

Croissance juvénile et comportement physiologique d'*Andropogon gayanus* Kunth var. *bisquamulatus* en conditions de stress hydrique

André Buldgen

Unité de Zootechnie, Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux. Passage des Déportés, 2. B–5030 Gembloux (Belgique).

Reçu le 16 mai 1997, accepté le 23 juin 1997.

Des études portant sur la physiologie d'*Andropogon gayanus* Kunth var. *bisquamulatus* ont été réalisées en Belgique dans un tunnel simulant des conditions climatiques proches de celles régnant pendant la saison des pluies en région sahélo-soudanaïenne. Les premières expériences ont simulé des apports d'eau de 15, 20 et 25 mm au départ d'un semis de caryopses en sol sableux. Les observations ont porté sur les pertes par évaporation journalières, la levée des plantules, leur croissance et l'évolution des mortalités. Les résultats montrent qu'une réserve en eau du sol initiale de 25 mm, soit environ 22,5 % en volume dans la couche superficielle, est nécessaire pour assurer la survie des plantules pendant une période de 15 jours après la levée, sans apport d'eau complémentaire. Après 27 jours, 95 % des plantules étaient toujours en vie. Avec une teneur initiale en eau du sol de 13,5 ou 18 % en volume (traitements 15 et 20 mm respectivement), les mortalités surviennent déjà 4 à 6 jours après le semis et augmentent très rapidement en l'espace d'une dizaine de jours. Quelle que soit la réserve en eau initiale, les pertes de plantules se produisent systématiquement lorsque la teneur en eau du sol est inférieure ou égale à 5 mm (4,5 % en volume). Deux expériences ont également été réalisées en vue d'analyser les paramètres photosynthétiques et le statut hydrique de 6 plants d'*Andropogon gayanus* pendant la saison des pluies et la saison sèche et au cours de deux cycles de sécheresse imposés en saison des pluies. La première expérience a montré que le potentiel hydrique est de -0,44 MPa en saison pluvieuse et inférieur à -1 MPa pendant la saison sèche. La conductance stomatique est élevée (plus de $1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$) pendant les deux saisons, mais le taux de photosynthèse diminue de moitié (de $19,8$ à $10,9 \mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) en saison sèche. Lorsque la graminée subit une période de sécheresse en saison des pluies, les paramètres physiologiques évoluent peu jusqu'à ce que la réserve en eau du sol atteigne 7 à 10 % en volume. Dès ce moment, le potentiel hydrique foliaire chute rapidement tandis que la conductance stomatique et le taux de photosynthèse se maintiennent à des valeurs relativement élevées, même avec une réserve en eau du sol de 5 % en volume. La seconde expérience a démontré que la graminée est capable de réaliser des ajustements osmotiques de type actif, principalement au travers d'accumulation d'ions K^+ et de glucose dans le liquide symplasmique. Les expériences réalisées au moyen de 12 clones cultivés en plein champ au Sénégal ont montré de grandes différences dans la capacité d'ajustement osmotique des clones. Ces différences ont été mises en relation avec les dimensions foliaires pour chacun des clones. Un indice de résistance à la sécheresse, basé sur des mesures d'osmolalité dans des extraits de feuilles et des déterminations de la matière sèche contenue dans les limbes, a également été proposé en vue de faciliter la sélection de clones résistants à la sécheresse.

Mots-clés. *Andropogon gayanus*, croissance, plantule, stress dû à la sécheresse, résistance à la sécheresse, expérimentation.

Seedling growth and physiological behaviour of *Andropogon gayanus* Kunth cv. *bisquamulatus* in water stress conditions. Several studies carried on the physiology of *Andropogon gayanus* Kunth cv. *bisquamulatus* were conducted in Belgium in a wind tunnel simulating climatic conditions close to those prevailing during the rainy season in Sahelo-Sudanese region. The first experiments simulated water supply of 15, 20 and 25 mm at the outset of a caryopse sowing in a sandy soil. The observations were focused on daily evaporation losses, seedling emergences, their growth and the mortality evolution. Results show that an initial soil water reserve of 25 mm, i.e. about 22.5 % in volume in the upper layer, is necessary to ensure the seedling survival during a period of 15 days after emergence. After 27 days, 95 % of the seedlings were still alive. With an initial soil water reserve of 13.5 or 18 % in volume (15 and 25 mm treatment respectively), mortalities occur already 4 to 6 days after sowing and increase very rapidly over a 10-day period. Whatever the initial water reserve may be, seedling losses occur systematically for a soil water reserve under or equal to 5 mm (4.5 % in volume). Two subsequent experiments were also conducted in order to analyse the photosynthetic parameters and the water status of 6 plants of *Andropogon gayanus* in the rainy and the dry seasons and during two drying cycles imposed in the rainy season. The first experiment shows that the hydric potential is -0.44 MPa during the rainy season and lower than -1 MPa during the dry season. The stomatal conductance is high (more than $1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$) during both seasons, but the rate of photosynthesis decreases by half (from 19.8 to $10.9 \mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) during the dry season. When the graminea endures a drought period in the rainy season, the physiological parameters evolve slowly until the soil water reserve reaches

7–10 % in volume. Then leaf water potential drops rapidly while stomatal conductance and rate of photosynthesis remain relatively high, even soil water content reaches 5 % in volume. The second experiment demonstrated that the graminea was able to perform active osmotic adjustments, mainly through K^+ and glucose accumulation in the symplasmic liquid. Experiments carried out with 12 strains cultivated in field conditions in Senegal showed large differences between the capacity of osmotic adjustment of the strains. These differences were related to the leaf size for each of the strains. A drought resistance index, based on measures of osmolality in leaf saps and dry matter contents in leaves, was also proposed in order to facilitate the selection of drought resistant strains.

Keywords. *Andropogon gayanus*, growth, seedlings, drought stress, drought resistance, experimentation.

INTRODUCTION

L'environnement le plus favorable à *Andropogon gayanus* var. *bisquamulatus* se situe à des altitudes inférieures à 900 m où la pluviosité annuelle varie entre 750 et 1 300 mm, avec une saison sèche unique de plus de 3 mois (Bowden, 1964). L'aire de dispersion de la variété englobe cependant des régions où les précipitations annuelles sont comprises entre 200 et 500 mm et où la saison sèche dure 7 à 8 mois (régions sahéenne et sahélo-soudanienne du continent africain). Eu égard au caractère souvent très aléatoire des précipitations dans ces zones climatiques, l'installation de la culture fourragère par semis est délicate. Par ailleurs, que ce soit au cours de la longue saison sèche ou pendant l'hivernage, la graminée affronte de sévères périodes de stress hydrique. Les observations de terrain montrent toutefois qu'elle demeure productive en dépit de conditions extrêmes de sécheresse.

Très peu d'études spécifiques ont été consacrées à la capacité de photosynthèse et à la résistance au stress hydrique d'*Andropogon gayanus* (Jones *et al.*, 1980 ; El-Sharkawi *et al.*, 1984, 1985 ; Boyer, 1986 ; Toledo *et al.*, 1990). Selon Toledo *et al.* (1990), plusieurs facteurs permettent d'expliquer la productivité de la plante en conditions climatiques défavorables : la grande efficacité photosynthétique des feuilles soumises au stress hydrique, la puissance d'enracinement de la plante lui permettant de s'approvisionner en eau dans les couches superficielles et profondes du sol, la capacité de maintenir des tissus méristématiques actifs en toute saison et la rapidité de mobilisation des minéraux du sol et des réserves accumulées dans la plante en saison sèche, lors du retour des pluies. Cependant, aucune donnée de la littérature ne fournit de relation exacte entre le contenu en eau du sol et le comportement physiologique de la plante, en fixant jusqu'à quel niveau de stress hydrique la graminée vivace est capable de résister.

Les recherches présentées ci-après ont été réalisées à la Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux (FUSAGx) en Belgique et à l'École nationale supérieure d'Agriculture de Thiès (ENSA), au Sénégal. Elles visent à déterminer la réserve minimale en eau du sol permettant de réussir le semis

de la graminée, à mieux cerner l'évolution des paramètres physiologiques de la plante en fonction de la teneur en eau du substrat et à clarifier les mécanismes par lesquels la plante résiste au stress hydrique. L'étude explore en outre la diversité phénotypique de la variété *bisquamulatus* en relation avec son statut hydrique au cours de périodes de sécheresse, en vue d'identifier des caractéristiques morphologiques susceptibles de rendre compte de la capacité de résistance de certains clones au stress hydrique.

CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Les expériences réalisées en Belgique ont été effectuées dans un tunnel de simulation des conditions atmosphériques (François, 1975). Ce tunnel est une enceinte fermée, spécialement conçue pour les mesures d'évapotranspiration, dans laquelle la vitesse de rotation de l'air a été réglée à 2 m par seconde. La végétation est contenue dans un bac lysimétrique (surface de travail de $1,3 \times 0,8$ m, profondeur de 40 cm) permettant de mesurer la masse du dispositif au gramme près. L'éclairage est uniformément distribué sur la surface de travail au moyen de 6 lampes halogènes de 500 W. À 65 cm de la source lumineuse, le flux de photons actifs pour la photosynthèse est de $580 \mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (PAR). Étant donné qu'à chaque rotation l'air se charge en humidité au cours du passage au-dessus de la végétation, l'excès d'humidité est condensé dans une batterie froide (point de rosée réglé entre 4 et 7 °C). L'air est ensuite réchauffé à la température voulue au niveau d'une batterie chaude (entre 23 et 30,5 °C selon les expériences). Pendant toute la durée des expériences, la surface de travail a été divisée en six parcelles élémentaires de 40×43 cm au moyen de parois en Plexiglas disposées dans le bac lysimétrique. Celui-ci a ensuite été rempli de 35 cm d'un sol sableux couvrant 5 cm de gravier pour le drainage. La composition granulométrique du sol utilisé est très proche de celle qui caractérise les sols sableux et battants des régions sahélo-soudanienues et est la suivante : 1,2 % d'argile ; 2,4 % de limon ; 65,2 % de sable fin et 31,2 % de sable grossier. Les expériences ont toutes été réalisées au moyen d'un lot de caryopses d'*A. gayanus* var. *bisquamulatus* provenant d'une récolte effectuée au

Sénégal en novembre 1991. Ces semences ont été conservées pendant un an dans les conditions ambiantes du laboratoire (20–21 °C et 65–70 % HR). Au cours de chaque expérience, la végétation a été arrosée manuellement en veillant à apporter une quantité équivalente d'eau au sein de chaque parcelle.

Les expériences en plein champ se sont déroulées dans le jardin agrostologique de l'ENSA de Thiès au Sénégal. Les mesures ont été effectuées sur une collection de clones d'*A. gayanus* var. *bisquamulatus* installée dans le jardin depuis 1986 (Buldgen *et al.*, 1992). Le sol sableux (sol "Dior" en langage vernaculaire) sur lequel a été implanté le jardin agrostologique de l'ENSA contient 3 % d'argile, 2,5 % de limon, 64 % de sable fin et 30,5 % de sable grossier.

