

150705712



REPUBLIQUE DU SENEGAL
Ministère de l'Agriculture et de l'Élevage
Un Peuple – Un But – Une Foi

Institut Sénégalais de
Recherches Agricoles
(ISRA)

A550
D10
5712

Mémoire de Titularisation

**La culture du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) en
zone semi-aride : bases agrophysiologiques justificatives
d'une fertilisation azotée**

Présenté et soutenu par

Dr Omar Diouf, agrophysiologiste

Juin 2001

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	2
1. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE.....	3
1.1. GÉNÉRALITÉS SUR LE MIL	3
1.2. MILIEU PHYSIQUE DU BASSIN ARACHIDIER : CLIMAT ET SOL	4
1.2.1. <i>Climat</i>	4
1.2.2. <i>Le sol</i>	6
1.2.3. <i>Dégradation des systèmes de culture traditionnels</i>	6
1.3. PRODUCTION AGRICOLE ET CONTRAINTE ENVIRONNEMENTALE	7
1.3.1. <i>Évolution des rendements de mil</i>	7
1.3.2. <i>Amélioration de la production du mil en zones sèches</i>	9
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	11
2.1. INTRODUCTION	11
2.2. RÉGIMES HYDRIQUES.....	11
2.3. FERTILISATION AZOTÉE	12
2.4. DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL.....	13
2.5. CONDUITE DE LA CULTURE	14
2.6. ANALYSES STATISTIQUES	15
3. SYNTHÈSE DES RÉSULTATS.....	16
RÉFÉRENCES.....	23
PROJETS D'ARTICLES.....	27

INTRODUCTION

En Afrique soudano-sahélienne, au Sénégal en particulier, la faiblesse et la variabilité des rendements, notamment des principales cultures comme le mil et l'arachide, sont le résultat des effets des deux contraintes principales : la sécheresse et la pauvreté des sols. 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.

En effet, la majorité des travaux se 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 en conditions de fertilité optimale. 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. 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 sols riches en vue de la création de variétés adaptées restent pertinents en sols pauvres ; autrement dit, si l'expression d'un mécanisme n'est 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 une brève revue bibliographique et une description succincte de la démarche expérimentale, une synthèse des résultats a été présentée. Ces résultats ont été ensuite présentés de façon plus détaillée dans trois projets d'articles à soumettre pour publication dans des revues scientifiques à comité de lecture.

1. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

1.1. Généralités sur le mil

Le mil pénicillaire ou mil à 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 et Hubb., *P. typhoidum* Rich., *P. spicatum* (L.) Koern, *P. americanum* (L.) Leeke.

Le mil 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 italica*, *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.

Le mil possède un enracinement fasciculé, un port érigé à tiges pleines d'une taille pouvant atteindre 2 à 3 m ainsi qu'un tallage abondant dont seulement une faible partie est productive (Chopart, 1980; Siband, 1981; Lambert, 1983).

Il 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 mil 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 souna dont les grains sont petits et les épis non aristés. Elles sont généralement insensibles à la longueur du jour.

- 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.

1.2. Milieu physique du Bassin arachidier : climat et sol

1.2.1. 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 Thiès, Diourbel, Louga, Kaolack, Fatick est dénommée « Bassin arachidier ». 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 Thiès et de Diourbel), représentent 45% des superficies totales cultivées par an au Sénégal en arachide, mil et sorgho (Cissé, 1986).

Le 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 août (Dancette, 1979). Les quantités de pluies et leur répartition peuvent varier d'une année sur l'autre de 15 à 30% (Charreau et Nicou, 1971; Sivakumar, 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⁻¹ (figure 1 et 2). 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 sécheresse surtout en début et fin de cycle qui peuvent affecter considérablement la croissance et le développement des cultures (Cochemé et Franquin, 1968; Dancette, 1979; Sivakumar, 1991). 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.

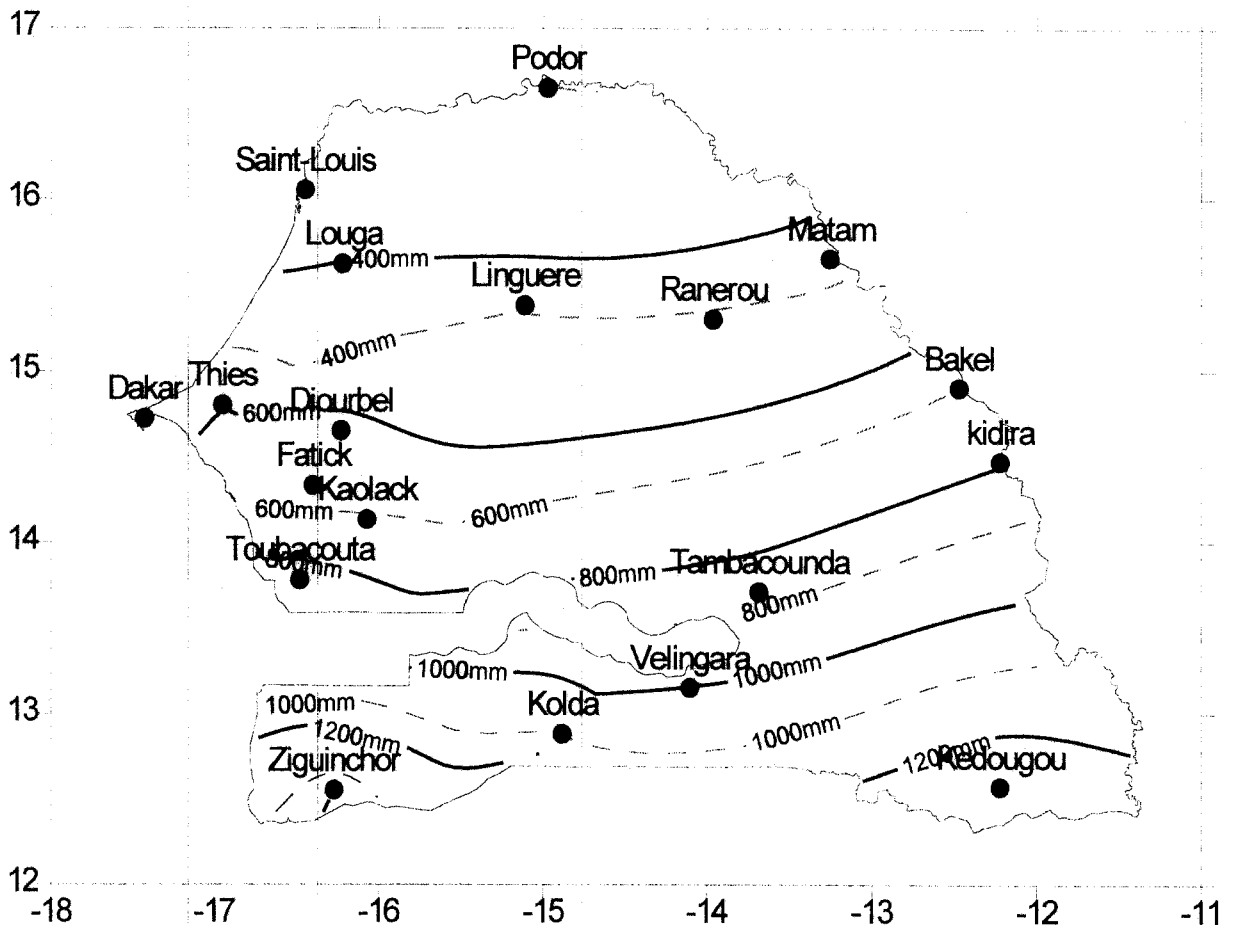


Figure 1 : Cumuls pluviométriques moyens annuels (1951-1990) en ligne continue et cumuls pluviométriques au cours d'une normale sèche (1961-1990); (source : Ceraas).

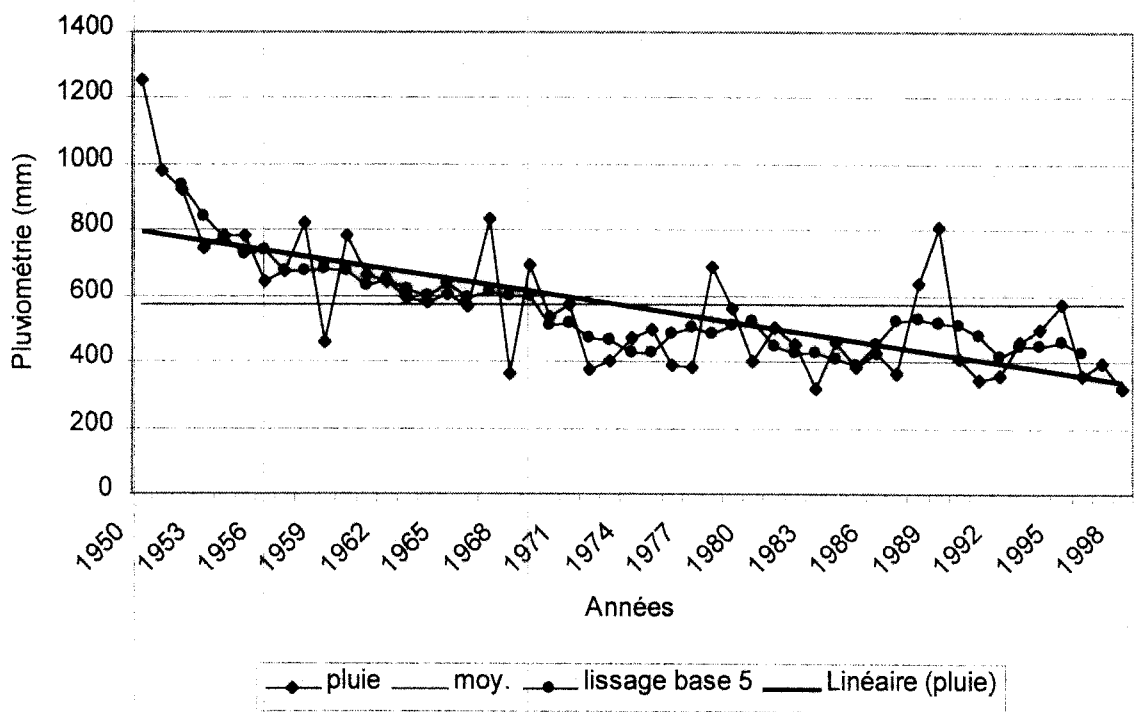


Figure 2 : Évolution inter annuelle de la pluviométrie moyenne annuelle, de 1950 à 1998 à la station de Bamby (CNRA).

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 (Piéri, 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⁻¹ 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).

A 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 étaient cultivés. Les cultures de base constituées par le mil (*souna* et *sanio*), le sorgho et le niébé étaient 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 permettaient d'entretenir ainsi la stabilité de l'espace agricole par une régénération constante de la fertilité (Charreau et Vidal, 1965).

L'introduction de l'arachide a entraîné un changement notable dans les systèmes agraires caractérisé 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, est resté limitée aux champs non loin des villages (Pellissier, 1966; Diouf, 1990).

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 ont favorisé l'extension des terres de culture et la disparition presque totale des jachères. Le système de culture s'est réduit en une succession biennale mil/arachide (Diouf, 1990). Ce système de culture soumis à des conditions socio-économiques défavorables a abouti à une chute de la fertilité et à l'acidification de ces sols naturellement fragiles (Piéri, 1989). Cette dégradation de la fertilité a été 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 contrainte environnementale

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 ($r = 0.41$). 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 s'est répercuté sur la production totale de céréales d'où un accroissement de l'écart entre production et demande nationale sans cesse augmentant suite à la croissance démographique (tableau 1). Ainsi, en 1997/98, sur la base d'une consommation annuelle en céréales entières de 185 kg habitant⁻¹ (norme FAO), les disponibilités nationales 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 (millions)	8.1
Taux estimatif de croissance démographique, 1994-2010 (% an ⁻¹)	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 ⁻¹)	62.3
Consommation de mil par habitant, moyenne 1982-84(kg an ⁻¹)	55.6
Consommation de mil par habitant, moyenne 1992-94 (kg an ⁻¹)	61.6
Taux de croissance des superficies cultivées en mil, 1975-84 (% an ⁻¹)	0.4
Taux de croissance des superficies cultivées en mil, 1985-94 (% an ⁻¹)	-1.2
Taux de croissance de la production du mil, 1975-1984 (% an ⁻¹)	-2.1
Taux de croissance de la production du mil, 1985-1994 (% an ⁻¹)	-1.8
Taux de croissance du rendement du mil, 1975-1984 (% an ⁻¹)	-2.5
Taux de croissance du rendement du mil, 1985-1994 (% an ⁻¹)	-0.6

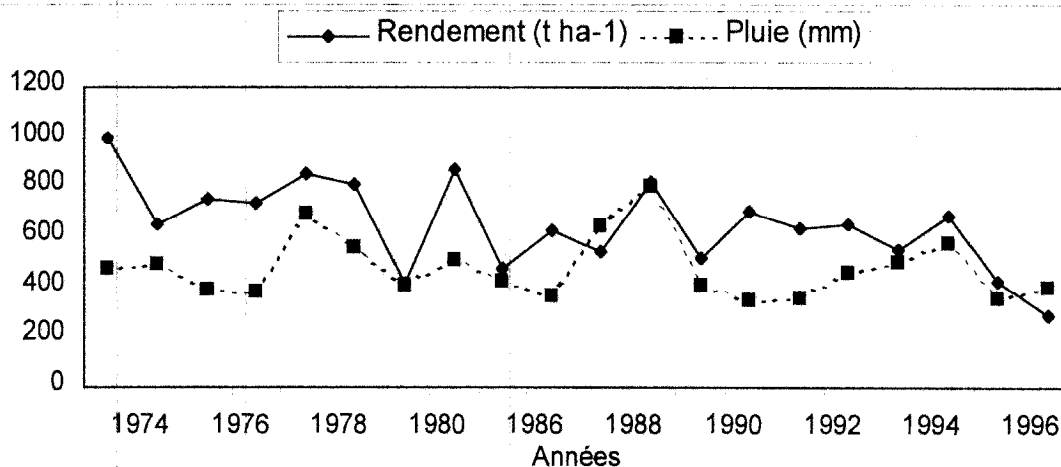


Figure 3 : Évolution de la pluviométrie et des rendements de mil dans le département de Bambey, de 1974 à 1997

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 intervenant dans 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; Ganry *et al.*, 1974; Cissé, 1986; Wey *et al.*, 1987). Ces pratiques culturales contribuent, entre autres, à l'optimisation de l'utilisation des ressources hydriques limitées dans les zones sèches. Ainsi, un travail du sol de 10 à 15 cm augmente significativement les rendements du mil, en améliorant l'enracinement du mil, la capacité d'extraction de l'eau et des éléments minéraux (Charreau et Nicou, 1971; Cissé, 1986). Ganry *et al.*, (1974) ont obtenu un rendement de l'ordre de 3 t ha⁻¹ avec 120 kg ha⁻¹ 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. Cissé (1986) et Cissé et Vachaud (1988) ont montré dans une rotation mil/arachide que les effets de l'incorporation de matière organique (10 tonnes de fumier ha⁻¹) 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 (Cissé, 1986). Selon Jamison (1958) cité par Cissé (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 lorsque l'eau est disponible 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 socio-

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 (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, l'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 a été effectué essentiellement sur le mil, considéré dans notre travail comme la culture test.

2.2. 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 complétées 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,

économiques (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 à l'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 criblage fondés sur des caractères adaptatifs utilisables dans des schémas de sélection (Jackson *et al.*, 1996).

Dans le bassin arachidier, 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 (Clément, 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 ont été identifiés et ont fait l'objet d'une revue par Winkel et Do (1992) et Do, (1994). Malgré le fait que le mil est souvent cultivé en zone sèche dans des sols pauvres, la majorité des travaux de caractérisation de ces réponses à la sécheresse ont été effectués en sols riches (fertilisation optimale).

évaporation en bac normalisé classe A ou ETP, évapotranspiration potentielle) par les coefficients culturaux (Dancette, 1983a; Dancette, 1983b) :

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

L'ETP a été 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 (Cochemé 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 permettant d'irriguer simultanément et de façon homogène des bandes de culture regroupant les parcelles de même niveau de régime hydrique de chaque répétition. Deux à trois mini-pluviomètres 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 $\mu mhos \text{ cm}^{-1}$) 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.

2.3. Fertilisation azotée

Pour des raisons techniques (conduite de la culture et délais d'obtention des mesures physiologiques), les niveaux de fertilisation étudiés ont été limités 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 F0 et F2, et afin de mettre en évidence des différences suffisamment contrastées.

L'azote a été 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. 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 parcelle. 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 de 3 m de profondeur a été installé avant semis afin de suivre l'évolution des profils hydriques à la sonde à neutrons (figures 4a et 4b).

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 a été 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. 4a). 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 ont été séparées d'une distance de 9 m.

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

2.5. 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⁻¹ pour l'ensemble des traitements. Le démariage à 3 pieds par poquet a été fait entre le 10^{ème} et le 15^{ème} 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.

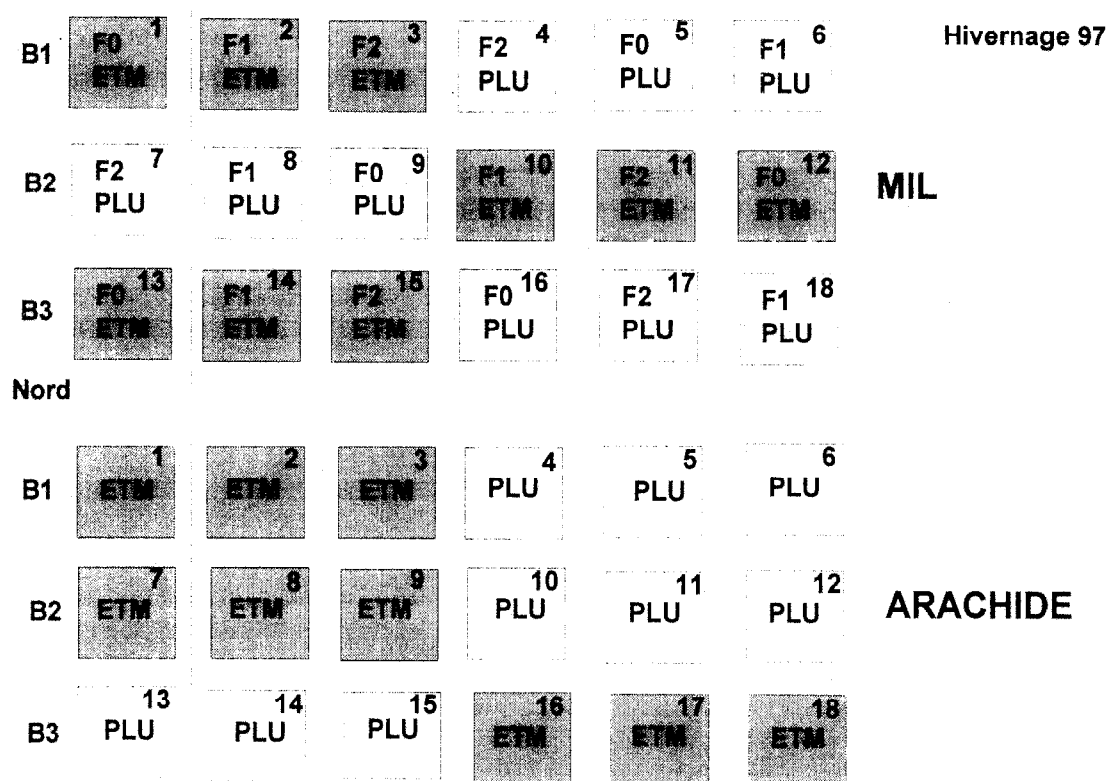


Figure 4a : Dispositif expérimental (exemple de l'essai hivernage 1997).

