 5-8.
- PURSEGLOVE, J.W.** (1987). Tropical crops dicotyledons. Longman Scientific and Technological, '7 19p.
- RAO, K.P. & RAINS, D.W.** (1976). Nitrate absorption by barley. 1. Kinetics and energetics *Plant Physiol.*, 57 : 55-58.
- RATAJCZAK, L., RATAJCZAK, W. & MAZUROWA, H.** (1981). The effect of different carbon and nitrogen sources on the activity of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in lupine embryonic axes. *Physiol. Plant.*, 51 : 277-280.
- RAWSON, H.M. & HACKET, C.** (1974). An exploration of the carbon economy of the tobacco plant. III. Gas exchange of leaves in relation to position on the stem, ontogeny and nitrogen content. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 1 : 551-560.
- REDXNBAUGH, M.G. & CAMPBELL, W.H.** (1985). Quaternary structure and composition of squash NADH:nitrate reductase. *The J. Biol. Chem.*, 260 (6): 3380-3385.
- REGINATO, R.J.** (1983). Field quantification of crop water stress. *Trans. ASAE (Am. Soc. Agric. Eng.)*, : 772-78 1.
- RHODES, D., RENDON, G.A. & STEWART, G.R.** (1976). The regulation of ammonia assimilating enzymes in *Lemna minor*. *Planta*, 129 : 203-2 10.
- RICE, E.L. & PANCHOLY, S.K.** (1972) Inhibition of nitrification by climax ecosystems. *Am. J. Bot.*, 21 : 683-692.

- RITCHIE**, J.T. (1981). Water dynamics in the soil-plant-atmosphere system. *Plant Soil*, 58 : 81-96.
- RIVIERE, I. (1993). Etude du fonctionnement hydrique du mil (*Pennisetum glaucum* L.) dans la zone sahélo-soudanienne par la mesure du débit de sève : cas des sols dégradés. Montpellier 2, Montpellier, Doctorat, 2 15p.
- ROBELIN**, M. (1983). Fonctionnement hydrique et adaptation à la sécheresse. In: Physiologie du maïs. INRA, Royan, 15-17 mars: 445-476.
- ROBIN, P. (1983). Assimilation du nitrate et remobilisation de l'azote protéique. In: Physiologie du maïs. INRA, Royan, 15-17 mars: 241-275.
- ROBIN, P., BLAYAK, D. & SALSAC, L. (1979). Influence de l'alimentation nitrique sur la teneur en nitrate et l'activité nitrate réductase des racines et des feuilles de plantules de maïs. *Physiol. Vég.*, 17 (1): 55-66.
- RYAN, C.A. (1973). Proteolytic enzymes and their inhibitors in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24 : 173-196.
- SALSAC, L., CHAILLOU, S., MOROT-GAUDRY, J.-F. & **LESAIN**, C. (1987). Nitrate and ammonium nutrition in plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 25
- SAPIN, P. (1985). Le mil et son amélioration. *IRAT/CNEARC, Montpellier*, : 45.
- SARDA, X., VANSUYT, G., TOUSCH, D., CASSE-DELBART, F. & **LAMAZE**, T. (1992). Les signaux racinaires de la régulation stomatique. In: Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale. INRA, Montpellier (France): 75-79.
- SAS (1994). SAS/STAT user's guide. SAS Institut Inc.: Cary (NC 27513, USA).
- SCHMITT, J.W. & EDWARDS, G.E. (1981). Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency of maize, wheat and rice: A comparison between C3 and C4 photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 32 : 459-466.
- SCHRADER, L.E., CATALDO, D.A., PETERSON, D.M. & VOGELLANG, R.D. (1974). Nitrate reductase and glucose 6-phosphate dehydrogenase activities as influenced by leaf age and addition of protein to extraction media. *Physiol. Plant.*, 32 : 337-34 1.
- SCHRADER, L.E., DOMSKA, D., JUNG, P.E. & PETERSON, L.A. (1972). Uptake and assimilation of ammonia-N and nitrate-N and their influence on the growth of corn (*Zea mays* L.). *Agron. J.*, 64 : 690-695.
- SEITH, B., **SETZER**, B., **FLAIG**, H. & MOHR, H. (1994). Appearance of nitrate reductase, nitrite reductase and glutamine synthetase in different organs of the scot pine (*Pinus sylvestris*) seedling as affected by light, nitrate and ammonium. *Physiol. Plant.*, 91 : 419-426.