SURVIE DES PLANTULES

Protocoles expérimentaux

Trois expériences successives ont été réalisées dans le tunnel de simulation de décembre 1992 à juin 1993. Le but était de définir la réserve minimale en eau du sol permettant aux plantules d'*Andropogon* de survivre pendant une période d'une quinzaine de jours après le semis, sans apport d'eau complémentaire. Au cours de chaque expérience, 294 caryopses ont été semés à 2 cm de profondeur dans le bac lysimétrique, soit 6 parcelles (répétitions) contenant chacune 49 caryopses (espacement de 5 cm entre les poquets). Les différentes expériences d'une durée de 15 à 27 jours ont simulé respectivement 15, 20 et 25 mm de précipitations immédiatement après semis. Ces quantités d'eau correspondent approximativement à une humidité de 13,5 %, 18 % et 22,5 % en volume dans le substrat. Ce protocole expérimental, utilisant une seule modalité d'arrosage au cours de chaque expérience, a été conçu de manière à suivre l'évapotranspiration au moyen des mesures lysimétriques. Les conditions climatiques moyennes qui ont régné à l'intérieur du tunnel au cours des trois expériences peuvent être résumées comme suit : photopériode de 12 heures ; température de l'air : 28 °C ± 0,5 °C ; humidité relative de l'air : 70 %.

Le pourcentage de levée des plantules a été exprimé en pour-cent du taux de germination des caryopses. Celui-ci a été déterminé en boîte de Petri (25 caryopses par boîte) dans une chambre conditionnée (températures jour/nuit de 30/28 °C). Au total, 10 tests de germination ont été réalisés et ont fourni un taux de germination de 62 ± 5 % (moyenne ± écart-type). Dès la levée des plantules, les observations suivantes ont été effectuées journalièrement :

– enregistrement de la masse du bac lysimétrique (mesure de l'évaporation),

– nombre de plantules levées,
– dénombrement des talles et des feuilles (détermination du phyllochrone ou temps séparant l'apparition de deux feuilles successives sur une même talle),
– mortalité des plantules.

À la fin de l'expérience, les jeunes plantes ont été déterrées en vue d'examiner le développement de leur système racinaire. Les poids secs des parties aériennes et souterraines de 5 plantules ont été déterminés pour les traitements 15 et 25 mm, après passage à l'étuve à 105 °C pendant 24 h.

Les résultats concernant les pourcentages de levée et de mortalité des plantules ont été interprétés au moyen d'une analyse de la variance à un critère de classification.

Résultats et discussion

Le **tableau 1** fournit une synthèse des résultats obtenus lors du semis de caryopses d'*Andropogon* dans le tunnel de simulation. La levée est exprimée en pour-cent du pouvoir germinatif moyen évalué en boîtes de Petri (62 ± 5 %). La **figure 1** présente les évolutions au cours du temps de l'évaporation journalière, de l'humidité résiduelle dans le sol et des pourcentages de mortalité cumulés au cours des différentes périodes expérimentales.

Dans les trois expériences, la levée des plantules s'est échelonnée du troisième au septième jour après le semis. Le nombre de plantules levées représente dans tous les cas un faible pourcentage du taux de germination moyen déterminé en boîte de Petri. Le **tableau 1** montre que la levée augmente de manière régulière de 39 % avec 15 mm de pluies à 56 % avec 25 mm de pluies. Toutefois, aucune différence significative ($P > 0,05$) n'a pu être mise en évidence pour le pourcentage de levée entre les traitements 15, 20 et 25 mm. Pour des réserves initiales de 15 et 20 mm d'eau dans le sol, la mortalité des plantules avoisine 50 % après 15 jours contre seulement 5 % en 27 jours pour le traitement 25 mm (différence très hautement significative, $P < 0,001$). Le temps séparant l'apparition de la première et de la deuxième feuille est de 3 jours avec 25 mm, alors qu'il est respectivement de 4,5 et de 5,5 jours avec les traitements 20 et 15 mm. Pour ces traitements, seules 2 feuilles ont été produites au cours de la période de croissance précédant la mortalité des plantules. Chaque talle a produit 5 feuilles avec le traitement 25 mm. Le phyllochrone, qui a augmenté de la deuxième à la cinquième feuille, traduit cependant une diminution de croissance des plantules au cours du temps, suite à l'épuisement des réserves en eau du sol.

Les courbes d'évaporation présentées à la **figure 1** montrent que les pertes par évaporation atteignent 4 à 5 mm au cours des trois premiers jours. Elles

Tableau 1. Levée des plantules d'*Andropogon gayanus* en % du pouvoir germinatif des semences, mortalité des jeunes plantules en fin de période expérimentale et phyllochrones pour les traitements 15, 20 et 25 mm d'eau (moyennes \pm écarts-types de 6 répétitions) — *Seedling emergence of Andropogon gayanus in % of the germinative rate, seedling mortalities at the end of experimental period, and phyllochrones for the treatments 15, 20 et 25 mm water (means \pm standard deviations of 6 replicates).*

Traitements	15 mm	20 mm	25 mm
Levée des plantules (%)	39 \pm 6 a (1)	48 \pm 11 a	56 \pm 8 a
Mortalité (%)	51 \pm 14 a	49 \pm 26 a	5 \pm 5 b
Durée de la période expérimentale (jours)	15	15	27
Phyllochrones (en jours) entre :			
la première et la deuxième feuille	5,5	4,5	3
la deuxième et la troisième feuille	—	—	5
la troisième et la quatrième feuille	—	—	7
la quatrième et la cinquième feuille	—	—	8,5

(1) Les moyennes affectées d'une même lettre dans la ligne ne sont pas significativement différentes ($P > 0,05$).

diminuent ensuite régulièrement pour se stabiliser rapidement à une valeur proche de 0,5 mm. Les courbes représentant la réserve en eau du sol (RES en mm) présentent toutes la même allure et la **figure 1** montre que les mortalités surviennent systématiquement lorsque la RES est inférieure à 5 mm. Elles sont généralement précédées d'une période de deux à trois jours au cours de laquelle on observe un enroulement des limbes foliaires. Avec les traitements 15 et 20 mm, les mortalités sont apparues 4 à 6 jours après le début de l'expérience et ont augmenté rapidement en l'espace de 10 jours. Avec le traitement 25 mm, les premières mortalités ont été enregistrées au dix-septième jour. En fin d'expérience, soit dix jours plus tard, 95 % des plantules étaient toujours en vie.

L'observation des systèmes racinaires le dernier jour de l'expérience a révélé que les plantules du traitement 15 mm ne présentaient que quelques racines. Ces racines colonisaient le substrat à une profondeur maximale de 12 à 17 cm. Elles présentaient un nombre restreint de ramifications secondaires d'une longueur variant entre 5 mm et 9 cm. Un certain nombre de caryopses comportant une racine de 5 à 10 mm de long furent également retrouvés sous la surface du sol. Dans ce cas, la levée des plantules a sans doute été entravée par la formation précoce d'une croûte de battance au cours de la phase d'assèchement. Les caractéristiques des racines observées pour le traitement 20 mm étaient identiques à celles décrites ci-avant, à l'exception du fait que les ramifications latérales étaient surtout présentes entre 4 et 5 cm de profondeur. Avec 25 mm d'eau, le chevelu racinaire était particulièrement abondant dans le front d'humidité résiduelle situé à une profondeur de 7 à 12 cm. Les couches plus profondes étaient colonisées par un petit nombre de racines. Les rapports poids secs des racines/poids secs des plantules entières s'élevaient à

52 % \pm 9,8 % (moyenne \pm écart-type) et 91 % \pm 2,6 % pour les traitements 20 et 25 mm respectivement. Pour le traitement 25 mm, ce résultat montre que le

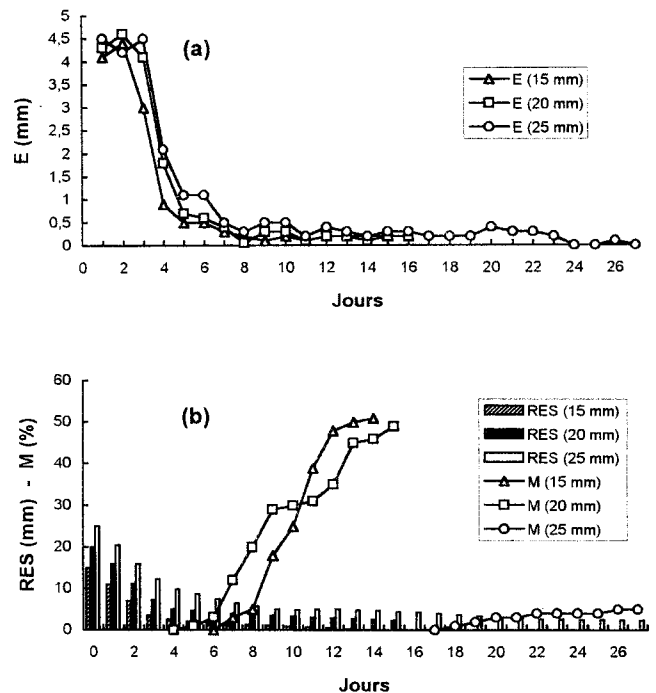


Figure 1. Évolution (a) de l'évaporation (E en mm), (b) de la réserve en eau du sol (RES en mm) et de la mortalité (M en %) des plantules d'*Andropogon gayanus* en fonction des apports d'eau (15, 20 ou 25 mm) lors d'un semis en conditions contrôlées — *Changes (a) in evaporation (E in mm) and (b) in soil water reserve (RES in mm) and seedling mortality (M in %) of Andropogon gayanus according to water supply (15, 20 or 25 mm) when sowing in controlled conditions.*

développement racinaire a été fortement privilégié par rapport à celui des parties aériennes. Cette prolifération du chevelu racinaire a permis d'approvisionner les plantules en eau à partir de la couche de sol située entre 7 et 12 cm qui comportait encore une certaine humidité résiduelle en fin d'expérience.

Eu égard aux conditions d'humidité du substrat et à l'âge des semences (18 mois de conservation des caryopses), les pourcentages de germination et de levée observés au cours des expériences correspondent parfaitement aux résultats obtenus en plein champ au Sénégal (Buldgen *et al.*, 1991). En effet, les températures et les humidités relatives moyennes qui ont régné dans le tunnel tout ou long des expériences représentent bien les conditions climatiques de début de saison des pluies en région sahélo-soudanienne. Par ailleurs, le sol utilisé pour réaliser les expériences correspond à un sol sableux et battant, typique de cette zone climatique.