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

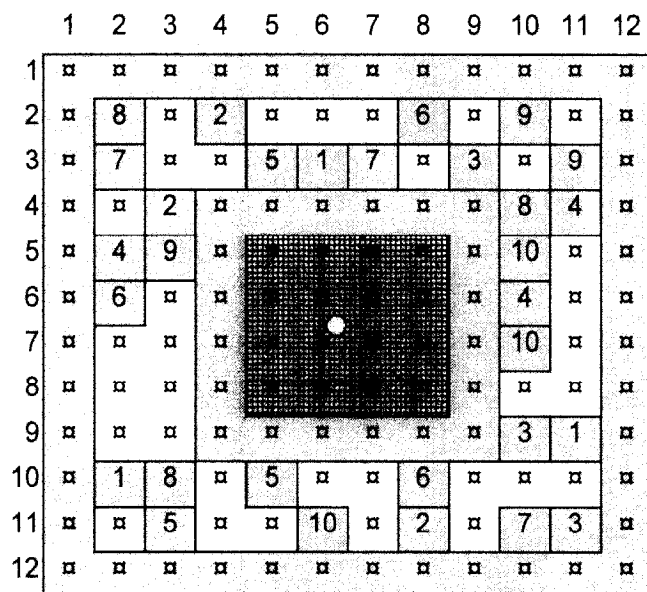


Figure 4b : Schéma détaillé d'une parcelle élémentaire, montrant le carré de rendement au milieu duquel se trouve le tube d'accès sonde et les numéros d'ordre de prélèvement aléatoire des poquets.

2.6. Analyses statistiques

Les analyses statistiques des variables mesurées ont été faites avec les logiciels STAT-ITCF (Gouet et Philippeau, 1989) et SAS (SAS, 1994). Les données brutes ont été 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) ont été effectués. Les transformations de variables ont été ensuite réalisées, si nécessaire, afin de stabiliser les variances. Dans l'analyse de variance du dispositif en split-plot, l'effet du régime hydrique a été testé en utilisant l'erreur liée à l'interaction régimes hydriques et répétitions. L'effet des niveaux en azote et celui de l'interaction a été ensuite testé comparativement à l'erreur résiduelle totale. La méthode de comparaison multiple de moyennes utilisée est celle de Newman Keuls au seuil de signification de 5%. Afin d'estimer l'arrière-effet de l'arachide, une analyse multivariée des mesures répétées a été réalisée, et les années ont été comparées successivement à partir de contrastes.

3. SYNTHÈSE DES RÉSULTATS

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 ont montré, contrairement à ceux de Payne (1997), qu'il existe bien une interaction entre le déficit hydrique et 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 augmente avec la fertilisation azotée. Par contre, en conditions de déficit hydrique, la perte relative de rendement grains augmente avec la fertilisation azotée. Le rendement en grains apparaît ainsi plus affecté par le déficit hydrique lorsque le niveau d'azote est élevé. Cette relation a été différente et inverse de celle observée en conditions d'alimentation en eau optimale.

L'analyse des principales composantes du rendement, le poids moyen d'un grain (Pmg) et le nombre de grains par mètre carré (NG m⁻²), a montré que les différences de rendement dépendent essentiellement des variations du NG m⁻². Les variations de ce dernier sont restées fortement liées à l'interaction entre l'alimentation hydrique et la nutrition azotée, et ont été déterminées pour 84 à 95% par celles du nombre d'épis productifs par mètre carré (NEP m⁻²). La réduction plus marquée du NEP m⁻² et du NG m⁻² en conditions 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 conditions de déficit hydrique, et non en ETM, traduirait l'existence d'une différence dans l'allocation des assimilats vers la formation de grains en fonction du niveau d'azote en conditions 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 matière sèche totale (MST) vers la production de grains s'est traduit par un ajustement du NG m⁻² et des termes qui le composent. Ce résultat est fondamental et montre que FO tend à mieux minimiser les pertes de rendement par un indice de récolte (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 caractères adaptatifs s'exprimant à différents niveaux de fonctionnement de la plante.

Consommation en eau et contrainte hydrique

En conditions d'alimentation hydrique non limitante, la consommation en eau de la culture a augmenté avec la fertilisation azotée. Lorsqu'un déficit hydrique a été appliqué, cette consommation en eau plus importante s'est traduite par l'installation plus rapide de la contrainte hydrique du sol. Par conséquent, le potentiel hydrique du sol a diminué plus rapidement chez F2 et F1 que chez F0 ; mais lorsque le déficit hydrique a été plus sévère les potentiels hydriques du sol se retrouvent au même niveau. Ces différences dans la vitesse d'installation de la contrainte hydrique du sol pourraient s'expliquer 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. En effet :

- 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 ont 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 conditions d'alimentation hydrique satisfaisante. Dans ce cas, 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 conditions d'alimentation hydrique non limitante, le niveau élevé en azote a favorisé le développement racinaire dans les horizons de surface. Par contre lorsque le niveau en azote était faible, l'élongation en profondeur a été favorisée et F1 a bien colonisé 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 d'absorption (Foehse et Jungk, 1983). Par contre, le déficit hydrique a interagi avec le niveau en azote pour modifier ce comportement du système racinaire en conditions ETM. Ainsi, en conditions de déficit hydrique,

F2 a présenté la meilleure colonisation jusqu'à 60-70 cm et F0 de 70 à 100 cm. La comparaison entre STR et ETM a montré que le déficit hydrique a provoqué un accroissement de la masse racinaire en profondeur chez F0 et F2 et pas chez F1. Cet accroissement a été tel que la masse racinaire totale sur 100 cm de STRF2 a été équivalente à celle de ETMF2, ce qui représenterait une perte en terme de production de grains étant donné que la production d'assimilats a été limitée par le déficit hydrique. Alors que pour STRF0, malgré un accroissement en profondeur, sa masse racinaire est restée inférieure à celle de ETMF0. Les comportements de STRF0 et STRF2 ont été ainsi différents et, sur l'ensemble du profil, STRF0 a présenté la meilleure colonisation. Cette meilleure colonisation du sol par F0 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, a été plus lentement chez F0 que chez les autres traitements azotés, F1 et F2. Ces différences dans l'état d'hydratation des plantes ont été consécutives à celles observées précédemment dans la vitesse d'installation de la contrainte hydrique du sol.

En effet, le dessèchement du sol a été accompagné 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 se desséchant moins vite en conditions de faible fertilité favoriserait le maintien relatif d'une conductance stomatique plus élevée indispensable à la poursuite des échanges d'eau (transpiration) et de CO₂ (photosynthèse nette). Ce maintien relatif de l'état hydrique et de la conductance stomatique de F0 en conditions de déficit hydrique serait renforcé par sa meilleure colonisation du sol. Par conséquent, cette gestion des ressources hydriques traduirait sa meilleure efficacité d'utilisation de l'eau.

Mobilisation et utilisation de l'azote

Le déficit hydrique en phase végétative a provoqué une faible réduction de la quantité d'azote mobilisé par la biomasse aérienne, traduisant ainsi un certain maintien de l'absorption. De plus, à la reprise de l'irrigation, il s'est produit un arrière effet positif du déficit hydrique sur la quantité d'azote mobilisé en particulier

pour F2. Le maintien de l'absorption de l'azote et l'arrière effet observé à la reprise seraient des conséquences de la meilleure colonisation du sol en profondeur en conditions de déficit hydrique en phase végétative. La biomasse aérienne étant réduite par le déficit hydrique, le maintien de l'absorption de l'azote a abouti à une concentration plus élevée de l'azote dans les organes des plantes stressées (feuilles, tiges...) surtout pour le traitement F2. L'augmentation de la concentration en azote total suite au déficit hydrique a été accompagnée aussi d'élévation de la concentration en azote minéral. L'accumulation des formes d'azote minéral en conditions de déficit hydrique suggère l'existence de perturbations 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 mobilisé. Cette diminution de l'azote mobilisé est plus précoce pour F2 que pour 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'effectuait l'essentiel de l'absorption de l'azote. En effet, 79 à 100% de l'azote mobilisé a été absorbé avant la floraison quel que soit le régime hydrique.

En conditions ETM comme en conditions de déficit hydrique, l'efficacité d'utilisation de l'azote diminue lorsque le niveau en azote augmente. L'efficacité d'utilisation de l'azote a été cependant fortement réduite par le déficit hydrique. 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 à haute potentialité céréalière comme le blé, le mil présente des indices de récolte de l'azote nettement inférieurs. De ce fait, malgré la capacité de son système racinaire 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 pour le mil.

Assimilation et remobilisation de l'azote

En conditions d'alimentation hydrique optimale, la bonne capacité du mil à absorber l'azote en sol pauvre lui a permis 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, a présenté l'activité nitratre réductase la plus élevée.

Le déficit hydrique en phase végétative, correspondant à la phase d'absorption active de l'azote, a affecté 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 ont été plus élevés pour les niveaux faibles d'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 conditions ETM qu'en conditions de déficit hydrique, l'activité glutamine synthétase a été plus élevée lorsque le niveau en azote était faible (F1 et F0). En conditions 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 nitratre réductase, l'activité glutamine synthétase a été faiblement affectée par le déficit hydrique. Elle a été même stimulée pour F1 et F2 lorsque le déficit hydrique devient sévère. En effet, en conditions 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 libéré à des concentrations toxiques.

En conditions de déficit hydrique, la tendance du niveau faible en azote à développer des indices de récolte grain et azote, des rendements grains 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 pour FO en conditions 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 mobilisé 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 NO_3/NH_4 . Toutefois, cet arrière - effet sur l'efficacité d'utilisation de l'azote n'a pas modifié 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 sols riches en vue de la création de variétés adaptées est modifiée en sols pauvres. Notamment, entre plusieurs variétés, la plus adaptée en sols pauvres et en conditions sèches 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 sols pauvres 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 suivre pourrait être facilitée par un zonage des risques climatiques établi à partir d'un modèle. L'amélioration des modèles existant par la prise en compte du module azote 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 génotypes 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 du 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.

RÉFÉRENCES

- 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.
- Badiane, A.N., 1993. Le statut organique d'un sol sableux de la zone centre-nord du Sénégal. Doctorat, Institut National Polytechnique de Lorraine, Nancy, 1993, 200 pp.
- 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: Mussel, H. and Staples, R. (eds), Stress physiology in crop plants. Wiley Interscience pub., New York, pp. 430-445.
- Bonfils, P., Faure, J., 1956. Les sols de la région de Thiès. Bull. Agron. 16, 5-92.
- 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. Agron. 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.
- Chopart, J.L., 1980. Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal (arachide, mil, sorgho, riz pluvial). Doctorat Ing., Inst. Nat. Polytech., Toulouse, 1980, 160 pp.
- Cissé, 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. Doctorat, INP de Lorraine, 1986, 184 pp.
- Cissé, 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), 315-326.
- Clément, J.C., 1985. Les mils pénicillaires de l'Afrique de l'ouest. Prospections et collectes. IBPGR, Orstom, FAO, Rome, 231 pp.
- Cochemé, 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.
- 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: 211-226.
- 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.
- 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. Doctorat, INA, Paris Grignon, 1990, 227 pp.
- 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. Doctorat, Paris VII, Paris, 1994, 269 pp.
- FAO, 1997. L'économie mondiale du sorgho et du mil : faits, tendances et perspectives. FAO, Rome, 68 pp.
- 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.
- 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.
- Gouet, J.P., Philippeau, G., 1989. Comment interpréter les résultats d'une analyse de variance? Doc. ITCF
- 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.
- 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.
- Lambert, C., 1983. Influence de la précocité sur le développement du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard). I - Elaboration de la touffe. Agron. Trop. 38(1), 7-25.
- 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, 1100-1127.
- Pellissier, P., 1966. Les paysans du Sénégal. Les civilisations agraires du Cayor à la Casamance. Saint-Yrieix : Imprimerie Fabrègue , 940 .

- Pernès, J., 1984. Gestion des ressources génétiques des plantes. In: Monographies. ACCT, Paris, pp. 159-197.
- Piéri, C., 1977. Minéralogie et propriété de surface de deux sols sableux du Sénégal. Agron. Trop. 32, 339-351.
- Piéri, 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, 444.
- Sapin, P., 1985. Le mil et son amélioration. Irat/Cnearc, Montpellier, 45pp.
- SAS, 1994. SAS/STAT user's guide. SAS Institut Inc., Cary (NC 27513, USA).
- 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.
- Sivakumar, M.V.K., 1991. Durée et fréquence des périodes sèches en Afrique de l'ouest. Bulletin de recherche/Icrisat (13), 181.
- Tostain, S., Marchais, L., 1993. Evaluation de la diversité génétique du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) au moyen de marqueurs enzymatiques et relations entre formes sauvages et cultivées. In: Hamon, S. (ed.) Le mil en Afrique. Diversité génétique et agrophysiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. Orstom, Paris, pp. 33-56.
- Wey, J., Siband, P., Oliver, R., Egoumenides, C., 1987. Essai de régénération d'un sol de la zone arachidière du centre-nord du Sénégal. Agron. Trop. 42(4), 258-267.
- Winkel, T., Do, F., 1992. Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à la sécheresse. Agron. Trop. 46(4), 339-350.

PROJETS D'ARTICLES

Drought response of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) as affected by nitrogen fertilisation. I - Grain yield, biomass production, and N accumulation.

Abstract

In the Sahel, pearl millet yields vary depending on the variation of soil moisture and nitrogen content. Characterisation of the yield response of millet to drought x nitrogen fertility interaction appears, therefore, indispensable for the improvement of this crop and its cultural practices. In this context, four trials were conducted during the rainy and dry seasons, between 1997 and 1999, in the experimental fields at Bambey, Senegal. The response of the millet variety, cv. Souna III, cultivated throughout the region, grown under three levels of nitrogen fertilisation (F0 = 0.0, F1 = 17.13, and F2 = 68.50 kg N ha⁻¹) and different water regimes (well-watered and water stressed) was compared in a split-plot experimental design. The results obtained showed that water deficit caused a decrease in grain and grain nitrogen yield, which was enhanced by an increase in the amount of nitrogen applied to the soil. As a result, the highest grain and grain nitrogen yields were obtained with F0 rate under drought. These results confirm the view that low N fertility reduces risk of crop productivity failure in zones prone to drought. The implementation of a nitrogen fertilisation policy taking into consideration climatic risks is necessary for the improvement of millet cropping systems.

Keywords: Drought, Millet, Soil fertility, Water-by-nitrogen interaction.

1. Introduction

Drought has been considered as the most important limiting factor for crop production in countries in the Sahel. However, many studies have shown that the gradual loss of soil fertility could be as much limiting as water availability in pearl millet production (Piéri, 1989). In the Sahel, pearl millet is grown under conditions characterised by high potential evapotranspiration combined with low and erratic rainfall (Cochemé and Franquin, 1968). This results in water deficit occurring often at the beginning and at the end of crop cycle (Dancette, 1979; Sivakumar, 1991). In Senegal, particularly in the commonly named “Bassin arachidier” or peanut crop zone, sandy soil upon which pearl millet is typically cultivated is characterised by low water holding capacity (Dancette, 1978) and low cationic exchange capacity (Piéri, 1989). This soil has also been shown to be acidic because of its low buffering capacity resulting from the poor soil organic matter content (Piéri, 1989; Chopart and Nicou, 1989). The poor soil organic matter content is due mainly to a combination of factors such as the disappearance of fallow practices, the continual rise in the demographic pressure and the under-utilization of organic and mineral inputs in cropping systems (Cissé, 1986; Cissé, 1988). Under these conditions, nitrogen is usually the most limiting of the nutrient elements.

Numerous studies have shown that drought and soil nitrogen fertility are responsible for the variation in, and low pearl millet yields observed (Cissé, 1986; Cissé, 1988; Cissé and Vachaud, 1988; Affholder, 1995; Affholder, 1997; Bationo *et al.*, 1990; Diouf, 1990). It was hypothesized from these studies that an interaction existed between soil water and nitrogen availability. A water shortage at the end of the crop cycle reduces yield more when fertilizers were applied, and that a low soil fertility reduces risk of crop failure during drought (Affholder, 1995; Affholder, 1997). Others workers, however, have found no increased risk of crop failure during drought when fertilizers were applied, and do not agree with this view (Payne *et al.*, 1995; Payne, 1997).

These conflicting reports could be due to differences not only in the water regime and the amount of soil nitrogen applied, but also in the objectives and design of the experiments. Furthermore, despite the fact that pearl millet is often grown under low-N conditions with drought risks, most work involving the characterisation of responses to drought for breeding purposes were made under high-yielding conditions (Winkel and Do, 1992). This raises the question of whether or not agronomic and physiological responses under high N were modified under low soil nitrogen content, the usual target environment. This question necessitates examining the interaction between soil water supply and nitrogen availability. The objective of the current study, therefore, was to analyse the effects of water supply and N fertilisation level on pearl millet grain yield, dry matter production, yield components and nitrogen accumulation.