- SENE, M. (1989).** Quelques caractéristiques de l'enracinement de l'arachide dans le sud-est du bassin arachidier du Sénégal. Doc. ISRA 20p.
- SHANER, D.L. & BOYER, J.S. (1976).** Nitrate reductase activity in maize (*Zea mays* L.) leaves. *Plant Physiol.*, **58** : 499-504.
- SIBAND, P. (1981).** Croissance, nutrition et production du mil (*Pennisetum typhoides* H. et S.). Essai d'analyse du fonctionnement du mil en zone sahélienne. *Agron. Trop.*, **38** : 27-36.
- SIBAND, P. (1983).** Essai d'analyse du fonctionnement du mil (*Pennisetum typhoides*) en zone sahélienne. *Agron. Trop.*, **38** (1): 27-35.
- SIMPSON, R.J. & DALLING, M.J. (1981).** Nitrogen redistribution during growth in wheat (*Triticum aestivum* L.) III. Enzymology and transport of amino acids from senescing flag leaves. *Planta*, (15 1): 447-456.
- SINCLAIR, T.R. & HORIE, T. (1989).** Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency : a review. *Crop Sci.*, **29** : 90-98.
- SINHA, S.K. & NICHOLAS, D.J.D. (1981).** Nitrate réductase. In: The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic Press, PALEG, L.G. & ASPINALL, D. eds.: 145-169.
- SIVAKUMAR, M.V.K. (1991).** Durée et fréquence des périodes sèches en Afrique de l'ouest *Bulletin de recherche/ICRISAT*, (13): 18 1.
- SIVASANKAR, S., ROTHSTEIN, S. & OAKS, A. (1997).** Regulation of the accumulation and reduction of nitrate by nitrogen and carbon metabolites in maize seedlings. *Plant Physiol.*, **114** 583-589.
- SMIRNOFF, N. & STEWART, G.R. (1985).** Nitrate assimilation and translocation by higher plants comparative physiology and ecology consequences. *Physiol. Plant*, **64** : 133-140.
- SMITH, J.A.C. & MILBURN, J.A. (1980).** Water stress and phloem loading. *Ber. Disch. Bot Ges.*, **93** : 269-280.
- SOMERS, D.A., KUQ, T.-M., KLELNHOFS, A., WARNER, R.L. & OAKS, A. (1983).** Synthesis and degradation of barley nitrate reduction. *Plant Physiol.*, **72** : 949-952
- SPRENT, J.I. (1980).** Root nodule anatomy, type of export product and evolutionary origin in some Leguminosae. *Plant Cell Environ.*, **3** : 35-43.
- SQUIRE, G.R. (1979)** The response of stomata of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.) to atmospheric humidity. *J. Exp. Bot.*, **30** : 925-933.
- SQUIRE, G.R., GREGORY, P.Y., MONTEITH, J.L., RUSSEL, M.B. & SINGH, P. (1984)** Control of water use by pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Expl. Agric.*, **20** : 135-149.

- SQUIRE, G.R., ONG, C.K. & MONTEITH, J.L. (1987).** Crop growth in semi-arid environments. *ICRISAT*. 219-232.
- STEWART, G.R., MANN, A.F. & FENTEM, P.A. (1980).** Enzymes of glutamate formation : glutamate dehydrogenase, glutamine synthetase and glutarnate synthase. *In: The Biochemistry of Plants*. Academic Press: New York, Mifflin, B.J. ed.: 271-327.
- STEWART, G.S. & RHODES, D. (1977).** A comparison of the characteristics of glutamine synthetase and glutamine dehydrogenase from *Lemna minor* L. *New Phytol.*, **79** : 257-268.
- STOREY, R. & BEEVERS, L. (1978).** Enzymology of glutamine metabolism related to senescence and seed development in pea (*Pisum sativum* L.). *Plant Physiol.*, **81** : 494-500.
- STREIT, L., MARTIN, B.A. & HARPER, J.E. (1987).** A methode for the separation and partial purification of the three forms of nitrate reductase present in wild-type soybean leaves. *Plant Physiol.*, **84** : 654-657.
- TAKANO, Y. & TSUNODA, S. (1971).** Curvilinear regression of the leaf photosynthetic rate on leaf nitrogen content among strains of *Oyza* species. *Jpn. J. Breed.*, **21** : 69-76.
- TALOUIZITE, A. & CHAMPIGNY, M.L. (1988).** Response of wheat seedlings to short-term drought stress with particular respect to nitrate utilization. *Plant, Cell Environ.*, **11** : 149- 155.
- TARDIEU, F. (1993).** Will progresses in understanding soil-root relations and root signalling substantially alter water flux models? *Phil. Trans. of the Royal Society London*, **341** : 57-66.
- TARDIEU, F. (1995).** Un contrôle conjoint de la, transpiration, de l'état hydrique foliaire et de messages chimiques d'origine racinaire chez le tournesol. *OCL*, **2** (6): 465-470.
- TARDIEU, F. (1996).** Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? *Plant Growth Regul.*, **20** : 93-104.
- TARDIEU, F., KATERJI, N. & BETHENOD, O. (1990).** Relations entre l'état hydrique du sol, le potentiel de base et d'autres indicateurs de la contrainte hydrique chez le maïs. *Agronomie*, **10** : 617-626.
- TARDIEU, F., ZHANG, J. & DAVIES, W.J. (1992).** What information is conveyed by an ABA signal from maize roots in drying field soil? *Plant Cell Environ.*, **15** : 185-19 1.
- TAYLOR, H.M. & RATLIFF, L.F. (1969).** Root elongation rates of cotton and peanut as a function of soil strength and soil water content. *Soil Sci.*, **108** : 113- 119.
- THOMAS, H. (1978).** Enzymes of nitrogen mobilization in detached leaves of *Lolium temulentum* during senescence. *Planta*, **142** : 161- 169.