La diminution de l'évapotranspiration au cours de la période suivant les trois premiers jours après le semis suit la loi identifiée depuis de nombreuses années pour représenter l'évaporation d'un sol sableux sans végétation (Philip, 1957 ; Black *et al.*, 1969), à savoir :

$$E_c = \alpha (t)^{1/2}$$

où E_c représente l'évaporation journalière cumulée (mm) et t , le temps en jours. La réserve journalière peut donc être évaluée à

$$R_t = X_i - \alpha (t)^{1/2}$$

où R_t représente la réserve en eau du sol en mm au jour t et X_i , la quantité de pluie utile initiale en mm. Dans nos conditions expérimentales, le paramètre α est estimé à 2,2 mm. Pour l'Afrique de l'Est, Peacock et Sivakumar (1987) estiment à 20 mm accumulés en 3 jours consécutifs la quantité de pluie utile minimale pour assurer la réussite des semis de sorgho, à condition toutefois qu'une période de sécheresse de plus de 7 jours ne survienne pas au cours des 30 jours suivants.

Les expériences réalisées dans le tunnel montrent qu'un minimum de 25 mm de réserve en eau dans le sol est indispensable pour garantir la levée des plantules d'*Andropogon*, même si elle n'est pas optimale (56 %), et assurer leur survie pendant les 15 jours qui suivent sans le moindre apport d'eau complémentaire. Dans ces conditions, le taux de mortalité observé 25 jours après le semis, en conditions de sécheresse prolongée, est très faible. Avec moins de 25 mm de réserve en eau dans le substrat, la levée des plantules est très faible et les risques d'échec sont importants si de nouvelles pluies ne surviennent pas dans les 5 jours qui suivent le semis.

ÉVOLUTION DES PARAMÈTRES PHOTOSYNTHÉTIQUES ET DU STATUT HYDRIQUE DE LA GRAMINÉE ADULTE

Protocoles expérimentaux

Deux expériences ont été conduites dans le tunnel de simulation. La première s'est déroulée de décembre 1993 à juillet 1994 et avait pour objectif d'étudier l'influence des saisons et d'un cycle de sécheresse sur le taux de photosynthèse (échange de CO_2), la conductance stomatique et le potentiel hydrique foliaire d'*Andropogon*. La seconde a eu lieu avec le même matériel végétal de mai à juin 1995 en vue d'étudier la capacité d'ajustement osmotique de la plante au cours d'une période de sécheresse. Les deux expériences ont été réalisées au moyen de 6 plantes (répétitions) et toutes les mesures des paramètres foliaires ont eu lieu pendant les deux premières heures de la journée artificielle. Les protocoles expérimentaux sont décrits au **tableau 2**.

Première expérience. Les plantes ont d'abord été cultivées dans des conditions similaires à celles régnant en saison des pluies en climat sahélo-soudanien, en maintenant la réserve en eau du sol proche de la capacité au champ par des arrosages bi-journaliers. Une période de stress hydrique de 12 jours a ensuite été imposée par arrêt des arrosages. La réserve en eau du sol (en % volume) est alors passée de 30–35 % à 5 % environ. À l'issue de cette période, la RES a été ramenée à la capacité au champ (35–40 %). Une saison sèche et froide a ensuite été simulée en maintenant la réserve en eau du sol entre 5,5 et 10 %. Les mesures du potentiel hydrique foliaire (Ψ) ont été réalisées en utilisant une chambre à pression de type PMS 650 (PMS Instrument, Corvallis, Oregon, USA). Les échanges de CO_2 (A) et la conductance stomatique (gs) ont été mesurés au moyen d'un appareil de mesure des échanges gazeux LI-6200 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). Toutes les mesures ont été effectuées sur la dernière feuille épanouie d'une talle choisie au hasard, et sur les 6 répétitions. Toutefois, les mesures journalières effectuées pendant le cycle de sécheresse ont été limitées à trois répétitions un jour sur deux, de manière à ne pas compromettre le développement et le comportement de la couverture végétale par des manipulations trop fréquentes.

Seconde expérience. Les plantes ont à nouveau été élevées dans des conditions hydriques proches de la capacité au champ et dans une ambiance climatique caractéristique de la saison des pluies. Un nouveau cycle de sécheresse de 15 jours a été instauré, dans les mêmes conditions que celles décrites précédemment, en vue d'étudier plus particulièrement l'évolution du

Tableau 2. Protocoles des expériences conduites au moyen d'*Andropogon gayanus* dans le tunnel de simulation des conditions atmosphériques de la FUSAGx — *Designs of the experiments carried out with Andropogon gayanus in the wind tunnel of FUSAGx.*

Conditions climatiques	Expérience 1		Expérience 2	
	Saison des pluies	Cycle de sécheresse en saison des pluies	Saison sèche froide	Cycle de sécheresse en saison des pluies
Date de semis	01-12-1993		15-12-1994	
Paramètres dans le tunnel				
Photopériode (heures)	12	12	11	12
Températures jour/nuit (°C)	30,5 / 27,5	30,5 / 27,5	25 / 23	30,5 / 27,5
Humidité relative jour/nuit (%)	65 / 70	65 / 70	53 / 58	65 / 70
DPV jour/nuit (hPa)	15,3 / 11,0	14,9 / 11,8	14,9 / 11,8	15,3 / 11,0
Évolution de la RES (% vol.)	32 - 40	35 - 5	5,5 - 10	36,5 - 7,2
Période de mesures	du 01-12-1993 au 13-05-1994	du 25-04-1994 au 09-05-1994	du 15-05-1994 au 25-07-1994	du 29-05-1995 au 13-06-1995
Types de mesures	Ψ , gs, A		Ψ , gs, A	Ψ , π

DPV = déficit de pression de vapeur — *vapour pressure deficit*; RES = réserve en eau du sol — *soil water reserve*;
A = échange de CO₂ — *CO₂ gas exchange*; gs = conductance stomatique — *stomatal conductance*; Ψ = potentiel hydrique foliaire — *leaf water potential*; π = potentiel osmotique — *osmotic potential*.

potentiel osmotique des plantes au cours de cette période de stress hydrique. Le potentiel hydrique a aussi été déterminé au moyen de la chambre à pression PMS 650 au niveau de la dernière feuille épanouie d'une talle. La même feuille a été utilisée pour déterminer le contenu relatif en eau des limbes foliaires (CREF, en % par rapport à la pleine turgescence) par la technique des pressions-volumes (Wilson *et al.*, 1980). Dans cette technique, la feuille est rapidement pesée à 0,0001 g près (PI = poids initial) après détermination du Ψ , puis à nouveau scellée dans la chambre à pression. Cette dernière est progressivement pressurisée à une valeur supérieure à celle correspondant au Ψ initial (+ 0,3 MPa). Les exsudats qui s'écoulent par l'extrémité du pétiole de la feuille sont récoltés au moyen d'un Kleenex jusqu'à ce qu'un nouvel équilibre se crée. La feuille est ensuite à nouveau pesée. Lorsque cette opération est réalisée au moins à trois reprises, le poids sec de la feuille (PS) est déterminé après passage à l'étuve à 105°C pendant 24 h. Le poids à pleine turgescence (PT) est ensuite déterminé pour $\Psi = 0$ grâce à une régression linéaire qu'il est possible d'établir entre les différentes valeurs de Ψ et les poids successifs de la feuille. Le CREF est finalement établi au moyen de la formule suivante :

$$\text{CREF (\%)} = (\text{PI} - \text{PS}) / (\text{PT} - \text{PS}) \times 100.$$

Un échantillon de sève est ensuite extrait de la feuille précédant la dernière feuille épanouie au moyen d'une petite presse manuelle. Cet extrait est utilisé tel quel pour déterminer l'osmolalité de la sève au moyen

d'un osmomètre cryoscopique One Ten 5 200 (Fiske Associates, Needham Heights, Massachusetts, USA). Le potentiel osmotique (π) en MPa du liquide symplasmique – ou contenu cellulaire – est calculé en utilisant la relation :

$$\pi = 0,1 R \times T \times (N/V) / \text{CRE(S)}$$

où

0,1 représente le facteur de conversion des bars en MPa (1 bar = 0,1 MPa) ;

R = la constante universelle des gaz parfaits (8,314 J · K⁻¹ · mole⁻¹) ;

T = la température thermodynamique en K ;

N/V = l'osmolalité de la sève, en nombre de moles de soluté par litre d'eau (mesure à l'osmomètre) ;

CRE(S) = le contenu relatif en eau dans le symplasma, en % du CREF.

Le CRE(S) est estimé au moyen d'une relation curvilinéaire représentant $-1/\Psi$ en fonction du CREF pour l'ensemble de la base de données disponible, en utilisant la méthode décrite par Pearcy *et al.* (1989). Dans cette méthode, les fractions symplasmiques (liquide intracellulaire) et apoplasmiques (liquide extracellulaire) sont estimées en interpolant la relation $-1/\Psi - \text{CREF}$ en direction de l'axe des X (CREF). Étant donné que le contenu en eau du symplasma varie en fonction de la valeur de Ψ , le CRE(S) a été estimé à 60 % lorsque $\Psi > -2$ MPa et à 70 % lorsque $\Psi < -2$ MPa. Le potentiel de turgescence (τ) a été déterminé en utilisant la relation

$$\tau = \Psi - \pi.$$

Afin de vérifier si les ajustements osmotiques dans la plante résultent non pas d'une déshydratation des organes foliaires mais d'une concentration active de molécules dans le contenu cellulaire, un potentiel osmotique à pleine turgescence ($\pi_{\text{corr.}}$) a été calculé en utilisant la relation (Pearcy *et al.*, 1989)

$$\pi_{\text{corr.}} = \pi \times \text{CREF.}$$

En début et en fin d'expérience, plusieurs limbes foliaires, par répétition, ont été récoltés en vue de réaliser une extraction de sève destinée à des mesures de concentration en sucres réducteurs (glucose, fructose, galactose) et en ions K^+ , ces molécules étant souvent responsables des ajustements osmotiques chez les végétaux supérieurs et particulièrement chez les graminées en C4. Le potassium a été mesuré dans les extraits par spectrométrie de flamme après dilution ($\times 20$ à $\times 100$ selon les extraits) et sans minéralisation préalable. Les analyses des sucres réducteurs ont été réalisées au moyen de la méthode enzymatique-UV (n° 716260) commercialisée par la société Boehringer à Mannheim, Allemagne. Pour s'assurer d'un phénomène d'ajustement actif de la plante, les concentrations en sucres et en potassium ont aussi été exprimées à pleine turgescence en tenant compte du degré d'hydratation des feuilles (concentrations \times CREF). La contribution des solutés à l'ajustement osmotique a été déterminée en supposant que 40 μmoles par g d'eau élèvent le potentiel osmotique de 0,1 MPa (Munns, Weir, 1981).