2. Materials and methods

2.1. Description of the experimental site

The four experiments were conducted between 1997 and 1999 in the experimental fields of the “Centre National de Recherches Agronomiques (CNRA)” located at Bambey (14.42°N and 16.28°W) in the semi-arid zone of “Bassin arachidier” in Senegal. Long dry season (October to July) and very short rainy season (July to October) characterise this region. Climatic data over the years have shown a decrease in annual rainfall from an average of 600 mm between 1950 and 1968 to an average of 400 mm between 1968 to 1990. The amount and

the occurrence of rainfall are unpredictable, with a 15 to 30% annual variability. The average daily temperature on a yearly basis is about 30°C. The soil of the experimental site belongs to the tropical ferruginous type and has a sandy texture (91-94%), with low clay content (3.5 – 5.6%). The low organic matter content (0.27 - 0.34 %) together with low clay content induce a low buffering capacity with acidic pH (H₂O) of 5.7, a low water-holding capacity (75 mm m⁻¹) and a low cationic exchange capacity (CEC of 1.7 – 2.2 meq 100g⁻¹). Nevertheless, this soil is deep, allowing root growth until 180 cm (Chopart, 1983) and possess a good infiltration rate. The nitrogen content of 0.17% in addition to other soil characteristics (Tables 1 and 2), show that the soil of the experimental site is typical of degraded soils presently used for cultivation by farmers in the zone.

2.2. *Experimental design and crop management*

The experimental site was divided into two plots separated by 12 m-wide space, one was used for the hot dry season trials (March to June) and the other for the rainy season trials (July to October). Each plot was further split into two halves of 5,600 m² separated by a 9-m wide alley. Since annual millet-peanut rotation is a component of cultural practices in the zone, each trial, millet and peanut cultivation was rotated on these two plots.

The experimental design was a split-plot factorial based on three randomised complete blocks with water regimes as the main plots and N rates as subplots. The subplots were 10.8 m x 10.8 m separated by 2-m wide alleys. Dry season trials consisted of two water regimes: well-irrigated (WW) control and water-stressed (WS). Water-stressed regime was applied by suspending irrigation during the vegetative stage (30 days after sowing) and lasting for 22 days 1998 and 21 days in 1999, and at the grain filling stage, lasting for 17 days in 1998 and 14 days in 1999. Rainy season trials also consisted of two water regimes: rainfall conditions with complementary irrigation when necessary and strictly rainfall conditions. Three nitrogen treatments were applied in the subplots at the rates of 0.0 (F0), 17.1 (F1), and 68.5 (F2) kg N ha⁻¹, with the maximum corresponding to the recommended dose in Senegal. The nitrogen rates were incorporated in three splits as follows: one-third at seedling emergence as 15-15-15 fertiliser, one third at 2 weeks and one third at 5 weeks after planting as urea broadcast. In addition, all subplots were fertilised at seedling emergence at the same rate with 22.5 kg P ha⁻¹ as single superphosphate and 22.5 kg K ha⁻¹ as KCl, taking into account the P and K input from the 15-15-15 fertilisation. The combination of the two factors, water regime and nitrogen fertilisation, led to 6 treatments referred to as WWF0, WWF1, WWF2, WSF0, WSF1 and WSF2.

The plant material used in this study was a 90-day variety of millet (cv. Souna III), which is cultivated throughout the Sahel region. Seeds were sown in 3- to 5-cm depth holes made in the soil with a traditional hoe. The spacing between pockets and between rows was 0.9 m to obtain a density of 12,345-pocket ha⁻¹. Two weeks after planting, plants were thinned to three individuals per pocket. Insect attack, disease development and weed proliferation were controlled using the appropriate chemicals.

2.3. *Measurements*

The yield area, corresponding to 12.96 m² of each subplot, was harvested at crop maturity to determine grain yield and total biomass production. The plants were further divided into stovers and ears, and then dried to constant weight. Grain bearing and non-grain bearing heads from the harvest area were counted. Heads were shelled and the 1000-grain weight

determined. The cob weight was added to the stover fraction. Nitrogen concentration was determined according to the Kjeldahl method for the different shoot organs (leaves, stems and grains). Nitrogen utilization efficiency (g g^{-1}) = grain weight / total plant N (Moll *et al.*, 1982) and nitrogen harvest index (%) = (grain N / total plant N) x 100 (Cox *et al.*, 1986) were also calculated.

Root extraction was carried out after the 1999 dry season harvest in two subplots for each treatment on a soil monolith of area 0.90 cm x 0.90 cm, corresponding to the planting distance. The soil in each 10-cm depth, being a volume of 0.081-m³ soil, was separately extracted until a depth of 1 m was reached (Chopart, 1980).

2.4. Statistical analysis

Statistical analysis were performed with STAT-ITCF (Gouet and Philippeau, 1989) and SAS (SAS, 1994) software. Data were checked for normality (Lilliefors' test) and homogeneity (Bartlett's test) of variances and, log or square root transformations were made when necessary. Analysis of variance and linear regression analysis were used to determine the effects of water regimes, N fertiliser and interactions on grain yield, yield components and nitrogen accumulation. The water regimes were tested using error linked to the interaction. Nitrogen rates and interaction effects were tested in comparison with the total residual error.

3. Results

3.1. Characterization of the climatic conditions of the experiments

The climatic conditions and the amount of irrigation are presented in Fig.1 and Table 3. The daily means temperatures of both growing hot dry seasons were 29.6°C in 1998 and 29°C in 1999. These daily means temperatures were not very different from those obtained during the rainy seasons, 29.4 °C in 1997 and 28.8 °C in 1998. But, low minima daily temperatures characterised the hot dry seasons while decreased maxima daily temperatures occurred during rainy seasons. High thermal variations distinguish, therefore, hot dry seasons from rainy seasons. The lower and more fluctuating incoming radiation and the lower potential evapotranspiration in the rainy seasons were due to the rainfalls. These climatic parameters induced a great difference in theoretical maximum evapotranspiration or maximum water requirement between the two different growing seasons. Soil water balance (data not shown here) allowed assessment of the water deficit intensity. During the 1998 and 1999 hot dry seasons, water stressed plants received respectively 390 mm and 370-mm irrigation. During the 1997 rainy season experiments, the rainfall pattern caused a light water deficit for the strictly rainfall treatment (Fig. 2). However, this was not the case during the 1998 rainy season, which was characterised by a better rainfall distribution (Fig. 2). In 1998 rainy season experiment, therefore, only nitrogen fertiliser was taken into account since there was no difference in the water regimes.

3.2. Dry matter production and grain yield

Under well-watered conditions, dry matter production (DM) increased with increase in nitrogen rates in all the trials, but this effect was only significant in 1998 dry season and 1998 rainy season (Table 4). On the other hand, water stress reduced DM at all nitrogen levels in the dry seasons while the reduction was limited to the higher N rate (F2) under light water deficit in the 1997 rainy season. Light water deficit seems, therefore, to be favourable to DM

accumulation under medium N fertilisation. In well-watered plants, the higher DM in dry season compared to that in rainy season could be due to more favourable carbon nutrition, as a result of a more steady incoming radiation characteristic of the dry seasons.

Under adequate soil moisture conditions, grain yield also increased with increase in fertiliser rates in all the trials, but this effect was significant during both rainy and dry seasons of 1998 (Table 4). Under the severe soil moisture stress observed during the 1998 and 1999 dry seasons, grain yield was significantly reduced at all N rates, however, yield was more reduced under higher fertiliser rates. The different responses observed under well-watered and water-deficit conditions showed the existence of interaction effect between water supply and nitrogen availability in millet, which was found to be significant during the 1998 dry season. Under light moisture deficit in 1997 trial, although there was no significant difference, grain yield was more reduced in the higher fertiliser rate (F2). Therefore, under water-deficit conditions, grain yield reduction increased with increase in N fertilisation rates (Table 4). This finding is in agreement with an earlier view that the risk of crop failure under drought increases with fertilisation (Affholder, 1995; Affholder, 1997). Furthermore, the increase in grain yield with N fertilisation in well-watered conditions was similar to that in dry matter production. Thus, there is significant correlation ($r = 0.97$) between grain yield and dry matter production (Fig. 3), while that under water deficit was not found significant ($r = 0.23$, Fig. 3). This difference in yield response suggested a modification of the dry matter-partitioning pattern to the grain production under drought condition. These data are, however, not consistent with those obtained by Diouf, (1990) who didn't observe such a correlation. This could be explained by the fact that productions harvested during the dry and wet seasons in this study were not distinguished.

3.3. Yield components

The results of grain yield components and their correlation with grain yield is presented in tables 6, 7 and 8. Severe water stress in 1998 and 1999 dry seasons affected grain yield by reducing significantly 1000-grain weight (1000-GW), number of grains per m^2 (NG m^{-2}), number of grain bearing heads per m^2 (NGBH m^{-2}) and harvest index (HI). The effect of the light water deficit in 1997 rainy season was only significant on HI component (Table 6). However, water deficit interacted with N fertilisation to modify yield components responses, even though these interactions were not always significant, depending, on the duration and intensity of the water deficit. For a given water regime, there were no significant variation in 1000-GW, irrespective of the N fertilisation rate. As such there was no correlation between 1000-GW and grain yield. In all water regimes, the two related yield components NG m^{-2} and NGBH m^{-2} were positively correlated with grain yield. However, under well-watered conditions, NG m^{-2} and NGBH m^{-2} increased with increase in N fertiliser while the inverse was observed under water deficit conditions.

Grain yield (GY) may be considered as a product of total dry matter (TDM) at harvest and the proportion of TDM partitioned to the grains, i.e. HI (Inthapanya *et al.*, 2000):

$$GY = TDM \times HI$$

When water was not limiting, HI is not correlated with grain yield and was of the same value for all N fertiliser rates. This showed that dry matter partitioning in favour of grain production was not modified by N fertiliser rate under well-watered conditions. However, under water-stressed conditions HI was correlated with grain yield and depended, therefore, on nitrogen fertilisation. Thus, under water deficit conditions, low N fertilisation (F0) promoted a better

dry matter partitioning and minimised more relative grain yield reduction. This difference in dry matter partitioning to grain production could explain the lack of correlation between grain yield and TDM under water-deficit conditions (Fig. 3).

Furthermore, grain yield (GY) can be expressed as the product of mean grain weight (MGW) and $NG\ m^{-2}$ (Squire *et al.*, 1984):

$$GY = MGW \times NG\ m^{-2},$$

The absence of a significant MGW variation showed that grain yield is more dependent on $NG\ m^{-2}$. F0 rate compared to other N rates had a better capacity for filling its heads under water deficit conditions and therefore presented a fewer number of non-grain bearing heads per m^{-2} (Table 6). These results are consistent with those obtained for maize (Edmeades *et al.*, 1989) where higher rate of partitioning of assimilates to the reproductive structures was considered as the reason for higher grain numbers and grain-yield under water deficit conditions.

3.4. Root biomass

In all water regimes total root dry matter in the 100-cm soil depth increased with N fertilisation rate (Fig. 4). Root density profiles depended, however, on the interactive effect of soil moisture and nitrogen availability (Fig. 5). Under adequate soil moisture condition, higher root density was developed by F2 at 0 to 30 cm, by F0 at 30 to 60 cm and from 60 to 100 cm soil depth by F1 (Fig. 5). This effect of higher N fertiliser in promoting root growth at the surface under non-limiting water conditions has been previously reported in millet (Affholder, 1995; Cissé, 1986) and maize (Brouwer, 1981). On the other hand, low N fertiliser rates, F0 and F1, promoted the downward growth of roots. This response to N deficiency, whereby a root system increases its surface area and root soil volume in search of nutrients, could be considered as an adaptive mechanism. Similar responses have been reported for rape, spinach and tomato (Foehse and Jungk, 1983). Thus, the F1 fertiliser rate encouraged better root colonisation of all profiles and could therefore lead to improved N uptake accordingly. This development of the root system encouraged by the F1 rate could contribute to the low difference observed between grain yield at F1 and F2 under well-watered conditions, despite the great difference in N rates.

These root responses to N treatments under well-watered conditions were modified under water deficit conditions. Thus, higher root densities were observed for the F2 fertiliser rate at the 0 to 70-cm soil horizon and for the F0 fertiliser rate at the 70 to 100 cm soil horizons (Fig. 5). The comparison between plants grown under well watered and water deficit conditions showed that water deficit promoted downward growth of roots only in F0 and F2, and not in F1. The total root dry matter was lower under water-stressed condition than under well-watered condition at F0 rate. This indicated a depth redistribution of the roots without the important partitioning of assimilates to the roots (Fig. 4). While the maintenance of the same total root dry matter under both water regimes at the F2 rate implies an important partitioning of limiting shoot assimilates to roots, which could increase grain yield reduction. This difference in the downward growth of the root could be explained by the interactive effect of water and N on root growth regulation (Brouwer, 1981). Improved water uptake through a modification of the root system is known under water deficit conditions (Ludlow and Muchow, 1988; Gregory, 1989). Moreover, this has been established in millet (Batcho *et al.*, 1990). However, as far as we know, the interactive effect of water deficit and N has not been elucidated. This response by the millet root system would allow a better uptake of water and

nutrient reserves from the deep layers of the poor soils of the Sahel, characterised by high risks of leaching and drought.

3.5. Nitrogen accumulation

Results of the dry season experiments showed significant effects of water deficit, N fertilisation and their interaction on biomass N accumulation and grain N yield (Table 9). Thus, under well-watered conditions, the amount of N exported by both biomass and grain increased with N fertilisation. However, under water deficit condition although F2 presented more biomass N, F0 allocated greater amount of N to the grains. Light water deficit during the 1997 rainy season had no significant effect on N exported by biomass and grains at harvest. But nitrogen exported in biomass increased also significantly with N rates. Although not significant, grain N tended to increase also with N rates. During the 1998 rainy season, N exported by biomass and grains increased with N fertilisation.

Nitrogen utilization efficiency (NUE) was reduced by water deficit but under well-watered conditions as well as under water-stressed conditions, NUE tended to decrease with increase in N fertilisation (Table 10). This tendency was only observed under severe water deficit conditions for the nitrogen harvest index (NHI). Similar values for NUE under well-watered conditions were obtained for wheat (Clarke *et al.*, 1990). Despite the good root development that makes for more efficient use of available soil N (Table 9), NHI values of millet appear to be low compared to 71 – 85 % values obtained in the case of wheat (Clarke *et al.*, 1990). The low HI and NHI values of millet could be related to the high vegetative growth (Lambert, 1983a; Lambert, 1983b) combined with the limited utilization of photosynthetic potential (Jacquinot, 1970) and mobilised vegetative nitrogen. This could explain the lack of cost-effectiveness resulting in the use of high N rates in millet compared to improved cereals.

4. Conclusion

Under drought, plants responded differently to different levels of N fertilisation. Plants grown under the low soil N showed a better dry matter partitioning to grain presenting, therefore, the higher HI under drought. The relative grain yield reduction induced by drought increased therefore with N fertiliser rate. Furthermore, the high grain N yield associated with high NHI and NUE raised in F0 indicated also a better N partitioning to grains.

These results confirm and sustain the view that low fertility level reduces risk of crop failure in drought-prone areas. The improvement of cropping system aimed at reducing variability in crop productivity demands the implementation of N fertilisation policy as a function of climatic risks. The use of moderate N rates could be a more efficient strategy even if water is not limiting regarding the non cost-effectiveness of high N rates in millet. Therefore, the recommended N rate in sahelian zone may be revised according to climatic and soil fertility changes.

Acknowledgement

The authors thank the technicians at Ceraas for their assistance in data collection and processing. Financial support was provided by the European Union (EU) and French Community of Belgium (CGRI).

References

- 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 semi arid regions. *Field Crops Res.* 52, 79-93.
- Batcho, E., Daouda Ousmane, S., Do, F., Annerose, D., Khalfaoui, J.L., Fofana, A., Laffray, D., Louguet, P., 1990. Etude de la croissance racinaire de six cultivars de mil. *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agric. Milieu Aride* 2, 51-65.
- Bationo, A., Christianson, C.B., Baethgen, W.E., 1990. Plant density and nitrogen effects on pearl millet production in Niger. *Agron. J.* 82, 290-295.
- Brouwer, R., 1981. Co-ordination of growth phenomena within a root system of intact maize plants. *Plant Soil* 63, 65-72.
- 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). Doctorat Ing., Inst. Nat. Polytech., Toulouse, 1980, 160 pp.
- Chopart, J.L., Nicou, R., 1989. Vingt ans de culture continue avec ou sans labour au Sénégal. *Agron. Trop.* 44, 269-281.
- Cissé, 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. Doctorat, INP de Lorraine, 1986, 184 pp.
- Cissé, L., 1988. Influence d'apports de matière organique sur la culture de mil et d'arachide sur un sol sableux du Nord Sénégal. II. - Développement des plantes et mobilisations minérales. *Agronomie* 8(5), 411-417.
- Cissé, 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), 315-326.
- 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.
- Cochemé, 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.
- 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.
- 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: 211-226.
- Dancette, C., 1979. Agroclimatologie appliquée à l'économie de l'eau en zone soudano-sahélienne. *Agron. Trop.* 34(4), 331-355.

- 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. Doctorat, INA, Paris Grignon, 1990, 227 pp.
- Edmeades, G.O., Bolanos, J., Lafitte, H.R., Rajaram, S., Pfeiffer, W., Fischer, R.A., 1989. Traditional approaches to breeding for drought resistance in cereals. In: Drought resistance in cereals - Theory and Practice. ICSU Press, Paris, pp. 27-52.
- 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.
- 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: Baker, F.W.J. (ed.) Drought resistance in cereals. Wallingford, pp. 141-150.
- Inthapanya, P., Sipaseuth, Sihavong, P., Sihathep, V., Chanphengsay, M., Fukai, S., Basnayake, J., 2000. Genotype differences in nutrient uptake and utilisation for grain yield production of rainfed lowland rice under fertilised and non-fertilised conditions. *Field Crops Res.* 65, 57-68.
- Jacquinet, L., 1970. La nutrition carbonée du mil (*Pennisetum typhoides* stapf & Hubb.) I. Migrations des assimilats carbonés durant la formation des grains. *Agron. Trop.* 25, 1088-1095.
- 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), 7-25.
- Lambert, C., 1983b. II - Elaboration du rendement. *Agron. Trop.* 38(1), 16-26.
- Ludlow, M.M., Muchow, R.C., 1988. Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for high production per unit of precipitation. In: Bidinger, F.R. & Johansen, C. (eds), Drought research priorities for the dryland tropics. Icrisat, Patancheru (Indian), pp. 179-211.
- 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.
- Payne, W.A., 1997. Managing yield and water use of pearl millet in the sahel. *Agron. J.* 89, 481-490.
- Payne, W.A., Hossner, L.R., Onken, A.B., Wendt, C.W., 1995. Nitrogen and phosphorus uptake in pearl millet and its relation to nutrient and transpiration efficiency. *Agron. J.* 87, 425-431.
- Piéri, 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, 444.
- SAS, 1994. SAS/STAT user's guide. SAS Institut Inc., Cary (NC 27513, USA).
- Sivakumar, M.V.K., 1991. Durée et fréquence des périodes sèches en Afrique de l'ouest. *Bulletin de recherche/Icrisat* (13), 181.
- 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.
- Winkel, T., Do, F., 1992. Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à la sécheresse. *Agron. Trop.* 46(4), 339-350.

Table 1: Physical characteristics of the experimental soil

Depth	pH		Humidity at pF (%)		Textural class (%)		
	H ₂ O	KCl	4.2	2.5	Clay	Silt	Sand
0-10	5.6	5.4	1.4	3	3.5	1.7	94.4
10-20	5.8	5.6	1.6	3.1	3.6	1.8	94.3
20-40	5.7	4.3	2.1	4.6	5.6	2.8	91.4

Table 2: Chemical characteristics of the experimental soil

Depth	Organic matter			P	Absorbing complex (meq 100 g ⁻¹)							
	C‰	N‰	C/N	P total‰	Ca	Mg	Na	K	S	T	v	
0-10	1.69	0.17	10	0.255	1.06	0.347	0.024	0.080	1.5	1.97	73	
10-20	2.01	0.19	11	0.260	0.91	0.332	0.023	0.095	1.36	1.74	76	
20-40	1.55	0.16	10	0.230	1.03	0.372	0.024	0.061	1.48	2.2	66	

Table 3: Water supply and climatic conditions

		Irrigation (mm)	Rain before sowing (mm)	Rain after sowing (mm)	MET	PET (mm j ⁻¹)	T max (°C)	T min (°C)	Incoming radiation (J cm ⁻² j ⁻¹)
Dry season experiment in 1998	WW	585	-	-	544.8	6,45	38.1	21.1	2263
	WS	390	-	-					
Dry season experiment in 1999	WW	507	-	-	464.3	6,43	37.5	20.5	2234
	WS	370	-	-					
Rainy season experiment in 1997	WW	60			369.4	5,23	34.9	23.9	2147
	WS	-	107	290					
Rainy season experiment in 1998	WW				389	4,99	33.2	24.2	2129
	WS	-	17,5	327,5					

MET = cumulated maximum evapotranspiration, PET = potential evapotranspiration, F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

Table 4: Total aboveground dry matter (TDM), grain yield (GY) and relative grain yield reduction (RGYR) at harvest in 1998 and 1999 dry seasons.

	1998 dry season			1999 dry season		
	TDM	GY	RGYR	TDM	GY	RGYR
	(t ha ⁻¹)	(t ha ⁻¹)	(%)	(t ha ⁻¹)	(t ha ⁻¹)	(%)
Water regime						
WW	11.8a	3.05a	-	9.3a	2.31a	-
WS	7.4b	0.82b	-	5.6b	0.48b	-
Nitrogen fertilization						
F0	8.5b	1.82a	-	6.7a	1.38a	-
F1	9.7a	1.91a	-	7.6a	1.40a	-
F2	10.6a	2.07a	-	8.0a	1.41a	-
Interaction						
WWF0	9.6b	2.45b	-	8.3a	2.11a	-
WWF1	12.2a	3.26a	-	9.8a	2.40a	-
WWF2	13.6a	3.45a	-	9.7a	2.42a	-
WSF0	7.4b	1.20c	50	5.0b	0.64b	69
WSF1	7.2b	0.56d	80	5.4b	0.41b	83
WSF2	7.6b	0.70d	83	6.3b	0.40b	83

For a given parameter and effect, along the columns, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test, F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

Table 5: Total aboveground dry matter (TDM), grain yield (GY) and relative grain yield reduction (RGYR) at harvest in 1997 and 1998 rainy seasons.

	1997 rainy season			1998 rainy season		
	TDM (t ha ⁻¹)	GY (t ha ⁻¹)	RGYR (%)	TDM (t ha ⁻¹)	GY (t ha ⁻¹)	RGYR (%)
Water regime						
WW	6.90a	2.04a	-	-	-	-
WS	6.36a	1.44a	-	-	-	-
Nitrogen fertilization						
F0	5.76a	1.46a	-	5.46b	1.59b	-
F1	6.92a	1.84a	-	6.36b	1.94ab	-
F2	7.20a	1.92a	-	7.72a	2.24a	-
Interaction						
WWF0	5.68a	1.66a	-	-	-	-
WWF1	6.62a	2.09a	-	-	-	-
WWF2	8.41a	2.36a	-	-	-	-
WSF0	5.84a	1.26a	22	-	-	-
WSF1	7.23a	1.58a	25	-	-	-
WSF2	5.99a	1.48a	32	-	-	-

For a given parameter and effect, along the columns, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test, F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well watered regime and WS = water-stressed regime.

Table 6: Final grain yield components in dry season experiments

	1998 dry season					1999 dry season				
	1000- GW (g)	NG m ²	NGBH m ²	NGBH m ²	HI (%)	1000- GW (g)	NG m ²	NGBH m ²	NGBH m ²	HI (%)
Water regime										
WW	7.13a	42870a	9.3a	1.9b	26a	6.4a	36448a	8.3a	1.3b	25a
WS	4.74b	17132b	4.7b	6.1a	11b	4.9b	9865b	3.8b	4.4a	9b
Nitrogen fertilization										
F0	6.02a	29377a	6.9a	3.0a	21a	5.9a	22235a	5.9a	2.1a	20a
F1	6.10a	27454a	6.3a	4.6a	17b	5.8a	22192a	5.9a	2.7a	15.5a
F2	5.69a	33171a	7.9a	4.4a	17b	5.3a	25042a	6.3a	3.7a	16a
Interaction										
WWF0	7.12a	34306b	7.3cb	2.4b	25a	6.6a	32168a	7.2a	1.0b	26a
WWF1	7.53a	43282a	9.1b	1.7b	27a	6.6a	36445a	8.1a	1.1b	24a
WWF2	6.75a	51021a	11.6a	1.7b	26a	6.0a	40729a	9.5a	1.7b	25a
WSF0	4.92a	24448c	6.6c	3.6b	16b	5.1a	12302a	4.7a	3.1a	14a
WSF1	4.67a	11626d	3.5d	7.6a	7c	5.1a	7939a	3.7a	4.2a	7a
WSF2	4.63a	15321d	4.1d	7.0a	9c	4.5a	9354a	3.1a	5.8a	7a

For a given parameter and effect, along the columns, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

100GW = 1000-grain weight, NG m² = number of grain per m², NGBH m² = number of grain bearing heads per m², NGBH m² = number of non-grain bearing heads per m², HI = harvest index, F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well watered regime and WS = water-stressed regime.

Table 7: Final grain yield components in rainy season experiments

	1997 rainy season					1998 rainy season				
	1000- GW (g)	NG m ²	NGBH m ²	NNGBH m ²	HI (%)	1000- GW (g)	NG m ²	NGBH m ²	NNGBH m ²	HI (%)
Water regime										
WW	7.7a	27388a	6.0a	9.7a	30a	-	-	-	-	-
WS	7.0a	20897a	5.4a	10.0a	23b	-	-	-	-	-
Nitrogen fertilization										
F0	7.8a	19250a	5.1a	9.7a	26a	7.8a	20767b	6.8b	9.7a	29a
F1	7.2b	25733a	5.5a	9.8a	27a	7.8a	25227ab	7.4b	9.8a	30a
F2	7.0b	27445a	6.6a	10.0a	26a	7.5a	30117a	8.9a	10a	29a
Interaction										
WWF0	8a	21956a	5.2a	8.7a	30a	-	-	-	-	-
WWF1	7.7a	28038a	5.6a	10.3a	32a	-	-	-	-	-
WWF2	7.3a	32170a	7.3a	10.0a	28a	-	-	-	-	-
WSF0	7.7a	16543a	4.9a	10.7a	22a	-	-	-	-	-
WSF1	6.7a	23428a	5.3a	9.3a	22a	-	-	-	-	-
WSF2	6.7a	22720a	5.9a	10.0a	24a	-	-	-	-	-

For a given parameter and effect, along the columns, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

100GW = 1000-grain weight, NG m² = number of grain per m², NGBH m² = number of grain bearing heads per m², NNGBH m² = number of non-grain bearing heads per m², HI = harvest index, F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

Table 8: Correlations (r) of grain yield to grain yield components in all experiments.

	1998 dry season		1998 dry season		1997 rainy season		1998 rainy season	
	n = 9		n = 9		n = 9		n = 18	
	r	$P_{0.05}$	r	$P_{0.05}$	r	$P_{0.05}$	r	$P_{0.05}$
Well-watered conditions								
1000-grain weight	0.33	ns	0.09	ns	0.11	ns	0.11	ns
Number of grain bearing heads m ²	0.82	*	0.66	*	0.88	*	0.82	*
Number of grains m ²	0.92	*	0.78	*	0.98	*	0.97	*
Harvest index	0.20	ns	0.02	ns	0.11	ns	0.24	ns
Water deficit conditions								
1000-grain weight	0.41	ns	0.41	ns	0.30	ns	-	-
Number of grain bearing heads m ²	0.96	*	0.72	*	0.86	*	-	-
Number of grains m ²	0.98	*	0.90	*	0.97	*	-	-
Harvest index	0.93	*	0.98	*	0.64	ns	-	-

$P_{0.05}$ = Level of significance at 5% according De Bravais-Pearson's test; * = significant, ns = not significant, F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

Table 9: Nitrogen accumulation by aboveground biomass and grains.

	1998 dry season		1999 dry season		1997 rainy season		1998 rainy season	
	Biomass (gN m ²)	Grain (gN m ²)	Biomass (gN m ²)	Grain (gN m ²)	Biomass (gN m ²)	Grain (gN m ²)	Biomass (gN m ²)	Grains (gN m ²)
Water regime								
WW	12.60a	5.35a	5.18a	2.11a	12.13a	5.20a	-	-
WS	9.01b	1.7b	3.78b	0.70b	11.07a	4.03a	-	-
Nitrogen fertilization								
F0	9.42b	3.16a	3.71b	1.08b	9.32b	3.51a	5.95b	2.11b
F1	9.22b	3.36a	4.24b	1.53a	11.85a	4.84a	8.51ab	3.50a
F2	13.77a	4.06a	5.53a	1.61a	13.63a	5.49a	9.43a	4.28a
Interaction								
WWF0	9.67b	3.91b	3.72d	1.33b	9.35a	3.88a	-	-
WWF1	11.62b	5.57a	5.42b	2.52a	12.66a	5.14a	-	-
WWF2	16.51a	6.57a	6.46a	2.47a	14.39a	6.58a	-	-
WSF0	9.17b	2.41c	3.69d	0.82cb	9.30a	3.14a	-	-
WSF1	6.82c	1.15c	2.98d	0.53c	11.03a	4.54a	-	-
WSF2	11.02b	1.54c	4.66c	0.74cb	12.87a	4.40a	-	-

For a given parameter and effect, along the columns, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test, F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

Table 10: Nitrogen utilization efficiency (NUE) and nitrogen harvest index (NHI)

	1998 dry season		1999 dry season		1997 rainy season		1998 rainy season	
	EUN (g g ⁻¹)	IRN (%)	EUN (g g ⁻¹)	IRN (%)	EUN (g g ⁻¹)	IRN (%)	EUN (g g ⁻¹)	IRN (%)
Water regime								
WW	24.8a	42.7a	46.2a	40.2a	16.8a	42.4a	-	-
WS	9.0b	18.6b	13.2b	18.6b	13.0b	36.0a	-	-
Nitrogen fertilization								
F0	19.1a	33.1a	37.1a	28.9a	15.7a	37.8a	25.6a	35c
F1	18.1a	32.2a	28.9b	32.1a	15.2a	40.3a	24.1a	41b
F2	13.5b	26.7a	23.2b	27.2a	13.8a	39.5a	23.1a	45a
Interaction								
WWF0	25.3ab	40.3a	56.8a	35.8a	17.74a	41.5a	-	-
WWF1	28.3a	48.3a	44.2a	46.4a	16.39a	40.3a	-	-
WWF2	20.9b	39.7a	37.7a	38.5a	16.29a	45.5a	-	-
WSF0	12.9c	25.9b	17.4b	22.1b	13.66a	34.0a	-	-
WSF1	7.9d	16.2c	13.6b	17.9b	14.00a	40.3a	-	-
WSF2	6.2d	13.7c	8.6b	15.9b	11.32a	33.6a	-	-

For a given variable and effect, along the columns, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test, F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

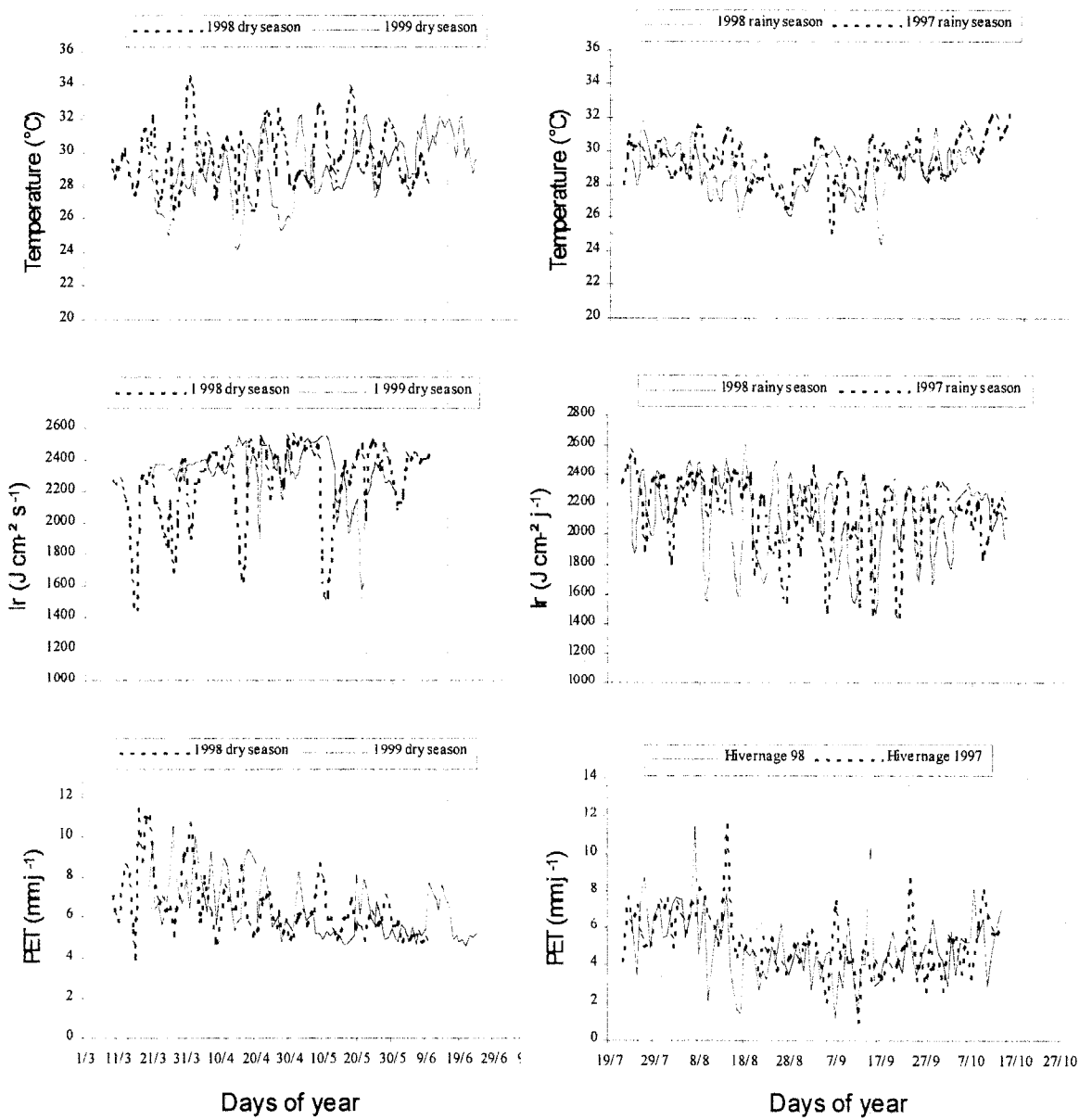


Fig. 1. Climatic characteristics of the growing seasons (Ir = incoming radiation, PET = potential evapotranspiration)

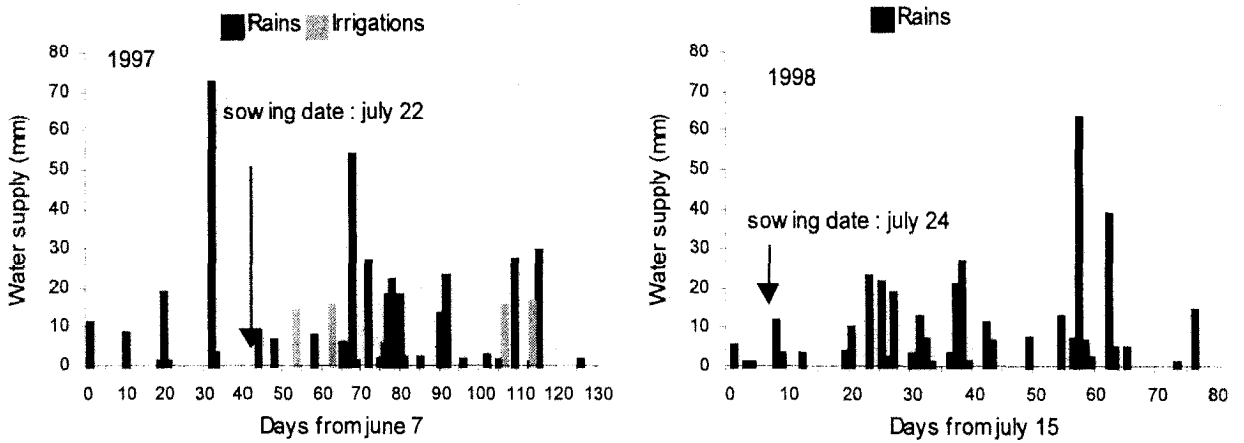


Fig. 2. Water supply during rainy season experiments.