Résultats

Première expérience. Le **tableau 3** présente une synthèse des résultats moyens provenant de la première expérience réalisée dans le tunnel. L'analyse statistique des données (analyse de la variance à un

critère de classification) met en évidence une différence très hautement significative ($P < 0,001$) entre le potentiel hydrique (Ψ) mesuré en saison des pluies (-0,44 MPa), avec une RES de 32 %, et celui enregistré pendant le cycle de sécheresse ou en saison sèche (-0,82 à -1,03 MPa), avec une RES de 8 %. Cette chute du potentiel hydrique s'accompagne d'une diminution significative ($P < 0,05$) de la conductance stomatique de 1,10 à 0,74 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ pendant le cycle de sécheresse. Pendant celui-ci, les variations des échanges en CO_2 (A) suivent la même tendance que le potentiel hydrique avec une réduction très hautement significative ($P < 0,001$) de A qui passe de 19,8 à 10,9 $\mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, lorsque la teneur en eau du sol diminue de 32 à 8 %. En saison sèche, par contre, les valeurs moyennes de la conductance stomatique (1,25 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) sont significativement plus élevées ($P < 0,05$) que celles enregistrées en saison des pluies (1,1 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) avec 32 % de réserve en eau du sol, mais le taux de photosynthèse est réduit de moitié (8,1 $\mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

L'évolution des paramètres physiologiques d'*Andropogon* au cours de la période de sécheresse simulée en saison des pluies est présentée à la **figure 2**. Les valeurs de Ψ et de g_s ne diminuent quasiment pas au cours des dix premiers jours. Lorsque la RES devient inférieure à 10 %, Ψ diminue rapidement et atteint des potentiels inférieurs à -2 MPa en l'espace de deux jours, alors que les valeurs de g_s restent voisines de 0,6 et 0,7 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$. Les valeurs de A diminuent progressivement par paliers successifs tout au long de la phase de sécheresse. Elles se maintiennent entre 8 et 10 $\mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ même lorsque le Ψ se situe en dessous de -2 MPa en fin de cycle de sécheresse (jour 12). Le quatorzième jour, c'est-à-dire 2 jours après avoir ramené la teneur en eau du substrat à la capacité au champ (jour 12), tous les paramètres

Tableau 3. Effet de la saison (première expérience) sur le potentiel hydrique foliaire (Ψ), la conductance stomatique (g_s) et l'échange de CO_2 (A) chez *Andropogon gayanus* (moyennes \pm écarts-types de 6 répétitions) — *Effect of season (first experience) on the leaf water potential (Ψ), the stomatal conductance (g_s) and the CO_2 gas exchange (A) in *Andropogon gayanus* (means \pm standard deviations of 6 replicates).*

Saisons	RES (% vol.)	Ψ *** (MPa)	g_s * ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$)	A *** ($\mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
Saison des pluies (capacité au champ) 23-04-1994	32	- 0,44 \pm 0,11 a (1)	1,10 \pm 0,14 a	19,8 \pm 4,47 a
Saison des pluies (cycle de sécheresse) 7-05-1994	8	- 0,82 \pm 0,13 b	0,74 \pm 0,09 b	10,9 \pm 5,03 b
Saison sèche 27-06-1994	8	- 1,03 \pm 0,24 b	1,25 \pm 0,14 c	8,1 \pm 4,37 b

(1) Les moyennes affectées d'une lettre différente dans la même colonne sont significativement différentes (* $P < 0,05$; *** $P < 0,001$).

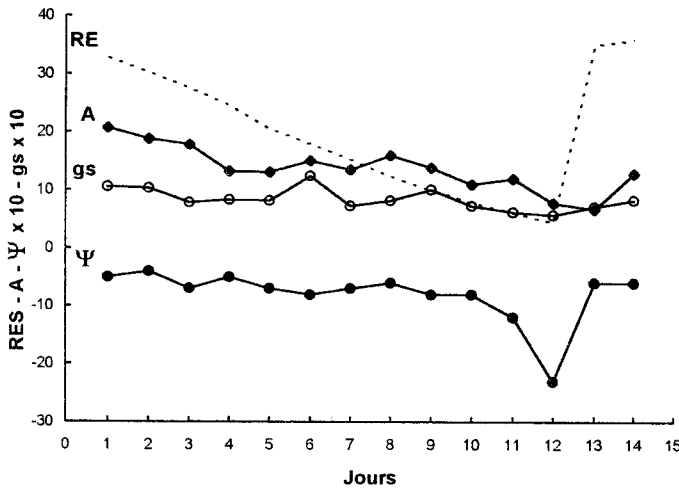


Figure 2. Variation des paramètres physiologiques d'*Andropogon gayanus* (moyennes de 3 répétitions) au cours de l'expérience 1 : diminution de la réserve en eau du sol (RES en %) pendant 12 jours et restauration de la RES à la capacité au champ ; échange de CO₂ (A) en μmoles CO₂ · m⁻² · s⁻¹ ; potentiel hydrique foliaire (Ψ) en MPa ; conductance stomatique (gs) en (cm · s⁻¹) — *Changes in physiological parameters of Andropogon gayanus (mean of 3 replicates) during the first experiment: decrease of the soil water reserve (RES in %) during 12 days and rehabilitation of the RES to field capacity CO₂ gas exchange (A); leaf water potential (Ψ); stomatal conductance (gs).*

physiologiques de la graminée sont restaurés à leur valeur initiale de début de cycle de sécheresse.

Seconde expérience. L'évolution du statut hydrique de la graminée pendant le cycle de sécheresse simulé au cours de la seconde expérience est présenté à la **figure 3** tandis que les ajustements moyens des différents paramètres foliaires, les variations de concentration en solutés dans les limbes foliaires et la contribution de ces solutés dans l'ajustement osmotique sont présentés au **tableau 4**.

La **figure 3** montre que Ψ diminue d'abord très lentement lorsque la RES évolue de 36,5 à 15-20 %. Il subit ensuite une chute de l'ordre de -2,8 MPa lorsque la phase de sécheresse se prolonge. L'évolution de π présente la même allure que celle de Ψ. En fin de cycle de sécheresse, la valeur moyenne de π est inférieure à -4 MPa. Une légère perte (9 %) du contenu relatif en eau des feuilles est observée au cours du stress hydrique, mais le potentiel de turgescence τ diminue seulement de 0,5 MPa pendant cette période. La valeur moyenne de τ supérieure à 0 MPa en fin de période expérimentale montre que les feuilles étaient encore turgescents à ce moment, du moins chez certaines

plantes. Le mécanisme par lequel la graminée parvient à s'approvisionner en eau alors que la RES atteint des valeurs extrêmement faibles, s'observe en premier lieu au travers de la courbe représentant les variations du potentiel osmotique exprimé à pleine turgescence (π_{corr.}) : les diminutions simultanées de π et de π_{corr.} à partir d'une RES de 20 % traduisent un ajustement actif du potentiel osmotique par la plante. Ceci est d'ailleurs confirmé par l'augmentation des concentrations en solutés (ramenées à la pleine turgescence) dans les extraits de limbes foliaires au cours du cycle de sécheresse.

Le **tableau 4** indique, en effet, une très nette augmentation des teneurs en glucose, en fructose et en potassium dans ces extraits. La teneur en saccharose est peu modifiée. La contribution globale de ces substances dans l'ajustement osmotique représente plus de 70 % de l'ajustement observé. Le potassium et le glucose jouent toutefois un rôle prépondérant dans la diminution du potentiel osmotique, soit respectivement 36 et 22 % de l'ajustement.

Discussion

Les variations des paramètres physiologiques de la plante pendant une phase de sécheresse ou pendant la saison sèche traduisent la capacité de résistance à la sécheresse de la variété *bisquamulatus*, telle qu'elle a

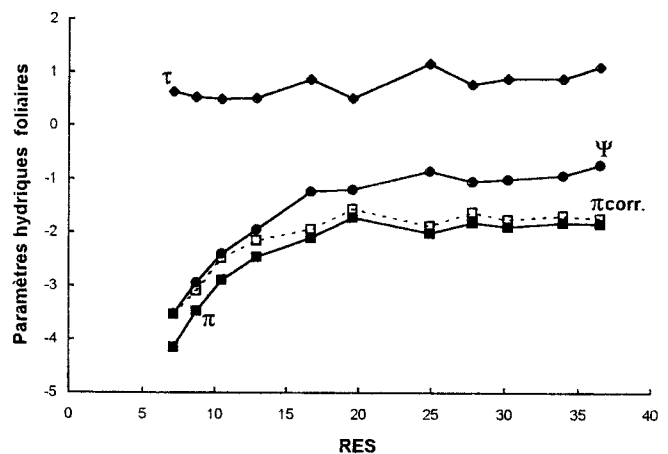


Figure 3. Évolution des paramètres hydriques foliaires (en MPa) d'*Andropogon gayanus* (potentiel hydrique foliaire Ψ, potentiel osmotique π, potentiel osmotique exprimé à pleine turgescence π_{corr.}, potentiel de turgescence τ) en fonction de la réserve en eau du sol RES (en %) au cours de l'expérience 2 — *Changes in the leaf hydric parameters (leaf water potential Ψ, osmotic potential π, osmotic potential expressed at full turgor π_{corr.}, turgor potential τ in MPa) of Andropogon gayanus according to the soil water reserve (RES in %) during the second experiment.*

Tableau 4. Ajustement des paramètres hydriques foliaires, augmentation des concentrations en solutés dans le liquide symplasmique (valeurs ramenées à la pleine turgescence) et contribution des solutés à l'ajustement osmotique chez *Andropogon gayanus* soumis à un cycle de sécheresse faisant varier la réserve en eau du sol de 36,5 à 7,5 % en volume (moyennes \pm écarts-types de 6 répétitions) — *Adjustment in leaf hydric parameters, increase of solute concentrations in the symplasmic liquid (values expressed at full turgor) and solute contribution to osmotic adjustment in Andropogon gayanus during a drought cycle making the soil water reserve vary from 36,5 to 7,5 % in volume (means \pm standard deviations of 6 replicates).*

Paramètres foliaires	Différences
1. Variation des paramètres hydriques foliaires	
Contenu relatif en eau de la feuille CREF (%)	-8,69 \pm 7,69
Potentiel hydrique Ψ (MPa)	-2,80 \pm 0,35
Potentiel osmotique π (MPa)	-2,32 \pm 0,76
Potentiel osmotique à pleine turgescence π_{corr} (MPa)	-1,80 \pm 0,55
Potentiel de turgescence τ (MPa)	-0,48 \pm 0,55
2. Variation des concentrations en solutés (g/l de sève)	
Glucose	+17,25 \pm 5,72
Fructose	+10,00 \pm 3,28
Saccharose	+2,00 \pm 1,01
Potassium	+6,02 \pm 2,60
3. Contribution des solutés à l'ajustement osmotique (%)	
Glucose	22,48
Fructose	13,04
Saccharose	1,38
Potassium	36,47
Total 73,37	