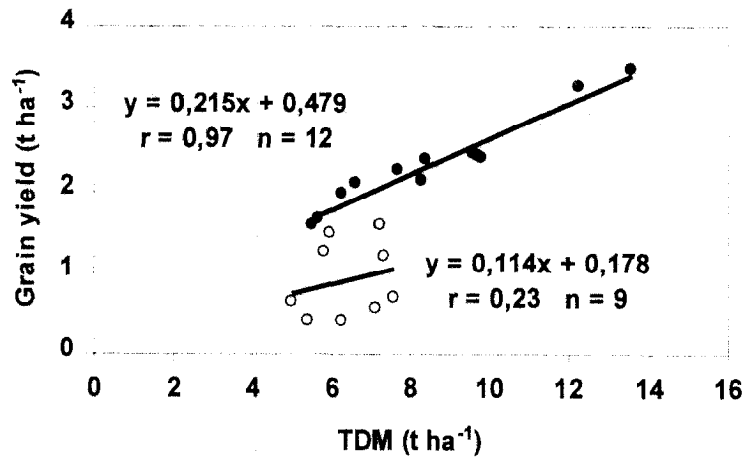


Fig. 3. Relation between grain yield and total aboveground dry matter (TDM) at harvest under well-watered conditions (●) and water-stressed conditions (○).

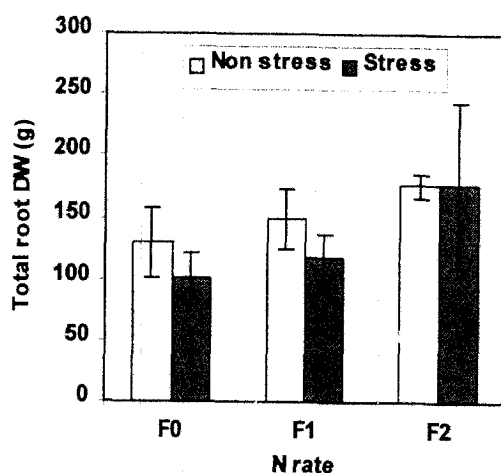


Fig. 4. Total root dry weight through 100 cm of depth during 1999 dry season. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well watered regime and WS = water-stressed regime. Points are means \pm SE.

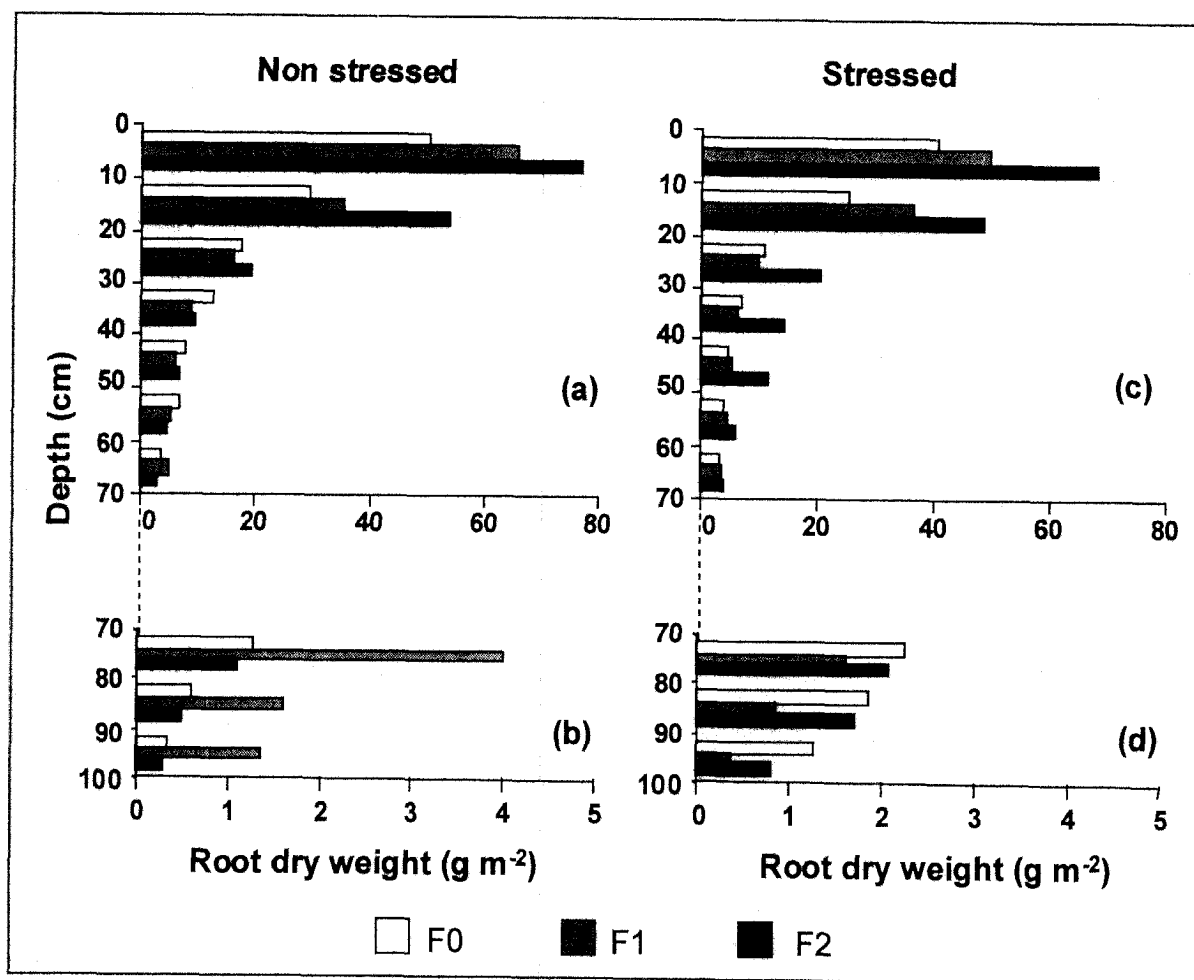


Fig. 5. Root density profiles in 1999 dry season experiment. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹.

Drought responses of Pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) as affected by nitrogen fertilisation. II - Water consumption and water relations.

Abstract

In sahel, drought and soil poverty constitute the main constraints to crop production. In this zone, grain yields of millet depend greatly on the interaction between drought and nitrogen fertility. Thus, it was showed previously that the effect of water deficit on grain yields increase with increase in N fertilisation. Four trials were conducted during the rainy and dry seasons, between 1997 and 1999, in the experimental fields at Bambey, Senegal, to determine implicated agrophysiological responses. The millet variety, cv. Souna III, was grown under three levels of nitrogen fertilisation (F0 = 0.0, F1 = 17.13, and F2 = 68.50 kg N ha⁻¹) and different water regimes (well watered and water stressed) in a split-plot experimental design. In well-watered conditions, the lower leaf area index linked to the low N level induced less important water consumption. When water stress was applied, this lower water consumption moderates the rate of soil desiccation at low N level. Associated with deep root colonisation, these responses resulted in higher plant water status, with higher stomatal conductance, transpiration rate and net photosynthesis. Definitively, the achievement of higher water status encourages the partitioning of dry matter to grains for a higher grain yield. Related to our previous results, performance under low N in drought conditions could be attributed to a low LAI and deep root colonisation.

Keywords: Agrophysiological responses, drought adaptation, nitrogen nutrition, *Pennisetum glaucum*, semi-arid zone.

1. Introduction

The sahelian zone, in addition to persistent drought, is characterised by degraded soil often poor in organic matter and nitrogen (Cissé, 1988; Chopart and Nicou, 1989; Piéri, 1989). In this zone, the use of organic and inorganic fertilisers is limited by several socio-economic constraints (Badiane, 1993). Thus, low soil N constitutes with drought the principal constraints to the productivity of different crops in the sahelian zone.

With regards to the low soil fertility, ideal varieties would be those that perform well under low soil fertility conditions but also respond well to applied N fertiliser (Ladha *et al.*, 1998). Lafitte and Edmeades, (1994b) have shown through recurrent selection programmes that the selection for performance under low N could improve the efficiency with which N is used to produce biomass and grains. However, majority of the selection programmes have been conducted under high N conditions where heritability and genotypic variation in grain yield are high (Rosielle and Hamblin, 1981; Simmonds, 1991). This observation raises the question of, whether indirect selection under high N is more efficient than direct selection under low N for improving grain yields under low N.

The existence of a considerable genetic diversity for performance under low N within maize populations has been demonstrated (Lafitte and Edmeades, 1994a). Some works have shown that selection under low N conditions could be accompanied by a gain in selection for performance under low N (Castleberry *et al.*, 1984; Carlone and Russel, 1987), especially when the relative loss of yield due to nitrogen exceeded 43% (Banziger *et al.*, 1997). Thus, Muruli and Paulsen, (1981), in their programme of selection, succeeded in the creation of a maize population that performs well under low soil N. This confirms therefore the possibility of using genetic variability in improving crop performance under low N conditions.

As far as we know, there are no reports on the selection of millet under low N conditions as is the case with maize. However, the existence of interaction between drought and the availability of soil N has been reported (Diouf, 2000; Diouf *et al.*, 2001 in the same series). These authors showed also that the depressive effect of drought on grain yield was aggravated by a high N fertilisation. The effect of water deficit on the grain yield in relation to the level of N can be explained by the differences in assimilate partitioning in favour of the grains (Diouf, 2000; Diouf *et al.*, 2001 in the same series). In these current processes the water status of the plant plays a major role (Smith and Milburn, 1980).

Consequently, the objective of the present work was to characterise the effect of the interaction between water and N on water consumption and water relations of millet. For this purpose, agrophysiological responses were determined under different conditions of water supply and nitrogen availability.

2. Material and methods

2.1. Description of the experimental design

Four trials were conducted in dry and in rainy seasons from 1997 to 1999 at the National Centre for Agronomic Research (CNRA), Bambey, Senegal (14.42°N and 16.28°W) situated in the semi-arid zone. Details of the experimental design, statistical procedures, climatic and soil conditions have been previously presented (Diouf, 2000; Diouf *et al.*, 2001 in the same series). The 90-days variety, souna III, used for the study is widely cultivated in the zone. The experiment incorporated a split-plot design with three replications. The watering regime was the main-plot and nitrogen fertilisation, the subplot. The N fertiliser was given at three rates: F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹. Two watering regimes were applied: an

adequate watering regime (WW) and water-stressed regime (WS). During the dry seasons, plants under WW were irrigated throughout the crop growth cycle, while irrigation was stopped for water-stressed plants during tillering, and grain formation and filling phases, thereby giving rise to two water deficit cycles. In the rainy season, plants under WW were given complementary irrigation when the rainfall did not meet the water requirements of the plants.

2.3. Measurements

Access tube was installed in the middle of each experimental plot. Twice a week, the soil water content was measured at every 10 cm until 2.80 m soil depth with a neutrons probe (Troxler 4300, Troxler Laboratories, Research Triangle Park, North Carolina) after calibration by the gravimetric method. Considering drainage as negligible and absence of runoff, actual evapotranspiration (AET) or water consumption was calculated from the following water balance relationship

$$\text{AET} = \text{P} + \text{I} - \Delta_{\text{stock}} \quad (\Delta_{\text{stock}} = \text{Stock}_t - \text{Stock}_{t+dt}),$$

where Δ_{stock} is the variation in water stock between two measurement dates, and P and I are contributions by rain and irrigation, respectively.

The leaf area index (LAI) was measured with LAI - 2000 (LI-COR, Inc., Lincoln, Nebraska 68504, USA), once a week (between 9:00- 11:00 h) from 20 days after sowing (das).

Physiological measurements were made on the third leaf and on three stands in each plot twice a week from 20 das. The leaf water potential (Ψ_f) was measured between 11:30h and 13:30h with a hydraulic press (Campbell J14 Instruments, Louguet et Laffray, 1988) which was earlier calibrated with psychrometers (C30, Wescor). Predawn water potential (Ψ_s) was measured in the same manner as Ψ_f but at the end of the night (4:00h). This soil water potential was monitored each week during the 1998 dry season and at the end of each phase of water stress in 1999 dry season. Measurements of plant canopy temperature by infrared radiothermometer (Telatemp AG42, Fullerton, THAT, USA) and vapour pressure deficit (VPD) by ventilated psychrometer, were made twice a week, between 11:30h and 13:30h. Crop water stress index (CWSI) was calculated from the relationship existing between plant canopy and the air temperature differential ($T_c - T_a$) and the VPD according to the empirical approach described by Idso *et al.*, (1981). This index varies between zero (absence of stress) and unity (severe stress).

The stomatal conductance (Gs), transpiration (T) and photosynthetic active radiation (PAR) were measured simultaneously with a LI-1600 porometer (LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA), between 11:30h and 13:30h. Net photosynthetic activity was measured with IRGA portable CO₂ analyser (ADC, model LCA-3/PLC-3) at the time of the application of water stress in 1999 season.

3. Results

3.1. Evapotranspiration and soil water deficit

The two stress cycles in 1998 dry season lasted for 22 and 17 days respectively, while in the dry season of 1999 they lasted for 21 and 14 days respectively. The daily AET (AET_d) of well-watered plants (WW) reached more than 8 and 10 mm respectively for 1998 and 1999 dry seasons (Fig. 1). The high variations of AET_d observed in 1999 dry season were due to an

underestimation of the crop water requirements. Withdraw of irrigation induced a significant decrease in the AET_d of the water stressed plants (WS) in dry season trials. In the 1997 rainy season, AET_d of WW was significantly different from that of WS at the beginning and at the end of the crop cycle (Fig. 1c). AET_d decreased at the middle of the crop growth cycle corresponding to the rainiest month of August when water supply was optimal with less evaporative demand. No significant differences in water consumption between the different levels of N fertilisation were observed for these three trials. On the other hand, in 1998 rainy season, a significant effect of N fertilisation on water consumption was observed, with higher AET_d recorded for F2. This trial was characterised by a better rainfall distribution and no significant differences were obtained between the watering regimes. Consequently, only the effects of N fertilisation were analysed (Fig. 1d).

The soil water potential (Ψ_s) of plots in WW was maintained between -0.4 and -0.1 MPa without significant difference between N fertilisation levels (Fig. 2). After withdraw of irrigation, the rate of soil drying was significantly different as a function of the level of N fertilisation. Thus at 45 and 80 das, the Ψ_s of F0 was significantly higher than that of F1 and F2 (Fig. 2). On the other hand, at the end of water deficit, no significant differences in Ψ_s were obtained between N treatments (Fig. 2 and 3).

3.2. Leaf area index (LAI)

In 1998 dry season, the effect of the first water deficit cycle on the LAI appeared on 36 das and became significant from 42 to 77 das. The second water deficit cycle had no significant effect on the LAI. Whatever the watering regime, the effect of N fertilisation was significant at 32 to 36 das and also at 63 to 77 das. During these periods, F2 recorded a higher LAI than F1 and F0 (Fig. 4a). In the 1999 dry season, the effect of the first water deficit cycle began from 44 das and became significant at 47 to 58 das. The effect of the second water deficit cycle was significant at 79 das. The effects of the N levels were significant at 44, 58 and 72 das while the LAI of F2 was the highest generally (Fig. 4b).

In the 1997 rainy season, the light water deficit observed had no significant effect on the LAI in the totality of the growth cycle. Similarly, the effect of N fertilisation was not found significant (Fig. 4c). On the other hand, in 1998 rainy season, the effects of N fertilisation were significant at 38 das until 52 das, while the LAI of F2 was significantly higher than those of F0 and F1 (Figure 19b).

3.3. Plant water status

The study on the plant water status and gaseous exchange concerned only trials in the dry season during which water deficit was significant. The leaf water potential (Ψ_f) of WW varied between -0.49 and -1.1 MPa in 1998 and between -0.55 and -1.04 MPa in 1999 without significant difference between N fertilisation treatments (Fig. 5). In the 1998 dry season, after withdraw of irrigation, the decrease in Ψ_f was significantly more rapid for F1 and F2 compared to F0. In fact, at 45 das for the first stress cycle, and at 77 and 80 das for the second, Ψ_f of F1 and F2 was significantly lower than that of F0 (Fig. 5a). On the contrary, in the 1999 dry season, N fertilisation had no significant effect on the decrease of Ψ_f during the first stress cycle (Fig. 5b). On the other hand, it induced significant differences during the second stress cycle. Thus at 72 and 77 das, the Ψ_f of F0 and F1 were higher than that of F2, while at 79 das the Ψ_f of F0 remained higher than those of F1 and F2 (Fig. 5b).

In 1998 dry season, significant differences were equally obtained between WS plants due to the N fertilisation at 42 and 77 das where the CWSI of F0 was found lower than those of F1 and F2. After re-watering at the end of the first water stress cycle, the CWSI of WSF0 plant was similar to those under WW conditions, but significantly lower than that of WSF1 and WSF2. In 1999 dry season, during the first water stress cycle, although WSF0 had a lower CWSI, no difference was observed between N treatments of stressed plants (Fig. 6). However, WSF0 recovered more rapidly with CWSI significantly low at 54 das. During the second water deficit, F0 presented a CWSI significantly lower than that of F2 at 72 das and those of F1 and F2 at 82 das.

The response of the plants in terms of Ψ_f and CWSI were similar under soil water deficit conditions. This relationship between Ψ_f and CWSI has earlier been reported by a number of authors (Jackson, 1982; Reginato, 1983; Jackson, 1991).

3.4. Gaseous exchange

In the 1998 dry season (Fig. 7a), even at 39 and 45 das, F0 attained high stomatal conductance (G_s) values, the analyses of mean conductance in the growth cycle did not show any significant differences between WW plants. During the first water stress cycle, stomatal conductance of WSF0 and WSF1 were slightly higher than those of F2 at 39 and 42 das. But at 45 das, the G_s of WSF0 became significantly higher to those of WSF1 and WSF2. At the second water stress cycle, although WSF0 tended to maintain higher G_s , no significant differences were obtained. However, the analyses of mean conductance in the growth cycle showed that G_s of WSF0 ($108 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was significantly higher than those of WSF1 ($96 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and WSF2 ($93 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

In the 1999 dry season, G_s of WW plants varied between 87 and $537 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ depending on the developmental stage, watering regime and climatic conditions (Fig. 7c). At 77 and 82 das F2 and F1 attained the highest stomatal conductance. However, values of conductance average on the cycle do not indicate significant difference between F0 ($228 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), F1 ($222 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and F2 ($217 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) in WW plants. During the first water stress cycle, G_s of stressed plants decreased significantly as compared to WW plants, but without difference between N treatments. On the other hand, at the second stress cycle, a significant difference was observed 77 das where G_s of WSF0 and WSF1 were higher than WSF2. Considering the mean conductance values obtained in the growth cycle, WSF0 reached significantly higher conductance than WSF1 and WSF2 with 166, 141 and $134 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectively. In 1998 as well as in 1999, differences in the rates of transpiration were similar to those of stomatal conductance (Fig. 7b and d).

In 1999 dry season, during the two periods of water stress, the net photosynthesis (P_n) of irrigated plant varied between 25 and $32 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (mean PAR = $1578 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) without significant difference between N fertilisation levels (Fig. 8). After 15 days during the first water stress cycle (44 das), P_n was significantly reduced (70%) without significant differences between the N treatments (Fig. 8a). After 18 days of water stress (47 das), the P_n of WSF2 did not change while those of WSF0 and WSF1 had decreased significantly. Thus, at the end of the first stress cycle, the P_n of WSF2 was less affected compared to WSF0 and WSF1. After re-watering (51 das), the P_n of stressed plants increased to reach 60% P_n of the WW plants. The second stress cycle brought again a decline in P_n (Fig. 8b). It was observed at 77 das (after 10 days of stress), the P_n of WSF0 and WSF1 plants were significantly higher than that of WSF2. At the end of second stress cycle, P_n was not statistically different between the N treatments.

4. Discussions

Taking into account six replications instead of three in 1998 rainy season experiment, contrarily to the other trials, could explain the pointed out significant effect of the N fertilisation on the AET_d by the increase of the power of the trial. Consequently, it could be considered that under WW conditions, the water consumption increased with increase in N fertilisation. When water deficit was applied, this higher water consumption could explain the more rapid water deficit induced by F2. These differences in water consumption in WW conditions would have resulted from differences in LAI and transpiration rate. The non significant difference in stomatal conductance and transpiration rate between the levels of N fertilisation under WW conditions showed that the total canopy conductance considered as a product of stomatal conductance and LAI (Meinzer and Grantz, 1990; DO, 1994), would depend essentially on LAI. A similar result has been reported by other authors (Azam-Ali *et al.*, 1984; Wallace *et al.*, 1993) that have shown also a balance between the leaf area and availability of soil water. This explains why the application of water stress and high N fertilisation (F2) induced more rapid drying of the soil. The availability of soil water appears thus linked to canopy conductance. This relationship has been demonstrated by (Meinzer et Grantz, 1990) with the sugar canes and appears well adapted to the behaviour of mil (Do *et al.*, 1996).

The measurement of Ψ_s was used to quantify soil water constraints as perceived by the plant (Ritchie, 1981; Tardieu, 1995; Tardieu, 1996). In fact, Ψ_s is representative of soil water potential at the root zone (Dwyer and Stewart, 1984) and is related to the fraction of transpirable soil water (Lacape, 1998). When the soil dries (Fig. 2 and 3), the plant water status, stomatal conductance, transpiration and photosynthesis decrease simultaneously. The Ψ_f and the CWSI under water deficit increased very slowly with F0 than with F1 and F2. This difference in the changes of the plant water status observed during the installation of water deficit was also observed on the stomatal conductance and the rate of transpiration. In addition to the lower water consumption under water deficit conditions, the better deep soil colonisation of the roots (Diouf, 2000; Diouf *et al.*, 2001 in the same series) could also explained the higher water status of F0.

The rate of photosynthesis of WW plants did not increase with the levels of N fertilisation. This could be explained by the fact that the relationship between the rate of leaf assimilation and leaf N content is not linear (Takano and Tsunoda, 1971; Wong, 1979). In addition, from a certain leaf N content, N increases the quantity of chlorophyll and protein without appreciable increase of the rate of CO_2 assimilation (Thomas and Thorne, 1975; Migus and Hunt, 1980; Gregory *et al.*, 1981). In fact, the leaf N content observed in this experiment and reported by Diouf, (2000) were high even for low N fertilisation. This is due to the efficient capacity of millet root system to absorb mineral elements from the soil at low level of fertility (Jacquinot, 1971a; Chopart, 1980; Siband, 1983). During the water deficit at the end of the cycle, leaf photosynthetic activities decreased, but this was less marked at F0. The differences in the photosynthetic activities are linked to that observed for the stomatal conductance without excluding possible alteration in the photosynthetic apparatus (Kaiser, 1987; Sarda *et al.*, 1992). Considering that the grain yield of millet depends on global photosynthesis and distribution of the assimilates between the straw and the grain (Jacquinot, 1971b), it can be retained that higher water status in F0 determined its higher grain yield response to water deficit (Diouf, 2000; Diouf *et al.*, 2001 in the same series). In fact, plant water status play an important role as well as on the photosynthetic activity (Kaiser, 1987; Sarda *et al.*, 1992) and process linked to the partitioning of the assimilates to grains (Smith et Milburn, 1980). Related to our previous results (Diouf, 2000; Diouf *et al.*, 2001 in the same series),

performance under low N in drought conditions could be attributed to a low LAI and deep root colonization. The understanding of these agrophysiological responses in this current report and, the further characterisation of their genetic diversity, would be of immense use in millet breeding programs for performance under low soils N in zone prone to drought.

Acknowledgement

The authors thank the technicians at Ceraas for their assistance in data collection and processing. Financial support was provided by the European Union (EU) and French Community of Belgium (CGRI).

References

- 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. Doctorat, Institut National Polytechnique de Lorraine, Nancy, 1993, 200 pp.
- Banziger, M., Bétran, F.J., Lafitte, H.R., 1997. Efficiency of high nitrogen selection environments for improving maize for low nitrogen target environments. *Crop Sci.* 37, 1103-1109.
- Carlone, M.R., Russel, W.A., 1987. Response to plant densities and nitrogen levels for four maize cultivars from different areas of breeding. *Crop Sci.* 27, 465-470.
- Castleberry, R.M., Crum, C.W., Krull, C.F., 1984. Genetic yield improvement of U.S. maize cultivars under varying fertility and climatic environments. *Crop Sci.* 24, 33-36.
- Chopart, J.L., 1980. Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal (arachide, mil, sorgho, riz pluvial). Doctorat Ing., Inst. Nat. Polytech., Toulouse, 1980, 160 pp.
- Diouf, O., 2000. Réponses agrophysologiques du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à la sécheresse : influence de la nutrition azotée. Doctorat en Sciences, Univ. Libre de Bruxelles, Bruxelles, 2000, 160 pp.
- Do, F., 1994. Réponses écophysologiques 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. Doctorat, Paris VII, Paris, 1994, 269 pp.
- Do, F., Winkel, T., Cournac, L., Louguet, P., 1996. Impact of late-season drought on water relations in a sparse canopy of millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.). *Field Crop Res.* 48, 103-113.
- Dwyer, L.M., Stewart, D.W., 1984. Indicators of water stress in corn (*Zea mays* L.). *Can. J. Plant Sci.* 64, 537-546.
- 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.

- 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, R.D., 1982. Canopy temperature and crop water stress. In: Hillel, D. (ed.) *Advances in irrigation*. Academic Press, New York, pp. 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.
- Jacquinet, L., 1971a. 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.
- Jacquinet, L., 1971b. Le potentiel photosynthétique du mil (*Pennisetum typhoides*) et le rendement utile. In: *Les facteurs du milieu qui influencent le rendement des cultures céréalières tropicales*. CSTR/OUA, Dakar: 6.
- Kaiser, W.M., 1987. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol. Plant.* 71, 142-149.
- Lacape, M.J., 1998. Analyse écophysiological de la réponse de variétés de cotonnier au déficit hydrique. Doctorat, ENSAM, Montpellier, 1998, 120 pp.
- Ladha, J.K., Kirk, G.J.D., Bennett, S., Peng, S., Reddy, C.K., Reddy, P.M., Singh, U., 1998. Opportunities for increased nitrogen-use efficiency from improved lowland rice germplasm. *Field Crop Res.* 56, 41-72.
- Lafitte, H.R., Edmeades, G.O., 1994a. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize. I. Selection criteria. *Field Crops Res.* 39(1-14), 27-38.
- Louguet, P., Laffray, D., 1988. Techniques d'études de l'état hydrique des plantes. *Bull. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride* 1, 7-34.
- 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.
- 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.
- Muruli, B.I., Paulsen, G.M., 1981. Improvement of nitrogen use efficiency and its relationship to other traits in maize. *Maydica* 26, 63-73.
- Reginato, R.J., 1983. Field quantification of crop water stress. *Trans. ASAE (Am. Soc. Agric. Eng.)*, 772-781.
- Ritchie, J.T., 1981. Water dynamics in the soil-plant-atmosphere system. *Plant Soil* 58, 81-96.
- Rosielle, A.A. and Hamblin, J., 1981. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. *Crop Sci.* 21, 943-946.

- 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.
- Siband, P., 1983. Essai d'analyse du fonctionnement du mil (*Pennisetum typhoides*) en zone sahélienne. Agron. Trop. 38(1), 27-35.
- Simmonds, N.W., 1991. Selection for local adaptation in a plant breeding programme. Theor. Appl. Genet. 82, 363-367.
- Smith, J.A.C., Milburn, J.A., 1980. Water stress and phloem loading. Ber. Disch. Bot. Ges. 93, 269-280.
- Takano, Y., Tsunoda, S., 1971. Curvilinear regression of the leaf photosynthetic rate on leaf nitrogen content among strains of *Oryza* species. Jpn. J. Breed. 21, 69-76.
- 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.
- Thomas, S.M., Thorne, G.N., 1975. Effect of nitrogen fertilizer on photosynthesis and rubulose 1,5-diphosphate carboxylase activity in spring wheat in the field. J. Exp. Bot. 26, 43-51.
- Wallace, J.S., Lloyd, C.R., Sivakumar, M.V.K., 1993. Measurement of soil, plant and total evaporation from millet in Niger. Agric. and For. Meteor. 63, 149-169.
- Wong, S.C., 1979. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C3 and C4 plants. Oecologia 44, 68-74.

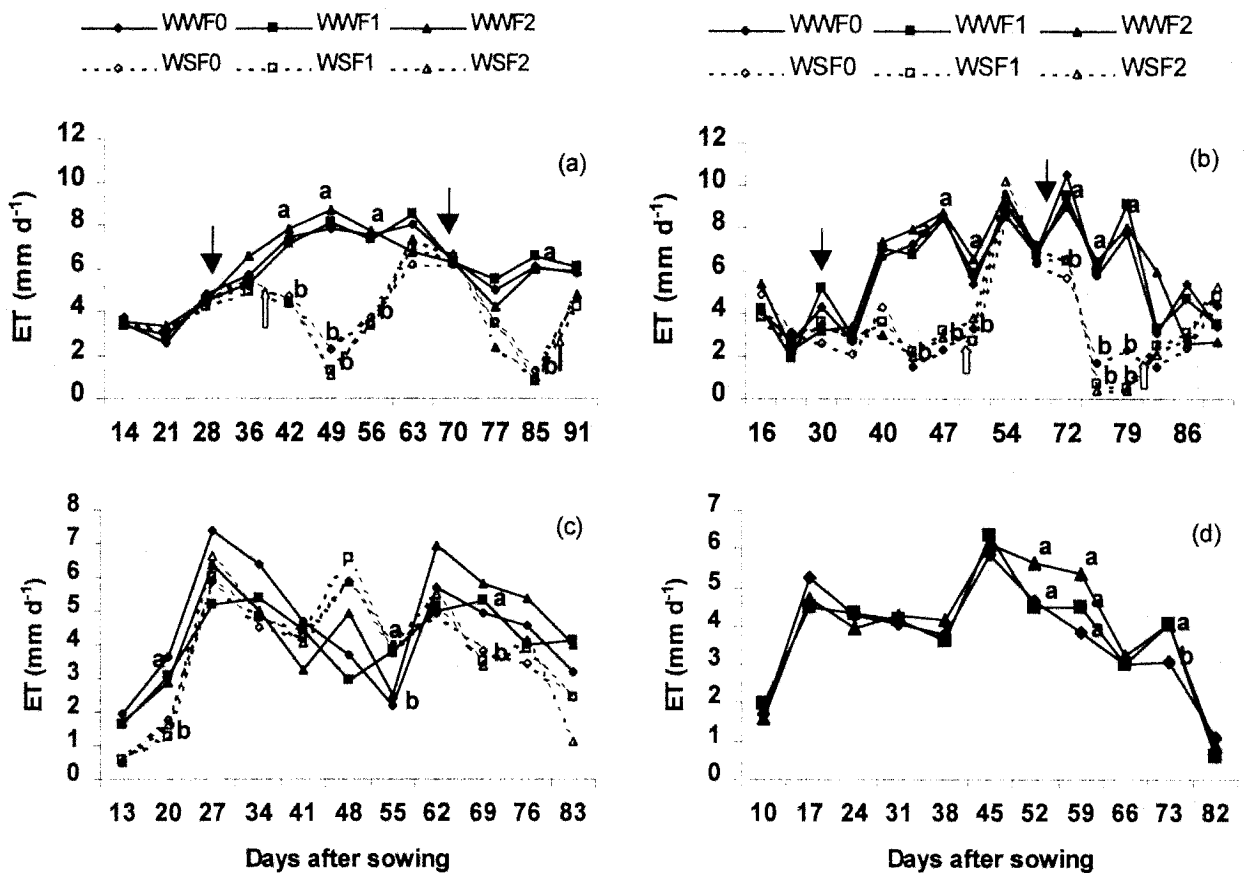


Fig. 1. Changes in daily crop evapotranspiration in 1998 (a) and 1999 (b) dry seasons and, 1997 (c) and 1998 (d) rainy seasons. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

The dark arrows and the white arrows indicate the date of the last irrigation of the stressed plants and the date of re-watering, respectively. For a given date of measurement, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

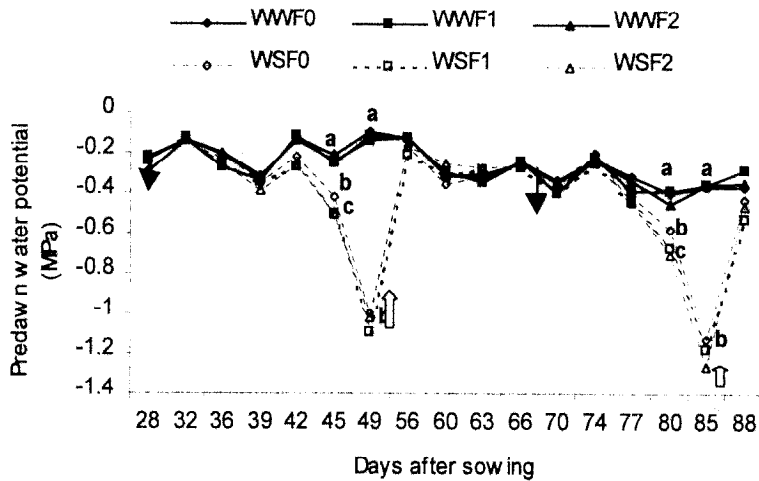


Fig. 2. Changes in predawn water potential as indicator of soil water potential (Ψ_s) in 1998 dry season. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

The dark arrows and the white arrows indicate the date of the last irrigation of the stressed plants and the date of re-watering, respectively. For a given date of measurement, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

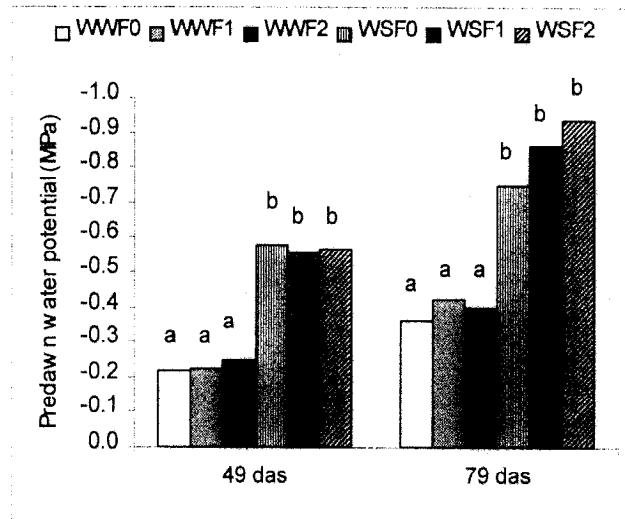


Fig. 3. Predawn water potential as indicator of soil water potential (Ψ_s) at the end of each period of water stress in 1999 dry season. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

For a given date of measurement, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

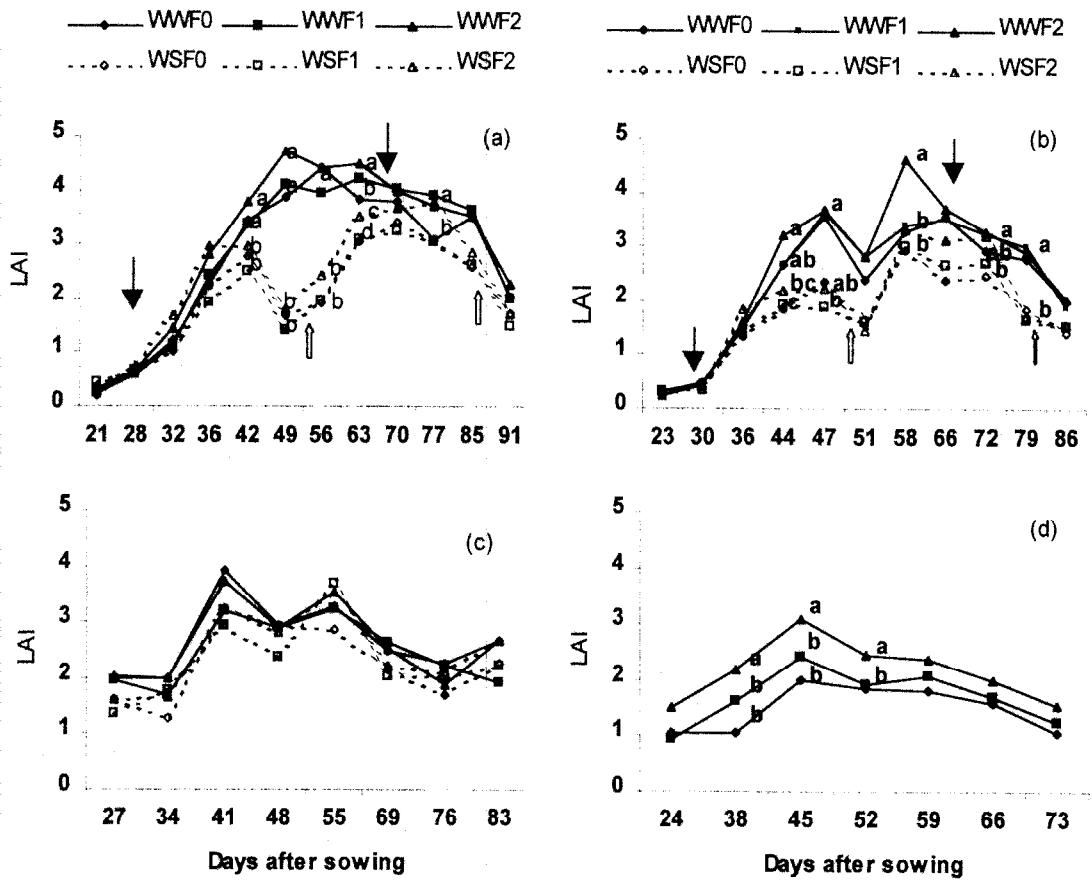


Fig. 4. Changes in leaf area index (LAI) in 1998 (a) and 1999 (b) dry seasons and, 1997 (c) and 1998 (d) rainy seasons. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