été observée sur le terrain (Dieng *et al.*, 1991). La diminution des échanges de CO_2 provoque un ralentissement et finalement un arrêt de la croissance lors d'un cycle de sécheresse. En saison sèche, la graminée est en repos. Pendant cette période, reproduite dans notre expérience, les repousses sont constituées de limbes foliaires de dimension extrêmement réduite. La présence de nombreux poils et d'une cuticule épaisse sur les limbes foliaires produits en saison sèche pourrait d'ailleurs expliquer le changement de conductance stomatique observé au cours de notre expérience (Schulze, 1986). Les valeurs de g_s élevées en saison sèche, par rapport à celles mesurées lors du cycle de sécheresse pour une RES identique, pourraient en effet provenir d'une modification des propriétés de la couche limite des feuilles. Cependant, des changements de concentrations en acide abscissique ou d'autres substances telles que les cytokinines, pourraient également expliquer une plus grande ouverture des ostioles pendant la saison sèche (Schulze, 1986 ; Davies *et al.*, 1986 ; Passioura, 1988 ; Meinzer *et al.*, 1991 ; Bano *et al.*, 1993). Par ailleurs, les faibles échanges gazeux enregistrés au cours de cette saison, malgré l'ouverture des stomates, sont dus aux faibles températures (23 à 25°C) qui ont régné dans le tunnel. Il est en effet bien connu qu'une telle gamme de température limite fortement la croissance de la variété *bisquamulatus* (Dieng *et al.*, 1991).

La diminution des paramètres physiologiques observés au cours du cycle de sécheresse, en particulier le Ψ , et leur réajustement en l'espace de deux jours lors de la restauration de la RES à la capacité au champ, correspondent aux observations de plusieurs auteurs qui ont étudié la physiologie de graminées en C4 résistantes à la sécheresse (Jones *et al.*, 1980 ; Ludlow *et al.*, 1980 ; Wilson, Ludlow, 1983 ; Sherrif, Ludlow, 1984 ; El-Sharkawi *et al.*, 1985 ; Ludlow *et al.*, 1985). Le lent assèchement provoqué au cours de la seconde expérience nous a permis de vérifier que la plante était capable de réaliser des ajustements osmotiques de type actif. Cette hypothèse avait été suspectée lors de la première expérience car, malgré la chute du Ψ , la graminée avait maintenu un certain niveau d'activités stomatique et photosynthétique à la fin du cycle de sécheresse (voir **figure 3**). Ce mécanisme actif, connu depuis plusieurs années pour un certain nombre de graminées d'origine tropicale (Wilson *et al.*, 1980 ; Ford, Wilson, 1981 ; Wilson, Ludlow, 1983), n'avait pas encore été identifié chez *Andropogon gayanus*. Par ailleurs, le rôle essentiel joué par le glucose et surtout les ions K^+ , dans l'ajustement osmotique a été démontré pour plusieurs graminées (Ford, Wilson, 1981 ; Wilson, Ludlow, 1983 ; Premachandra *et al.*, 1995). Il est également confirmé par notre étude pour la variété *bisquamulatus*. La capacité de la plante à s'approvisionner en K^+ quand la sécheresse se pro-

longe, est sans aucun doute due au développement extraordinaire de son système racinaire (Dieng *et al.*, 1991). La concentration de cet ion dans la plante pourrait aussi jouer un rôle dans le maintien de l'ouverture des stomates en fin de cycle de sécheresse (Salisbury, Ross, 1992). On sait en effet qu'un des mécanismes réglant l'ouverture de l'appareil stomatique repose sur des rapports de concentration en potassium et en acide abscissique dans les cellules de garde des stomates.

DIVERSITÉ PHÉNOTYPIQUE ET CAPACITÉ D'AJUSTEMENT OSMOTIQUE DE LA GRAMINÉE

Protocole expérimental

Cette expérience s'est déroulée à l'ENSA de Thiès pendant la saison sèche chaude de 1996 (avril, mai, juin). Elle avait pour but d'étudier la résistance à la sécheresse de divers clones appartenant à la variété *bisquamulatus*, en fonction de leurs caractéristiques morphologiques. Le protocole expérimental a été mis en place au sein d'une parcelle comprenant 12 clones (Tableau 5), en utilisant 10 souches pour chacun des 12 clones (1,5 m entre les lignes et 1 m entre souches). Les apports d'eau ont été effectués en saison sèche chaude au moyen d'un système d'irrigation par aspersion. A l'issue d'une irrigation de l'ordre de 10 mm, les clones ont été préparés par une coupe rase et sarclés du 25 au 27 avril 1996. La parcelle expérimentale a

ensuite été binée les 5 et 6 mai. Un deuxième arrosage (10 mm) a été effectué le 8 mai. Le lendemain, la culture a bénéficié d'un nouveau sarclage, et une fumure équivalant à 50 U d'N, 30 U de P₂O₅ et 30 U de K₂O par ha a été appliquée au moyen d'un engrais 10-26-26 et d'urée. Un arrosage de 5 mm a été effectué immédiatement après épandage de l'engrais. Du 10 au 24 mai, l'ensemble de la parcelle a reçu 144 mm au moyen d'arrosages réguliers. La réserve en eau du sol (% volume) a ensuite été contrôlée au moyen d'une sonde Trime MUX 6 (IMKO Gmb, Ettlingen, Allemagne) grâce à 9 tubes répartis au hasard au sein de la parcelle. L'humidité moyenne du profil a été estimée sur un mètre de profondeur par des mesures ponctuelles effectuées tous les 20 cm. La RES a ainsi été maintenue entre 20 et 25 % en volume jusqu'au 7 juin 1996 en effectuant des arrosages journaliers. Les 4, 5, 6 et 7 juin, des mesures du potentiel hydrique, de l'osmolalité du liquide foliaire, du contenu relatif en eau des feuilles et de la matière sèche des limbes ont été effectuées sur les dix souches de chaque clone. Les techniques utilisées pour la réalisation de ces mesures et les calculs effectués pour établir les différents paramètres caractérisant le statut hydrique des feuilles (Ψ , CREF, π et π_{corr}) sont identiques à ceux décrits plus haut pour les essais en tunnel.

A l'issue de ces premières mesures, la moitié de la parcelle (5 souches par clone) a été soumise à un cycle de sécheresse. La teneur en eau du sol de la seconde partie de la parcelle a été maintenue entre 20 et 25 % pendant toute l'expérience grâce à des arrosages journaliers (clones témoins). Les mesures réalisées en

Tableau 5. Paramètres hydriques foliaires enregistrés au cours de la phase préparatoire de l'expérience réalisée au Sénégal avec *Andropogon gayanus* (moyennes \pm écarts-types de 10 répétitions) — *Leaf hydric parameters recorded during the preparatory phase of the experiment carried out in Senegal with Andropogon gayanus (means \pm standard deviations of 10 replicates).*

Clones	Potentiel hydrique Ψ (MPa)	Potentiel osmotique π (MPa)	Potentiel osmotique corrigé π_{corr} (MPa)
TH12	-1,16 \pm 0,11 a (1)	-1,88 \pm 0,12 a	-1,59 \pm 0,11 a
TH17	-0,86 \pm 0,09 b	-1,40 \pm 0,13 b	-1,22 \pm 0,14 b
TH18	-1,35 \pm 0,14 a	-2,43 \pm 0,24 c	-1,92 \pm 0,23 c
TH19	-0,96 \pm 0,09 b	-1,91 \pm 0,33 a	-1,60 \pm 0,26 a
TH20	-0,90 \pm 0,14 b	-1,47 \pm 0,18 b	-1,21 \pm 0,14 b
TH24	-0,92 \pm 0,06 b	-1,33 \pm 0,12 b	-1,13 \pm 0,11 b
TH25	-0,93 \pm 0,06 b	-1,24 \pm 0,15 b	-1,06 \pm 0,12 b
TH84	-0,86 \pm 0,04 b	-1,27 \pm 0,10 b	-1,10 \pm 0,09 b
TA103	-0,97 \pm 0,10 b	-1,33 \pm 0,07 b	-1,14 \pm 0,06 b
TA104	-0,96 \pm 0,08 b	-1,23 \pm 0,08 b	-1,07 \pm 0,08 b
TA105	-0,74 \pm 0,16 b	-1,40 \pm 0,35 b	-1,26 \pm 0,35 ab
TA107	-0,99 \pm 0,07 b	-1,56 \pm 0,27 ab	-1,30 \pm 0,20 ab

(1) Les moyennes d'une même colonne affectées d'une lettre différente sont significativement différentes ($P < 0,001$).

début d'expérience ont ensuite été répétées sur les deux parties du champ expérimental lorsque la réserve en eau du sol de la parcelle conduite à sec se situait entre 7 et 10 % en volume. Ces mesures ont eu lieu les 6, 7 et 8 juillet après une période moyenne de 30 jours de sécheresse. Au cours de cette deuxième phase de mesure, trois souches par clone et par traitement ont aussi fait l'objet des observations suivantes : hauteur et diamètre de la souche, longueur et largeur des limbes et longueur de la gaine foliaire. La surface foliaire a été déterminée au moyen de la formule suivante : longueur \times largeur des limbes \times 0,75 (facteur de forme de la feuille).

Un indice de résistance à la sécheresse (IRS) a ensuite été calculé

$$\text{IRS} = \text{OSM2/MS2} - \text{OSM1/MS1}$$

où OSM représente l'osmolalité d'un extrait d'une feuille et MS, le pourcentage de matière sèche d'une seconde feuille de la même talle au début (1) et à la fin (2) de l'expérience.

Cet indice permet d'analyser le comportement de la plante à partir de la différence entre un état final (OSM2/MS2) et un état initial (OSM1/MS1) du matériel végétal subissant un cycle de sécheresse prolongé. Il a été construit de manière à pouvoir faire la distinction entre l'augmentation de matière sèche du limbe foliaire due à la croissance de la graminée et celle résultant d'une déshydratation des feuilles. Dans ce dernier cas, en effet, l'observation des données et des plantes a montré que le rapport OSM2/MS2 est nettement moins élevé en fin de cycle de sécheresse, la plante déshydratée (MS2 nettement plus élevé que MS1) ayant peu ou pas réalisé d'ajustement osmotique (OSM2 pratiquement identique à OSM1). Au contraire, lorsque le potentiel de turgescence est maintenu à sa valeur initiale en fin de cycle de sécheresse, le rapport OSM2/MS2 est nettement plus élevé que OSM1/MS1. Dans ce cas, MS2 est proche de ou légèrement supérieur à MS1 tandis que OSM2 est nettement plus élevé que OSM1 (ajustement osmotique de la plante).