The dark arrows and the white arrows indicate the date of the last irrigation of the stressed plants and the date of re-watering, respectively. For a given date of measurement, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

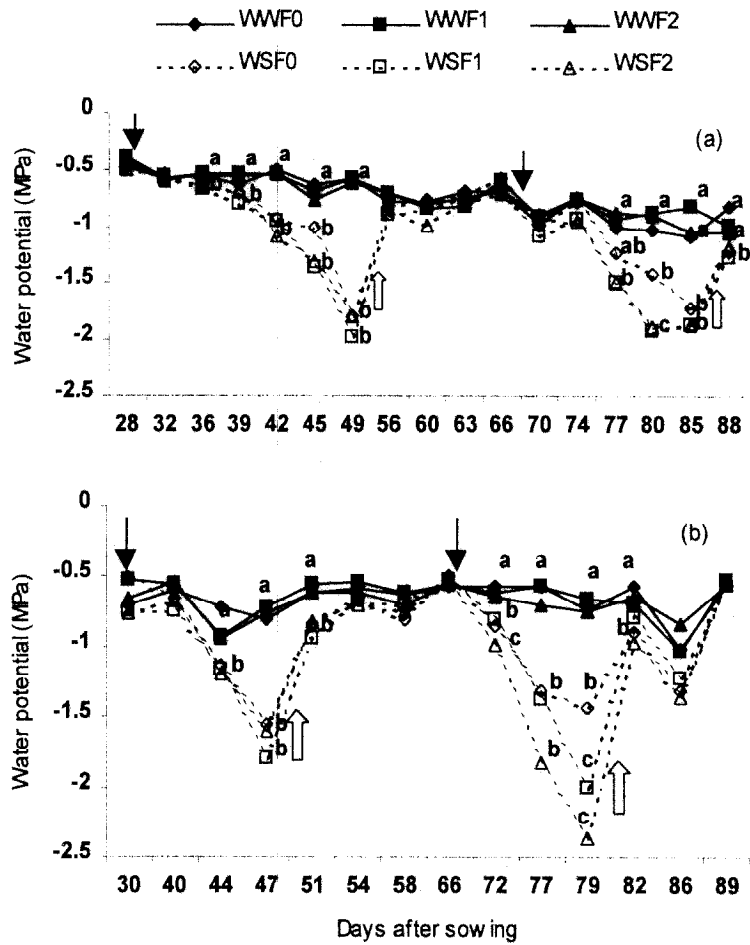


Fig. 5. Changes in leaf water potential (Ψ_l) in 1998 (a) and 1999 (b) dry seasons. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

The dark arrows and the white arrows indicate the date of the last irrigation of the stressed plants and the date of re-watering, respectively. For a given date of measurement, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

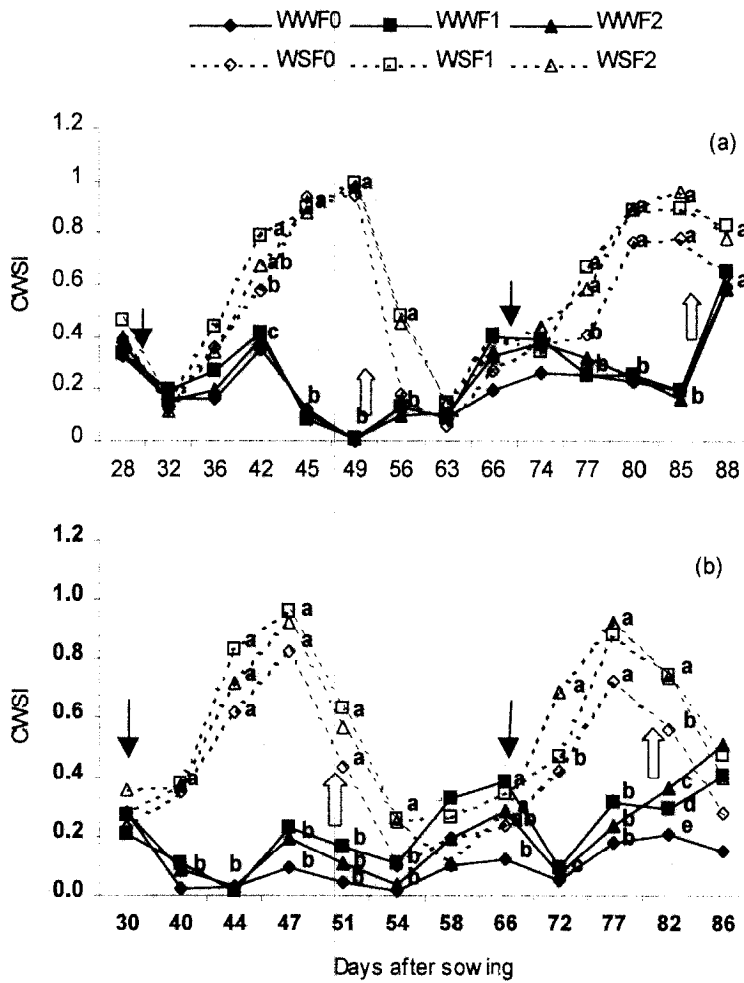


Fig. 6. Changes in crop water stress index (CWSI) in 1998 (a) and 1999 (b) dry seasons. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

The dark arrows and the white arrows indicate the date of the last irrigation of the stressed plants and the date of re-watering, respectively. For a given date of measurement, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

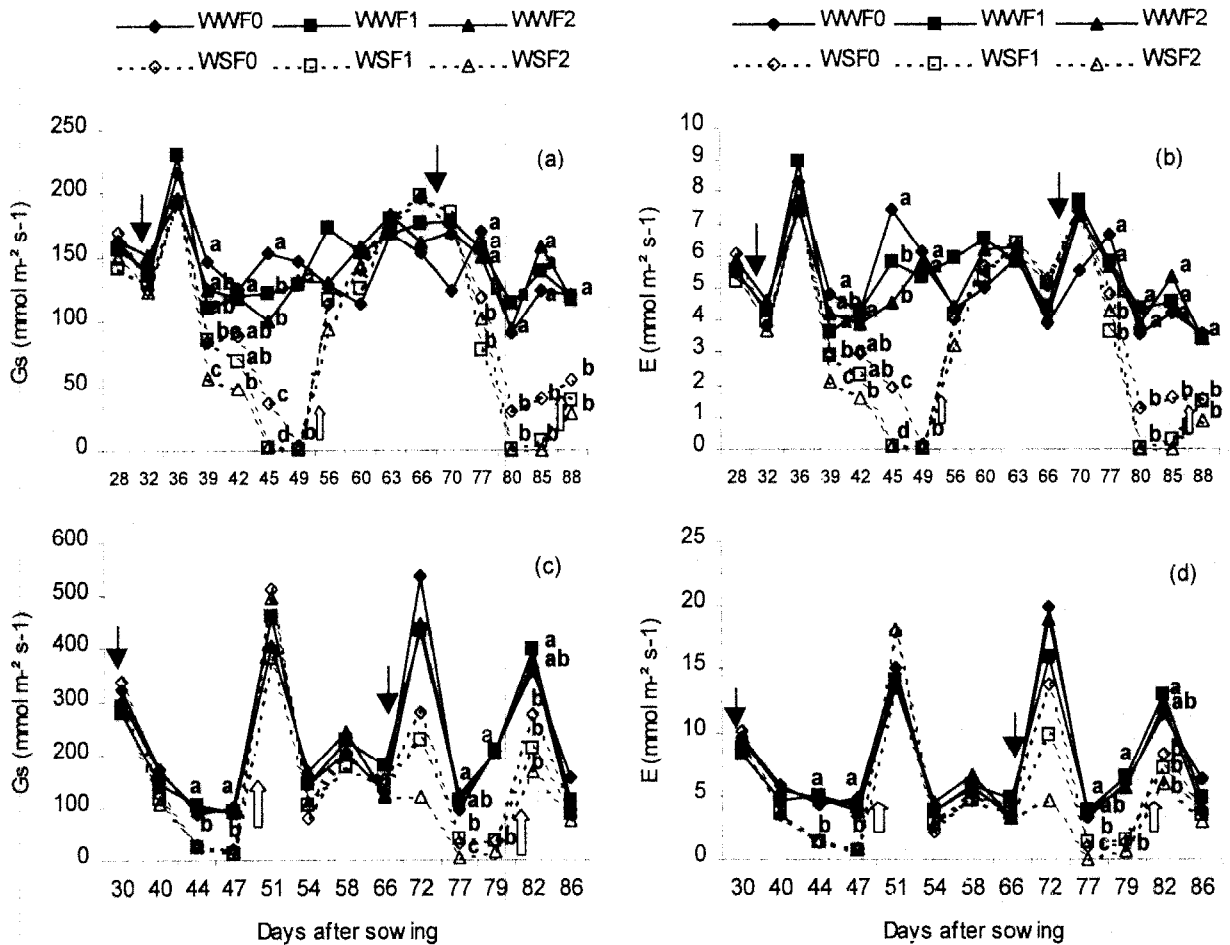


Fig. 7. Changes in stomatal conductance and transpiration rate in 1998 (a, b) and 1999 (c, d) dry seasons, respectively. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

The dark arrows and the white arrows indicate the date of the last irrigation of the stressed plants and the date of re-watering, respectively. For a given date of measurement, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

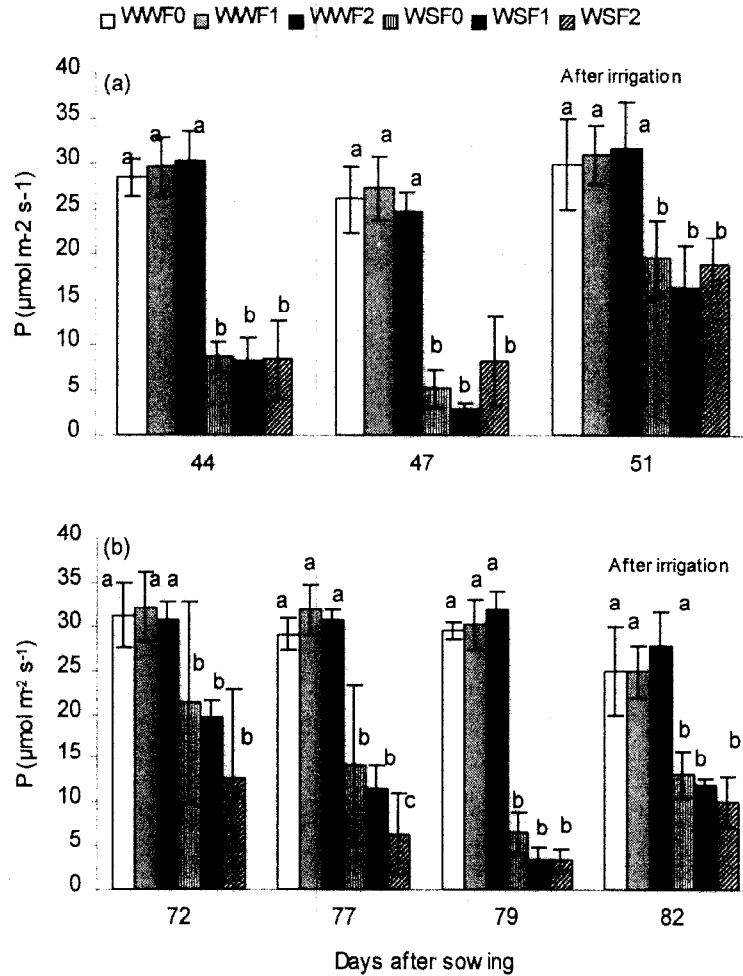


Fig. 8. Changes in photosynthesis rate during periods of water stress and rewatering in 1999 dry season ; (a) first cycle and (b) second cycle of water stress. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

For a given date of measurement, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test.

Drought responses of Pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) as affected by nitrogen fertilisation. III -Some aspects of nitrogen metabolism.

Abstract

In sahelian zone, low soil N could be as much limiting as drought in pearl millet production. Although growth and crop productivity depend on several biochemical reactions in which nitrogen metabolism play great roles, there is little information available on how N uptake and key enzymes, nitrate reductase and glutamine synthetase, are affected by nitrogen and water interaction. For this purpose, the millet variety, cv. Souna III, was grown in field during dry seasons under three levels of nitrogen fertilisation (F0 = 0.0, F1 = 17.13, and F2 = 68.50 kg N ha⁻¹) and different water regimes (well watered and water stressed) in a split-plot experimental design. Irrigation was stopped for water-stressed plant during tillering, and grain formation and filling phases, thereby giving rise to two water deficit cycles. The N uptake pattern showed that major quantity of mobilised N (79 à 100%) was uptake before flowering in all N treatments. Nitrogen uptake declined significantly only during the second water deficit cycle and this decline was late under low N treatments. Thus, during the first water deficit cycle, aboveground biomass being reduced, the maintenance of the N uptake resulted in increased N and nitrate concentration. The water deficit reduced nitrate reductase activity with enhanced effect under high N. The increase in nitrate accumulation showed that the reduction of nitrate reductase activity was not due to limiting nitrate. Glutamine synthetase activity was higher under low N treatments, F1 and F0, showing the absence of stimulating effect of glutamine synthetase activity by nitrate or ammonium. These results were discussed on the basis of their effect on grain yield, nitrogen harvest index and nitrogen utilisation efficiency.

Keywords: Drought adaptation, Glutamine synthetase, Nitrate reductase, Nitrogen nutrition, *Pennisetum glaucum*, Semi-arid zone.

1. Introduction

The assimilation of nitrate in plants is catalysed by the enzymes nitrate reductase (NR), nitrite reductase (NiR), glutamine synthetase (GS), glutamate synthase (GOGAT) and various aminotransferases (Mifflin and Lea, 1976; Mifflin and Lea, 1980). Nitrate reductase and glutamine synthetase appear as key enzymes in primary nitrogen assimilation (Beevers and Hageman, 1969; Mifflin and Lea, 1977). In particular, nitrate reductase is considered as the more rate-limiting enzyme (Beevers and Hageman 1969). On this basis, many authors have tried to correlate in cereals notably for wheat, the dry matter production, the protein nitrogen and the grain yield with nitrate reductase activity (Brunetti and Hageman, 1976; Boyat and Robin, 1977; Deckard and Busch, 1978; Naik *et al.*, 1982). After contradicting reports, it now appears that nitrate reductase activity (NRA) is not related to yield (Hageman and Lambert, 1988) but measurement of NRA may have some interest in studies of water stress tolerance (Jonas *et al.*, 1990; Jonas *et al.*, 1992). NRA is very susceptible to water stress but it recovers rapidly when water becomes available (Shaner and Boyer, 1976; Jonas *et al.*, 1990; Jonas *et al.*, 1992). Contrary, others enzymes of reduction process (nitrite reductase et glutamine synthetase) are less reduced under water deficit conditions (Sinha and Nicholas, 1981). Nitrate reductase and glutamine synthetase activities are also reduced when nitrogen becomes limiting (Beevers and Hageman, 1983; Vezina and Langlois, 1989).

Low soil N and drought are considered now as the main constraints to the productivity of different crops in the sahelian zone. This situation leads Diouf, (2000) and Diouf *et al.*, (2001 in the same series) to consider in previous work the interaction between nitrogen and water by investigating its effect on nitrogen accumulation, yield response and water relations. In addition, the growth and the crop productivity depend on several biochemical reactions in which nitrogen metabolism play great roles. Despite this importance, there is little information available on how NRA and GSA are affected by nitrogen and water interaction. Therefore, the objective of this study was to characterise the interaction of soil moisture and soil nitrogen availability on nitrogen uptake, nitrate reductase and glutamine synthetase activities.

2. Material and methods

2.1. Description of the experimental site

Two trials were conducted in 1998 and 1999 dry seasons at the National Centre for Agronomic Research (CNRA), Bambey, Senegal (14.42°N and 16.28°W) situated in the semi-arid zone. Details of the experimental design, statistical procedures, climatic and soil conditions have been earlier presented (Diouf, 2000; Diouf *et al.*, 2001 in the same series). The genotype used for the study (souma III), with a cycle of 90 days is widely cultivated in the zone. The experiment incorporated a split-plot design with three replications. The watering regime was the main-plot and nitrogen fertilisation, the subplot. The N fertiliser was given at three rates: F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹. Two watering regimes were applied: an adequate watering regime (WW) and water-stressed regime (WS). Plant under WW were irrigated throughout the crop growth cycle, while irrigation was stopped for water-stressed plant during tillering, and grain formation and filling phases, thereby giving rise to two water deficit cycles.

2.3. Measurements

Nitrate and total nitrogen contents

Standard Kjeldhal method was used to determine nitrate and total nitrogen contents of leaves. Nitrogen content was determined at different phases of growing cycle and nitrate content at the end of each water deficit cycle.

Leaf water potential (Ψ_f)

The leaf water potential (Ψ_f) was measured between 11:30 h and 13:30 h with a hydraulic press (Campbell J14 Instruments, Louguet and Laffray, 1988) which was earlier calibrated with psychrometers (C30, Wescor).

Enzymatic activities

Enzymatic activities were determined during period of water deficit in 1998 experiment. In the field, leave samples were immediately fixed in liquid nitrogen and stocked at -80°C before lyophilisation.