La signification de l'indice IRS peut être mieux perçue à partir de la **figure 4**. Lorsque l'on compare plusieurs plantes ou clones, une faible valeur de cet indice (cas a), signifie que la plante ne réalise aucun ajustement osmotique. La teneur en matière sèche foliaire augmente rapidement suite à une diminution du contenu en eau des feuilles. Lorsque cet indice est intermédiaire (cas b), l'ajustement osmotique est relativement faible. La plante poursuit son développement, mais elle finit par être complètement déshydratée lorsque le potentiel hydrique chute en fin de période de sécheresse. Enfin, un indice élevé (cas c) correspond aux plantes qui maintiennent à la fois leurs capacités d'ajustement osmotique et de production au cours d'une phase de sécheresse. Il s'agit évidemment

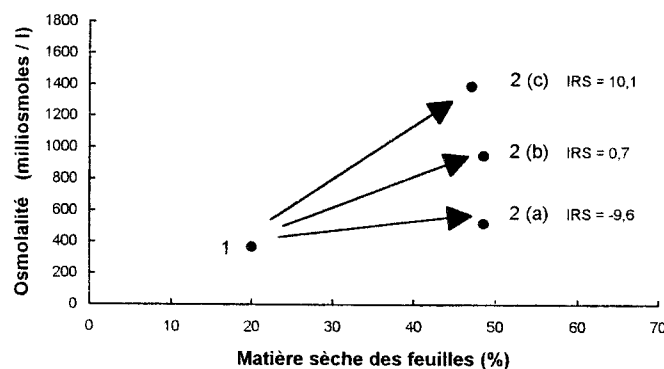


Figure 4. Évolutions possibles (cas a, b ou c) de l'osmolalité d'un extrait de feuille et de la teneur en matière sèche des limbes foliaires au cours d'une période de sécheresse (1 : au début de la période et 2 : à la fin de la période) — Possible changes (cases a, b or c) in leaf sap osmolality, and dry matter contents in leaves during a drought period (1: state at the beginning of the period and 2: state at the end of the period).

des plantes les plus intéressantes car elles survivent au stress hydrique tout en assurant une certaine production. Le paramètre IRS permet donc d'effectuer un classement des clones (ou plantes) en fonction de leur comportement. Il ne possède toutefois aucune signification dans l'absolu car il peut varier en fonction des conditions expérimentales. Pour exemple, un stress hydrique limité ou au contraire très sévère n'a pas le même effet, ni sur l'ajustement osmotique mis en œuvre par la plante, ni sur sa productivité. Par ailleurs, le stade de développement de la plante et les conditions d'alimentation en minéraux peuvent évidemment jouer un rôle important. La comparaison des plantes ou des clones sur la base de leur IRS doit donc être réalisée à partir de mesures effectuées sur des plants au même stade de développement, cultivés dans des conditions semblables et subissant le même cycle de sécheresse.

Les données recueillies pour les différents paramètres hydriques, l'indice de résistance à la sécheresse et les caractéristiques des souches et des limbes foliaires ont été interprétées grâce à une analyse de la variance à deux critères de classification (traitements et clones). Ces analyses ont été complétées par un test de Newman et Keuls lorsque des différences significatives sont apparues.

Résultats

Les données moyennes enregistrées au départ de l'expérimentation réalisée au moyen des clones sont présentées au **tableau 5**. L'analyse statistique n'a pas révélé de différence significative ($P > 0,05$) entre les traitements (humidité dans le sol) pour les différents paramètres caractérisant le statut en eau de chacun des

clones (Ψ , CREF, π et $\pi_{\text{corr.}}$). Ce résultat était attendu puisque chaque partie du champ avait bénéficié de la même dose d'irrigation avant la mise en œuvre du protocole expérimental. Ceci montre donc que la conduite à sec du substrat a débuté dans des conditions idéales. Cependant, l'analyse statistique a mis en évidence des différences très hautement significatives ($P < 0,001$) entre certains clones. Les clones TH12 et TH18 se distinguent par un Ψ très différent des autres. Par ailleurs, la concentration en solutés dans le liquide symplasmique des clones TH12, TH18 et TH19 est nettement plus importante, car le **tableau 5** indique des valeurs de $\pi_{\text{corr.}}$ nettement plus faibles chez ces clones. D'une manière générale, on constate aussi que les Ψ développés par les plantes pour cette gamme d'humidité du sol (20–25 % en volume) sont intermédiaires par rapport à ceux observés en période humide (-0,4 à -0,6 MPa) et en saison sèche (-1,3 à -1,6 MPa) dans le tunnel. Ceci provient en grande partie, d'une part, d'une distribution hétérogène de l'eau dans le sol au début de l'expérience et, d'autre part, du renouvellement et de la reprise de croissance du système racinaire des graminées à l'issue des 8 mois de saison sèche (Dieng *et al.*, 1991). Ces nouveaux chevelus racinaires n'étaient sans doute pas encore assez développés au moment des mesures pour coloniser la totalité du substrat et alimenter la plante à partir des couches du sol bien pourvues en eau.

Le **tableau 6** fournit les valeurs moyennes des paramètres hydriques et des mensurations, enregistrées en fin d'expérience pour les 12 clones en fonction du type de traitement. L'analyse de la variance a révélé que tous les paramètres mesurés sur les plantes variaient de manière significative en fonction du traitement ($P < 0,05$). Une exception concerne cependant les diamètres des souches ($P > 0,05$). La phase de sécheresse a donc induit des changements au niveau des paramètres hydriques des plantes, notamment au travers d'ajustements osmotiques de type actif. En moyenne, les variations des potentiels au cours de cette période sont plus faibles que ceux observés dans le tunnel de simulation. Ceci est essentiellement dû au fait que le stress hydrique a été moins important à l'ENSA et qu'il a été appliqué à des plantes dont les potentiels étaient déjà relativement faibles en début d'expérience. Quoiqu'il en soit, les données du **tableau 6** montrent que la phase de sécheresse imposée en plein champ à l'ENSA a eu des répercussions sur la croissance des plantes. La hauteur moyenne des souches soumises à un stress hydrique est moins importante. Les gaines et les limbes foliaires de ces plants sont également moins développés.

L'analyse statistique des données a également fait apparaître de grandes divergences entre clones ($P < 0,001$) avec, pour la plupart des paramètres mesurés, une interaction entre les traitements et les clones. Le

tableau 7 permet de visualiser les différences existant entre les clones en ce qui concerne les ajustements de Ψ et $\pi_{\text{corr.}}$ au cours de la phase de sécheresse, l'indice de résistance à la sécheresse (IRS) et les caractéristiques morphologiques des clones à la fin de la période expérimentale. Les ajustements de Ψ et $\pi_{\text{corr.}}$ ont été calculés en faisant la différence entre les potentiels observés pour chaque répétition des clones soumis à la sécheresse et la moyenne des potentiels enregistrés pour les clones témoins (RES de 20 à 25 %).

Le test de comparaison multiple des moyennes appliqué aux différents paramètres physiologiques et aux caractéristiques morphologiques des 12 clones a été réalisé en prenant en considération le plus faible degré de probabilité de manière à faire apparaître clairement les différences entre les clones. Le **tableau 7** montre, par exemple, que le clone TH24 a réalisé le plus grand ajustement osmotique au cours de la phase d'assèchement du substrat. Il présente un des indices de résistance à la sécheresse parmi les plus élevés (proche de 0 par rapport aux valeurs négatives enregistrées pour d'autres clones). Par ailleurs, il possède aussi des limbes très étroits et une surface foliaire relativement réduite. Si l'on considère la capacité d'ajustement osmotique et l'IRS, le **tableau 7** montre que les clones TH24, TH25, TA103, TA104 et TA105 semblent les plus résistants. Les clones TH17, TH20, TH84 sont intermédiaires, tandis que les clones TH12, TH18, TH19 et TA107 sont les moins résistants à la sécheresse.

La **figure 5** montre qu'il existe des relations très étroites (coefficients de corrélation de 0,6 à 0,8) entre la capacité d'ajustement osmotique, l'indice de résistance à la sécheresse, la largeur des limbes et la surface foliaire. Étant donné que la capacité d'ajustement osmotique résulte en grande partie d'une accumulation d'ions K^+ puisés dans le substrat lors d'un stress hydrique, on peut penser que le caractère "limbes foliaires réduits" est associé à certaines propriétés des racines ou à leur développement. Ces caractéristiques du système racinaire permettraient à certains clones d'extraire de plus grandes quantités de potassium à partir du sol. Des caractéristiques particulières au niveau des parois racinaires ou des mécanismes hormonaux pourraient aussi expliquer la relation entre ajustement osmotique et caractéristiques morphologiques des souches. Cependant, des travaux antérieurs (Buldgen *et al.*, 1992) ont montré que les souches à fines feuilles compensent généralement le caractère "surface foliaire réduite" par un plus fort tallage. La présence de nombreux talles pourrait être à l'origine d'un chevelu racinaire nettement plus dense chez ce type de souche et donc d'un meilleur approvisionnement en potassium en cas de stress hydrique. L'hypothèse d'un développement racinaire plus pro-

Tableau 6. Paramètres hydriques foliaires et caractéristiques morphologiques des plantes en fonction du traitement à la fin de l'expérience conduite au Sénégal au moyen d'*Andropogon gayanus* (moyennes \pm écarts-types de 5 répétitions) — *Leaf parameters and morphological characteristics of the plants according to the treatment at the end of the experiment carried out in Senegal with Andropogon gayanus (means \pm standard deviations of 5 replicates).*

Paramètres	Clones soumis à une phase de sécheresse	Clones témoins
Potentiels foliaires		
Potentiel hydrique (MPa)	-1,56 \pm 0,19 a (1)	-1,18 \pm 0,18 b
Potentiel osmotique (MPa)	-1,67 \pm 0,29 a	-1,22 \pm 0,19 b
Potentiel osmotique corrigé (MPa)	-1,46 \pm 0,27 a	-1,09 \pm 0,18 b
Caractéristiques de souches		
Hauteur de la souche (cm)	100 \pm 13,4 a	114 \pm 17,6 b
Diamètre de la souche (cm)	46 \pm 11,2 a	45 \pm 11,3 a
Largeur des limbes (cm)	1,8 \pm 0,24 a	2,2 \pm 0,35 b
Longueur des limbes (cm)	72,0 \pm 7,23 a	78,2 \pm 8,90 b
Surface foliaire (cm ²)	100,5 \pm 18,93 a	131,1 \pm 29,66 b
Longueur des gaines (cm)	37,0 \pm 5,25 a	46,2 \pm 6,77 b

(1) Les moyennes affectées d'une lettre différente dans la même ligne sont significativement différentes ($P < 0,05$).

Tableau 7. Ajustements des potentiels foliaires, indices de résistance à la sécheresse et caractéristiques morphologiques des clones d'*Andropogon gayanus* à la fin de la période de sécheresse — *Leaf potential adjustments, drought resistance indexes and morphological characteristics of the Andropogon gayanus strains at the end of the drought period.*

Clones	$\Delta\Psi$ ** (MPa)	$\Delta\pi_{corr.}$ *** (MPa)	IRS ***	HS *** (cm)	DS *** (cm)	l ** (cm)	L * (cm)	SF * (cm ²)	LG *** (cm)
TH12	-0,34 \pm 0,07a	-0,05 \pm 0,09a	-7 \pm 1,8a	93 \pm 3,8a	42 \pm 15,0a	2,1 \pm 0,22a	75,6 \pm 8,17a	120,2 \pm 24,00a	39,5 \pm 3,95a
TH17	-0,15 \pm 0,15a	-0,37 \pm 0,18a	-1 \pm 1,5b	121 \pm 4,8b	40 \pm 6,5a	1,8 \pm 0,17a	78,0 \pm 9,17a	107,3 \pm 19,47a	44,4 \pm 4,38a
TH18	-0,39 \pm 0,10a	-0,21 \pm 0,22a	-7 \pm 2,5a	85 \pm 3,9a	32 \pm 5,0a	2,0 \pm 0,20a	72,1 \pm 8,88a	108,5 \pm 22,60a	36,5 \pm 4,06a
TH19	-0,41 \pm 0,18a	-0,06 \pm 0,14a	-5 \pm 2,1a	116 \pm 4,0b	46 \pm 6,0a	1,9 \pm 0,23a	71,6 \pm 6,97a	101,0 \pm 18,97a	39,0 \pm 3,39a
TH20	-0,41 \pm 0,10a	-0,10 \pm 0,23a	-3 \pm 0,8ab	84 \pm 1,8a	46 \pm 3,9a	1,8 \pm 0,30a	73,3 \pm 5,80a	99,3 \pm 21,07a	39,4 \pm 2,08a
TH24	-0,35 \pm 0,31a	-0,90 \pm 0,11b	0 \pm 1,4c	108 \pm 0,5b	52 \pm 3,5a	1,5 \pm 0,17b	76,0 \pm 3,46a	86,0 \pm 7,34b	42,4 \pm 4,85a
TH25	-0,57 \pm 0,07b	-0,53 \pm 0,20a	0 \pm 1,2c	101 \pm 4,3a	39 \pm 3,4a	1,7 \pm 0,17ab	66,8 \pm 2,79ab	84,0 \pm 11,62b	31,6 \pm 2,35b
TH84	-0,35 \pm 0,12a	-0,32 \pm 0,19a	-2 \pm 0,9bc	101 \pm 5,2a	51 \pm 5,1a	1,9 \pm 0,16a	64,5 \pm 0,94b	92,6 \pm 7,7ab	32,3 \pm 2,49b
TA103	-0,35 \pm 0,13a	-0,42 \pm 0,20a	0 \pm 1,6c	109 \pm 9,1b	37 \pm 4,4a	2,0 \pm 0,21a	73,6 \pm 7,5a	111,0 \pm 17,01a	34,7 \pm 4,97ab
TA104	-0,57 \pm 0,08b	-0,47 \pm 0,10a	0 \pm 0,9c	87 \pm 5,6a	67 \pm 3,1b	1,9 \pm 0,18a	70,4 \pm 7,8a	103,2 \pm 20,19a	33,3 \pm 3,75ab
TA105	-0,19 \pm 0,16b	-0,52 \pm 0,21a	0 \pm 0,9c	98 \pm 9,3a	52 \pm 4,0a	1,8 \pm 0,23a	69,9 \pm 7,3a	93,6 \pm 14,58ab	33,7 \pm 4,88ab
TA107	-0,52 \pm 0,25a	-0,44 \pm 0,07a	-4 \pm 2,5a	100 \pm 5,1a	44 \pm 5,4a	1,8 \pm 0,18a	72,6 \pm 8,34a	99,2 \pm 18,32ab	37,9 \pm 3,69a

$\Delta\Psi$: ajustement du potentiel hydrique ; $\Delta\pi_{corr.}$: ajustement du potentiel osmotique exprimé à pleine turgescence ; IRS : indice de résistance à la sécheresse ; HS : hauteur de la souche ; DS : diamètre de la souche ; l : largeur du limbe ; L : longueur du limbe ; SF : surface foliaire ; LG : longueur de la gaine.

Les moyennes d'une même colonne affectées de lettres différentes sont significativement différentes (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

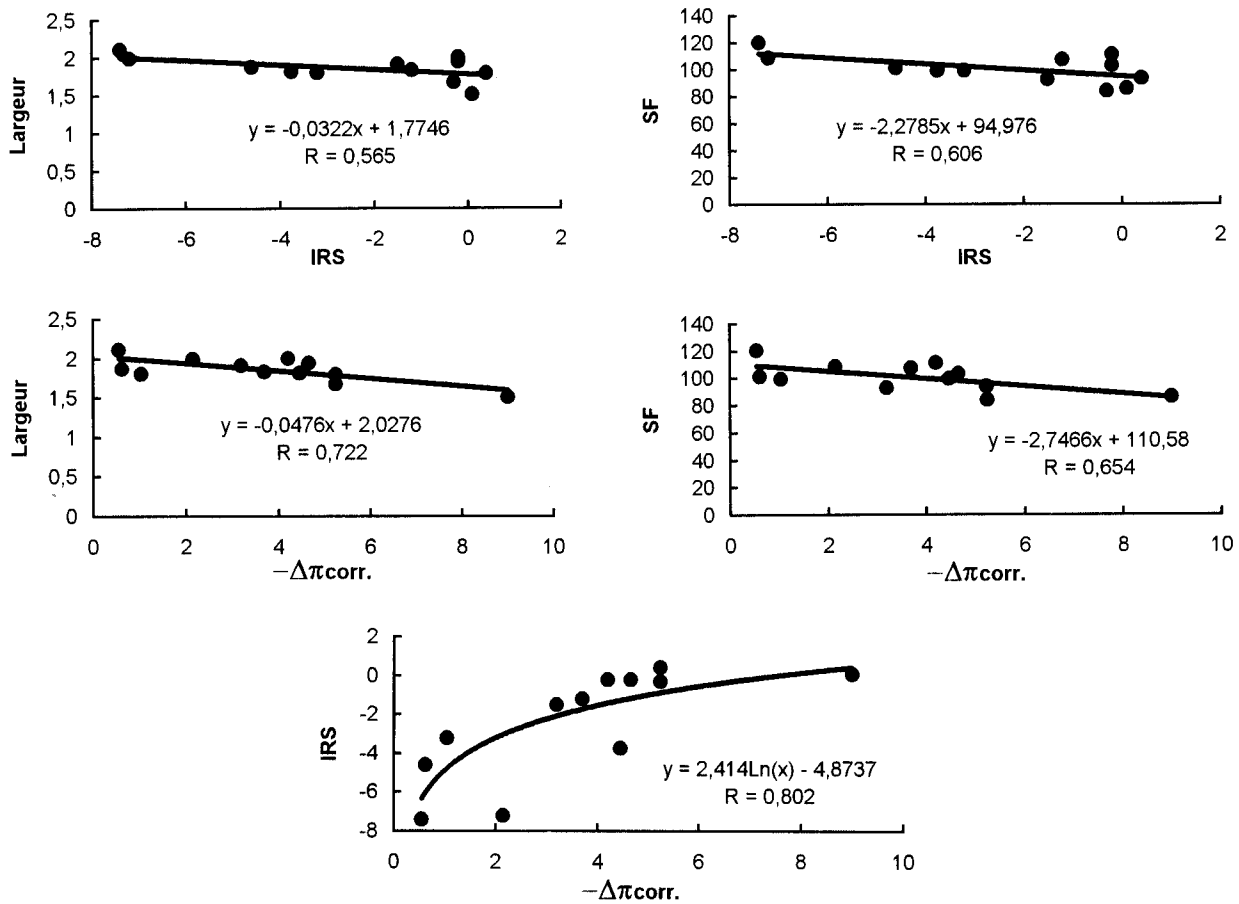


Figure 5. Relations entre la variation au cours d'une période de sécheresse du potentiel osmotique exprimé à pleine turgescence ($-\Delta\pi_{corr.}$ en MPa), de l'indice de résistance à la sécheresse (IRS), de la largeur des limbes (l en cm) et de la surface foliaire (SF en cm^2) chez *Andropogon gayanus* — Relationships between the change during a drought period of the osmotic potential expressed at full turgor ($-\Delta\pi_{corr.}$ in MPa), the drought resistance index (IRS), the limb width (l in cm) and the leaf area (SF in cm^2) in *Andropogon gayanus*.

fond peut également être émise, mais elle est peu probable puisque les plants présentant des dimensions foliaires réduites proviennent en général de terrains superficiels.

La relation entre capacité d'ajustement osmotique et morphologie des limbes doit évidemment être validée sur un plus grand nombre d'individus. Pour les clones rassemblés à l'ENSA en vue d'une sélection, elle confirme en tout cas que le caractère "surface foliaire réduite" est corrélé à la capacité de résistance à la sécheresse. En réalité, les clones fines feuilles qui ont été étudiés au cours de l'expérience proviennent de "plants mères" prélevés dans des terrains superficiels. Les caractéristiques morphologiques de la plupart de ces plants (faible largeur, grande pilosité et rigidité des limbes) traduisaient déjà une aptitude aux milieux plus secs dès leur mise en collection (Buldrin *et al.*, 1992).

L'avantage d'une prospection à des fins de sélection ("screening") sur la base d'une analyse de l'ajustement osmotique ou du paramètre IRS, permet toutefois d'identifier les clones les plus résistants à la sécheresse.

CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS PRATIQUES

L'étude de la levée et de la survie des plantules d'*Andropogon gayanus* dans des conditions de sécheresse montre que la variété *bisquamulatus* est capable de survivre à des stress hydriques très importants au cours de la période de croissance juvénile. La résistance des plantules est surtout due à un ralentissement de la croissance des organes aériens au profit du développement d'un important chevelu

racinaire qui colonise préférentiellement les couches du substrat présentant une humidité résiduelle. L'enroulement des feuilles au cours de la période de sécheresse limite sans doute aussi les pertes par transpiration.