In vitro assay of nitrate reductase activity (NRA)

Lyophilised leaf material (0.5 g) was ground with liquid nitrogen and 4 ml of potassium phosphate extraction buffer (0.1 M, pH 7.5) containing 1 mM EDTA, 1.5% casein and 7.5 mM cystein was added as described previously (ROBIN *et al.*, 1979). After grinding, suspension was centrifuged (35 000 g, 30 min, 4°C) and the supernatant was used for essay. NRA was determined according *in vitro* method described by Conejero *et al.*, (1984). Supernatant (0.1 ml) was added to 0.7 ml of 0.1 M potassium phosphate mixture buffer, pH 7.5 containing 150 μM NADH. With objective to determine only actual NRA, the mixture was kept free of KNO_3 . The reaction was carried out at 30°C and after 15 min the reaction was stopped by adding 0.1 ml zinc acetate (1 M). After centrifugation for 10 min at 10 000 g, the nitrite formed was revealed by diazotation (1ml sulfanilamide 1% in 1.5 N HCl + 1 ml N-naphthyl-ethylene-diamino-dichloride 0.02%) and the absorbance was measured colorimetrically at 540 nm.

Assay of glutamine synthetase (GSA)

Glutamine synthetase activity was measured by the formation of γ -glutamyl hydroxamate in presence of hydroxylamine according to method described by O'neal and Joy, (1973). The extraction buffer contained 50 mM Tris HCl, pH 7.6, 1 mM EDTA, 1 mM DTT, 10 mM MgCl_2 , 10 mM β -mercaptoethanol, 1 mM reduced glutathione and glycerol 10%. Glutamine synthetase activity was essayed at pH 7.6 in 2 ml 50 mM Tris HCl containing 18 mM ATP, 92 mM glutamate, 6 mM NH_2OH , 45 mM MgSO_4 . After incubation with 250 μl of crude enzyme extract for 30 min at 30°C , adding 1 ml of a solution containing 0.37 M FeCl_3 , 0.67 N HCl and 0.2 M TCA stopped the reaction. The absorbance of the supernatant after centrifugation for 10 min at 10 000 g was measured at 540 nm. The quantity of γ -glutamyl hydroxamate was determined from a standard curve formed using authentic γ -glutamyl hydroxamate (O'neal and Joy, 1973; Rhodes *et al.*, 1975).

Protein determination

The protein content of the samples was determined with blue of coomassie reagent (Bio-Rad Protein Assay) and BSA as a standard (Bradford, 1976).

3. Results

In 1998 dry season, analysis of variance within growth stages indicates a significant effect of N fertilisation on N uptake from 49 days after sowing (das) to the end of growth cycle. During this period, N uptake increased with increase in N rate. The effect of the first water deficit cycle was not significant, however it encouraged the N uptake by WSF2 treatment during the period of rewatering. The second water deficit induced a reduction of N uptake that became significant at the end of growth cycle. However, this reduction was late for WSF0 treatment comparatively to WSF1 and WSF2 treatments. At the end of the crop cycle, the interaction between water regime and N fertiliser was also significant.

In 1999 dry season, the first water deficit cycle reduced N uptake but this effect was not significant. During the period of rewatering, at 66 das, the interaction between water regime and N fertiliser was significant. As previously, the first water deficit induced a positive delay-effect on N uptake of WSF2 during the period of rewatering. During the second water deficit, N uptake declined significantly. As in 1998 dry season, the interaction between water regime and N fertiliser was also significant, and the decline in N uptake began earlier with WSF2. The first water deficit cycle induced an increase in N concentration in organs of stressed plants especially in WSF2 treatment (Table 1). The increase in total N concentration under water deficit was combined to increase in nitrate concentration.

In well-watered conditions and at the first stages of the growth cycle, NRA was generally high in F2 treatment than F0 and F1 treatments (Table 2). It is also the case at the end of growth cycle (85 and 88das) where senescence increase and NRA decrease accordingly. This decrease was more important for F0 and F1 than for F2 caused probably by the higher N uptake of this last treatment.

In water deficit conditions, NRA of all N treatments decreased with decrease in leaf water potential (Table 2). During the first water deficit, the reduction in NRA was more important with F2 and even, decrease down to zero at the end of water deficit (49 das). During the second water deficit cycle, the nitrate concentration being less important in F2 (Table 1), NRA of stressed-plants was reduced in a similar manner in all N treatments. Measurements made 5 days after rewatering showed that NRA was completely recovered and surprisingly, water stressed-plants presented a higher NRA.

In both watering regimes, glutamine synthetase activity (GSA) was higher under low N treatments (Table 3). Towards the end of the first water deficit cycle, GSA of water stressed plants was recovered after its reduction at 45 das. The same case was observed during the second water deficit cycle with stimulating effect on GSA in WSF1 and WSF2.

4. Discussion

The improving of N uptake during rewatering correlated to our previous results (Diouf, 2000; Diouf *et al.*, 2001 in the same series) mining that water deficit promoted downward growth of roots and therefore, would allow a better uptake of N as well as soil nitrogen is available. The maintenance of better water status as demonstrated in our previous works (Diouf, 2000; Diouf

et al., 2001 in the same series) was the cause of the late decline in N uptake in low N treatments.

The N uptake pattern showed that major quantity of mobilised N (79 à 100%) was uptake before flowering in all treatments. These results are similar to that obtained in wheat by Clarke *et al.*, (1990). The decline in N uptake at the end of growth cycle could be explained by the decrease of the rate of N uptake, and the loss in dead leaves.

Aboveground biomass being reduced by the water deficit, the increase in N concentration within organs of stressed plants was a result of the maintenance of the N uptake observed during the first water deficit cycle. This increase in N concentration is more important during the first water deficit where the major quantity of mobilised N was absorbed. Total N uptake was more important in 1998 dry season than 1999 dry season caused probably by low temperatures occurred during the first growth stages in 1999 dry season. Therefore, increase in N and nitrate concentration was less in 1999 dry season. This nitrate accumulation under water deficit conditions was previously reported by Sinha and Nicholas, (1981); Talouizite and Champigny, (1988) and occurred when N absorbed was high. The accumulation of nitrate suggested the existence of perturbations in nitrate reductase activity, raising the reason for studying this enzyme.

In fact, the increase in nitrate accumulation showed that the reduction in NRA was not due to limiting nitrate. Similar responses have been observed in maize (Morilla *et al.*, 1973; Sinha and Nicholas, 1981), barley (Huffaker *et al.*, 1970) and wheat (Jonas *et al.*, 1992; Golberg *et al.*, 1995). The decrease down to zero in NRA at the end of water deficit (49 das) under WSF2 treatment occurred when water potential values of stressed plants became similar for all N treatments. Therefore, the reduction in NRA should be enhanced in WSF2 treatment by the high nitrate concentration (Sinha and Nicholas, 1981). The high nitrate concentration could induce a retro-inhibition action or an unbalance of ionic strength. These results were similar to those obtained by Golberg *et al.*, (1995) in studying the response of wheat to drought and nitrogen availability.

The complete recovery in NRA has also been reported in wheat by Jonas *et al.*, (1992); Golberg *et al.*, (1995). This could be due to an inactivation or degradation of the enzyme or an inhibition of its synthesis (Morilla *et al.*, 1973; Sinha and Nicholas, 1981). The fast recovery of NRA suggested that enzyme being preserved probably by inactivation and therefore, *de novo* synthesis should not be an adaptive response (Morilla *et al.*, 1973). Furthermore, the increase in NRA after rewatering could be due to a modification of the cellular compartment that give nitrate more access to induction sites (Golberg *et al.*, 1995). In this case, the nitrate accumulation observed in stressed plant must be related to the role of nitrate as osmoticum (Talouizite and Champigny, 1988) although osmotic adjustment was less in millet (Do *et al.*, 1996).

The higher GSA under low N treatments, F1 and F0, showed the absence of stimulating effect of GSA by nitrate or ammonium as reported other authors (Goodwin and Mercer, 1983; Oaks and Hirel, 1985). However, an increase of GSA was noted after addition of nitrate but no ammonium in root of pea (Vezina and Langlois, 1989). In pine, the stimulating effect of nitrate was observed only in root and not in others organs (Seith *et al.*, 1994). In this last species, nitrate fertiliser induced also a little increase of GSA. The stimulation of GSA by nitrate and ammonium appeared, therefore, difficult to generalise because of its variability between plants. Furthermore, the increase of GSA in water stressed plants under high N conditions could be such to avoid the accumulation of ammonium (Thomas, 1978; Thomas

and Stoddart, 1980) and the resulting ammonium-toxicity syndrome (Mehrer and Mohr, 1989).

The second water deficit cycle, corresponding to period of low N uptake, reduced NRA in similar way for all N treatments. Despite this similarity in NRA during grain formation and filling phase, our previous results (Diouf, 2000; Diouf *et al.*, 2001 in the same series) showed that grain yield, nitrogen harvest index and nitrogen utilisation efficiency increased with decrease in N rate. This response suggested a higher remobilization of nitrogen compounds from stems and leaves to grains under low N. In fact, GS plays a major role in reassimilation of endogenously generated ammonium during N remobilization process (Simpson and Dalling, 1981; Berger *et al.*, 1985; Seith *et al.*, 1994). In addition, these N remobilization processes and the transport of soluble N compounds, as glutamine require an adequate water status (Smith et Milburn, 1980). Higher GSA and adequate water status under WSF0 treatment would encourage this remobilization resulting in higher grain yield, nitrogen harvest index and nitrogen utilisation efficiency.

Acknowledgement

The authors thank the technicians at Ceraas for their assistance in data collection and processing. Financial support was provided by the European Union (EU) and French Community of Belgium (CGRI).

References

- Beevers, L., Hageman, R.H., 1969. Nitrate reduction in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20, 495-522.
- Beevers, L., Hageman, R.H., 1983. Uptake and reduction of nitrate : bacteria and higher plants. In: Lauchli, A. and Bielsky, R.L. (eds), *Inorganic Plant Nutrition (Encyclopedia of Plant Physiology)*. Springer-Verlag, Berlin, pp. .
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Conejero, G., Robin, P., Salsac, L., 1984. Les nitrate réductases de la feuille de soja. *Physiol. Vég.* 22(2), 135-145.

- 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.
- Diouf, O., 2000. Réponses agrophysiologiques du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à la sécheresse : influence de la nutrition azotée. Doctorat en Sciences, Univ. Libre de Bruxelles, Bruxelles, 2000, 160 pp.
- Do, F., Winkel, T., Cournac, L., Louguet, P., 1996. Impact of late-season drought on water relations in a sparse canopy of millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.). *Field Crop Res.* 48, 103-113.
- 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).
- Hageman, R.H., Lambert, R.J., 1988. The use of physiological traits for corn improvement. In: Sprague, G.F. and Dudley, J.W. (eds), *Corn and corn improvement*. Agronomy monograph. ASA-CSSA-SSSA., Madison, pp. .
- 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.
- 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., Golberg, 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.
- Louguet, P., Laffray, D., 1988. Techniques d'études de l'état hydrique des plantes. *Bull. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride* 1, 7-34.
- 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.
- Mifflin, B.J., Lea, P.J., 1976. The pathway of nitrogen assimilation in plants. *Phytochemistry* 15, 873-885.
- Mifflin, B.J., Lea, P.J., 1977. Amino acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 299-329.
- Mifflin, B.J., Lea, P.L., 1980. Ammonia assimilation. In: Stumpf, P.K. & Conn, E.E. (eds), *Biochemistry of Plants : a comprehensive treatise*. Academic Press, New York, pp. 169-202.
- 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.

- 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.
- 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.
- Rhodes, D., Rendon, G.A., Stewart, G.R., 1975. The control of glutamine synthetase level in *Lemna minor* L. *Planta* 125, 201-211.
- 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.
- 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.
- Shaner, D.L., Boyer, J.S., 1976. Nitrate reductase activity in maize (*Zea mays* L.) leaves. *Plant Physiol.* 58, 499-504.
- 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* (151), 447-456.
- Sinha, S.K., Nicholas, D.J.D., 1981. Nitrate réductase. In: PALEG, L.G. and ASPINALL, D. (eds), *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants*. Academic Press, pp. 145-169.
- Smith, J.A.C. & Milburn, J.A., 1980. Water stress and phloem loading. *Ber. Disch. Bot. Ges.* 93, 269-280.
- 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.
- Thomas, H., 1978. Enzymes of nitrogen mobilization in detached leaves of *Lolium temulentum* during senescence. *Planta* 142, 161-169.
- Thomas, H., Stoddart, J.L., 1980. Leaf senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 83-111.
- Vezina, L.P., Langlois, J.R., 1989. Tissue and cellular distribution of glutamine synthetase in roots of pea (*Pisum sativum* L.) seedlings. *Plant Physiol.* 94, 657-664.

Table 1: Total N and nitrate contents of leaves at the end of each water deficit cycle

	1998 dry season				1999 dry season			
	1 st water stress		2 nd water stress		1 st water stress		2 nd water stress	
	N (%)	NO ₃ (%)	N (%)	NO ₃ (%)	N (%)	NO ₃ (%)	N (%)	NO ₃ (%)
WWF0	1.83	0.10	0.91	0.06	2.38	0.22	0.79	0.014
WWF1	2.26	0.14	1.38	0.07	2.42	0.11	0.89	0.095
WWF2	2.43	0.18	1.46	0.07	3.02	0.15	0.90	0.018
WSF0	2.10	0.17	1.74	0.07	2.33	0.11	0.88	0.031
WSF1	2.63	0.25	1.95	0.10	2.58	0.30	0.99	0.053
WSF2	3.15	0.57	2.54	0.21	3.18	0.14	1.4	0.053

F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well-watered regime and WS = water-stressed regime.

Table 2: Nitrate reductase activity (NRA) and corresponding water potential (Ψ_f) during periods of water deficit in 1998.

		WWF0	WSF0	WWF1	WSF1	WWF2	WSF2
Days of stress	Das	First water deficit					
6	36	2.41b	1.31d (54)	2.29b	1.71c (75)	2.78a	2.07b (74)
	Ψ_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)
	Ψ_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)
	Ψ_f	-0.57	-1.79	-0.57	-1.98	-0.61	-1.80
Second water deficit							
5	74	1.69a	0.77c (46)	1.80a	1.03b (57)	1.76a	0.61c (35)
	Ψ_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)
	Ψ_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)
	Ψ_f	-1.08	-1.72	-0.82	-1.86	-1.05	-1.87
Rewatering							
	88	0.46c	2.45a	0.39c	2.55a	1.39b	2.62a
	Ψ_f	-0.81	-1.21	-1.00	-1.28	-1.04	-1.18

NRA, $\mu\text{mol NO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$; Ψ_f in MPa; NRA of stressed plants are expressed as percentage of activity of well-watered plants (values between brackets); Das = day after sowing. For a given variable and effect, along the rows, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW= well-watered regime and WS = water-stressed regime.

Table 3: Glutamine synthetase activity (GSA) and corresponding water potential during periods of water deficit in 1998.

Days of stress	Das	WWF0	WSF0	WWF1	WSF1	WWF2	WSF2
		First water deficit					
6	36	2.62a	2.42b (92)	2.72a	1.87c (69)	1.71d	1.4e (82)
	Ψ_f	-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)
	Ψ_f	-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)
	Ψ_f	-0.57	-1.79	-0.57	-1.98	-0.61	-1.80
Second water deficit							
5	74	1.18a	0.60c (36)	0.91b	0.43d (47)	0.67c	0.69c (100)
	Ψ_f	-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)
	Ψ_f	-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)
	Ψ_f	-1.08	-1.72	-0.82	-1.86	-1.05	-1.87
Rewatering							
	88	1.16b	0.96c (83)	1.68a	0.96c (57)	0.58e	0.81d (140)
	Ψ_f	-0.81	-1.21	-1.00	-1.28	-1.04	-1.18

GSA en $\mu\text{mol GH mg}^{-1} \text{min}^{-1}$; Ψ_f in MPa; GSA of stressed plants are expressed as percentage of activity of well-watered plants (values between brackets); Das = day after sowing. For a given variable and effect, along the rows, means followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to Student Newman Keul's range test. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well watered regime and WS = water-stressed regime.

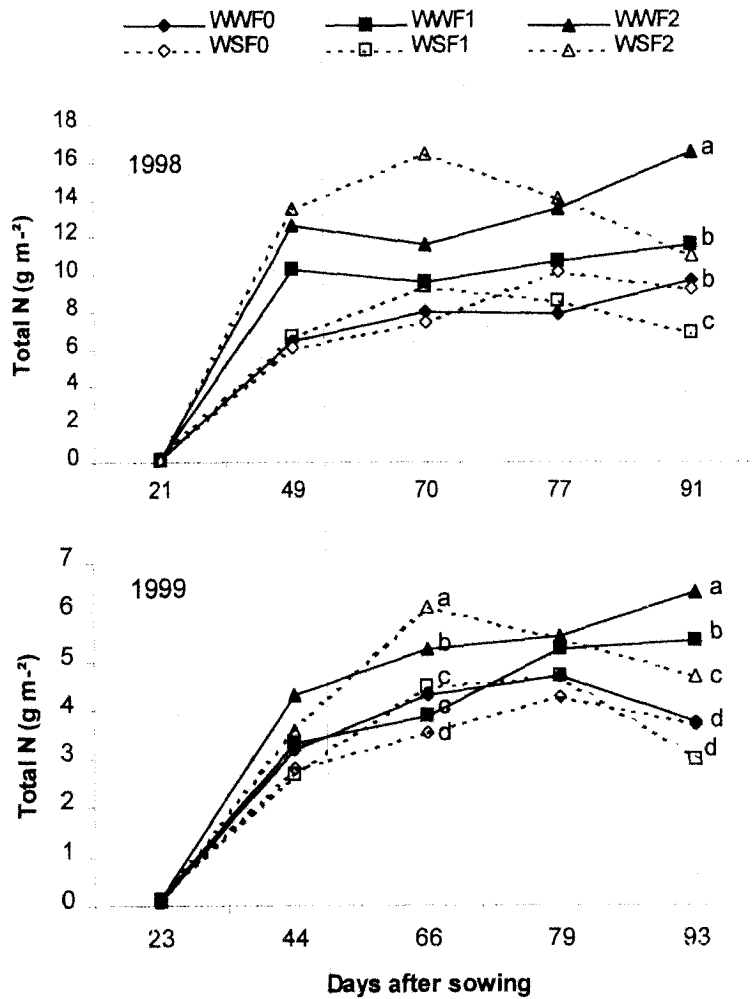


Figure 1: N mobilized by aboveground dry matter for all treatments. F0 = 0.0, F1 = 17.1, and F2 = 68.5 kg N ha⁻¹; WW = well watered regime and WS = water-stressed regime.