Les observations réalisées en milieu contrôlé permettent de formuler des recommandations pratiques. À la suite d'un épisode pluvieux, un à deux jours sont souvent nécessaires pour permettre l'accès au champ (ressuyage du sol en surface). Au cours de ce laps de temps, les sols sableux de la région sahélo-soudanienne évaporent généralement l'équivalent de 4 à 5 mm par jour. En considérant un minimum de 25 mm d'eau utile dans le sol comme indispensable pour assurer la levée et la survie des plantules, une évaporation de 10 mm au cours des deux jours de ressuyage et une marge de sécurité de 5 mm, on peut donc raisonnablement se baser sur une réserve minimale en eau dans le sol de l'ordre de 40 mm pour garantir la réussite du semis d'*Andropogon gayanus* ; à condition toutefois d'enregistrer des précipitations dans les 15 à 20 jours qui suivent le semis. En conditions normales de ruissellement, cela correspond approximativement à 45–50 mm de pluies. En région sahélo-soudanienne, cette recommandation implique très souvent un semis en milieu d'hivernage, lorsque le régime des pluies est bien installé. Cette norme doit évidemment être adaptée en fonction du type de sol en tenant compte, notamment, de son coefficient de ruissellement spécifique, de sa courbe d'évaporation caractéristique et de la probabilité d'enregistrer de nouvelles précipitations au cours d'une période donnée. Par ailleurs, avec 45–50 mm de pluies et un sol battant, le glaçage du substrat en surface est généralement très rapide lors de la phase de ressuyage. C'est pourquoi on peut augmenter la quantité de caryopses semés par poquets. Cette mesure permet de bénéficier d'un effet dit "effet poquet", car la force déployée par un plus grand nombre de pousses facilite la percée de la croûte de battance.

Au stade adulte, la résistance de la graminée à la sécheresse est également liée au développement d'un système racinaire très puissant qui lui permet de puiser de l'eau et des minéraux, en particulier le potassium, dans les couches profondes du substrat. Le potassium, qui s'accumule dans le liquide intracellulaire en période de sécheresse, assure un premier ajustement osmotique de la plante. Il contribue sans doute aussi à maintenir une ouverture partielle des stomates, et donc une certaine activité photosynthétique, pendant la période de stress hydrique. Lorsque la phase de sécheresse se poursuit, on assiste toutefois à un ralentissement très net, voire à une interruption de la croissance foliaire, car les produits de la photosynthèse, le glucose et dans une moindre mesure le fructose, se concentrent avec le potassium dans le symplasme. L'accroissement des concentrations en

solutés dans le symplasme assure une nouvelle diminution du potentiel osmotique de la plante. Malgré la chute rapide du potentiel hydrique en fin de cycle, la graminée ne flétrit qu'à des valeurs extrêmes d'humidité dans le sol, inférieures à 5 % en volume.

Un mécanisme semblable pourrait entrer en action pendant la saison sèche. Au cours de cette saison, les faibles températures limitent l'activité photosynthétique de la graminée, mais les stomates restent ouverts. La forte pilosité des feuilles en période de repos et l'épaisseur des cuticules modifient les propriétés de la couche limite des limbes et sont probablement à l'origine du haut degré de conductance stomatique que nous avons observé. Cependant, des modifications d'équilibres hormonaux pourraient également expliquer ce comportement assez surprenant des stomates.

L'étude réalisée au moyen de 12 clones à l'ENSA a permis de confirmer les résultats obtenus en milieu contrôlé en ce qui concerne la résistance à la sécheresse de la variété *bisquamulatus* grâce à des ajustements osmotiques actifs. Elle a également fait apparaître de grandes différences au niveau de l'amplitude de ces ajustements. Pour les 12 clones qui ont été étudiés, la capacité d'ajustement osmotique et l'indice de résistance à la sécheresse sont corrélés à la largeur ou à la surface des feuilles. Si cette relation était vérifiée pour un nombre important d'individus appartenant à la variété *bisquamulatus*, le schéma visant à identifier puis sélectionner les plantes les plus résistantes à la sécheresse se simplifierait fortement. En effet, il suffirait de rassembler des plants dont les feuilles sont de dimension réduite. Dans la nature, ces souches compensent généralement le caractère "surface foliaire réduite" par un plus fort tallage (Buldgen *et al.*, 1992) et assurent, de cette manière, la même production que les plants à larges feuilles qui tallent généralement peu. Des études portant sur l'ajustement osmotique pourraient ensuite être mises en œuvre afin de discriminer les plants les plus résistants à la sécheresse. Les mesures de l'ajustement osmotique sont cependant relativement longues et fastidieuses, surtout lorsqu'elles sont réalisées en plein champ : mesures des potentiels hydriques, du contenu relatif en eau et de la fraction symplasmique. C'est pourquoi nous avons expérimenté une méthode basée sur l'indice de résistance à la sécheresse (IRS). Cette technique, nettement plus aisée, nécessite uniquement de déterminer des teneurs en matières sèches foliaires et de réaliser des mesures osmométriques (ou en potassium) dans des extraits de limbes foliaires au début et à la fin de périodes de stress hydrique. Dans cette méthode, le choix des moments de mesure pourra être orienté par les valeurs du potentiel hydrique foliaire, car ce paramètre est simple à mesurer et constitue un bon indicateur du degré de stress subi par la plante. Pour être valables, les comparaisons basées

sur l'IRS doivent évidemment être effectuées dans des conditions expérimentales homogènes, c'est-à-dire au moyen de plantes qui sont soumises au même endroit à une période de stress hydrique de même intensité.

Remerciements

Ces travaux ont été effectués dans le cadre du projet intitulé "Appui au Département des Productions animales de l'École nationale supérieure d'Agriculture (ENSA) de Thiès au Sénégal". L'auteur remercie l'Administrateur général de la Coopération au Développement en Belgique et le Directeur de l'ENSA qui ont encouragé cette recherche.

Bibliographie

- Bano A, Dörffling K, Bettin D, Hahn H (1993). Abscissic acid and cytokinins as possible root-to-shoot signals in xylem sap of rice plants in drying soil. *Aust. J. Plant Physiol.* **20**, 109–115.
- Black T, Gardener W, Thurtell G (1969). The prediction of evaporation, drainage and soil water storage for a bare soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **33**, 655–660.
- Bowden BN (1964). Studies on *Andropogon gayanus* Kunth. III. An outline of its biology. *J. Ecol.* **52**, 255–271.
- Boyer J (1986). Comportement hydrique de deux plantes fourragères cultivées au Sénégal (*Andropogon gayanus* et *Bachiaria brizantha*) en fonction des contraintes hydriques. *Rev. Élev. Méd. Vét. Pays Trop.* **39**, 443–451.
- Buldgen A, Dieng A, Detimmerman F, Compère R (1991). La culture fourragère temporaire d'*Andropogon gayanus* Kunth cv. *bisquamulatus*. 2. Mise au point de techniques de production et de purification des semences et de semis. *Bull. Rech. Agron. Gembloux* **26**, 297–312.
- Buldgen A, Dieng A, Detimmerman F, Compère, R (1992). La culture fourragère temporaire d'*Andropogon gayanus* Kunth cv. *bisquamulatus*. 6. Etude de la diversité phénotypique et définition de critères de sélection. *Bull. Rech. Agron. Gembloux* **27**, 209–225.
- Davies WJ, Metcalfe J, Lodge TA, da Costa AR (1986). Plant growth substances and the regulation of growth under drought. *Aust. J. Plant Physiol.* **13**, 105–125.
- Dieng A, Buldgen A, Compère, R (1991). La culture fourragère temporaire d'*Andropogon gayanus* Kunth cv. *bisquamulatus*. 1. Systématique, morphologie, dispersion et biologie de la variété cultivée. *Bull. Rech. Agron. Gembloux* **26**, 279–296.
- El-Sharkawi MA, Cock JH, Held AA (1984). Water use efficiency of cassava. II: Differing sensitivity of stomata to air humidity on cassava and other warm-climate species. *Crop Sci.* **24**, 503–507.
- El-Sharkawi MA, Cock JH, Hernandez AP (1985). Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climatic species. *Photosynth. Res.* **7**, 137–149.
- Ford CW, Wilson JR (1981). Changes in levels of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. *Aust. J. Plant Physiol.* **8**, 77–91.
- François J (1975). Étude et réalisation d'un tunnel de simulation des conditions atmosphériques. In "Phytotronics III. Phytotronics in Agricultural and Horticultural Research" (Chouard P, De Bidering N, eds), pp. 34–43. Gauthiers –Villars, Paris.
- Jones CA, Pena D, Carabaly A (1980). Effects of plant water potential, leaf diffusive resistance, root density and water use on the dry matter production of several tropical grasses during short periods of drought stress. *Trop. Agric. (Trinidad)* **57**, 211–219.
- Ludlow MM, Ng TT, Ford CW (1980). Recovery after water stress of leaf gas exchange in *Panicum maximum* cv. *trichoglume*. *Aust. J. Plant Physiol.* **7**, 299–313.
- Ludlow MM, Fisher MJ, Wilson JR (1985). Stomatal adjustment to water deficits in three tropical grasses and tropical legumes grown in controlled conditions and in the field. *Aust. J. Plant Physiol.* **12**, 131–149.
- Meinzer FC, Grantz DA, Smit B (1991). Root signals mediate coordination of stomatal and hydraulic conductance in growing sugar cane. *Aust. J. Plant Physiol.* **18**, 329–338.
- Munns R, Weir R (1981). Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. *Aust. J. Plant Physiol.* **8**, 93–105.
- Passioura JB (1988). Root signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in drying soils. *Aust. J. Plant Physiol.* **15**, 687–693.
- Peacock JM, Sivakumar MVK (1987). An environmental physiologist's approach to screening for drought resistance in sorghum with particular reference to Saharian Africa. In "Food Grain Production in Semi-arid Africa" (Menyonga JM, Bezuneh T, Youdeowei A, eds.), pp 101–120. OAUSTRC-SAFGRAD, Nairobi.
- Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW (1989). In "Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation", pp. 162–183. Chapman and Hall, London.
- Philip D R (1957). Evaporation, moisture and heat fields in the soil. *J. Meteorol.* **14**, 354–366.
- Premachandra GS, Hahn DT, Rhodes D, Joly RJ (1995). Leaf water relations and solute accumulation in two grain sorghum lines exhibiting contrasting drought tolerance. *J. Exp. Bot.* **46**, 1833–1841.
- Salisbury FB, Ross CW (1992). In "Plant Physiology" 4th ed., pp. 78–79. Wadsworth Publishing, Belmont, California, USA.
- Schulze ED (1986). Whole-plant responses to drought. *Aust. J. Plant Physiol.* **13**, 127–141.
- Sheriff DW, Ludlow MM (1984). Physiological reactions to an imposed drought by *Macroptilium atropurpureum* and *Cenchrus ciliaris* in a mixed sward. *Aust. J. Plant Physiol.* **11**, 23–34.

Toledo JM, Vera R, Lascano C, Lenne JM (1990). "Andropogon gayanus" Kunth. A grass for tropical acid soils". Publication n°90. CIAT, Cali, Columbia, 381 p.

Wilson JR, Ludlow MM (1983). Time trends of solute accumulation and the influence of potassium fertilizer on osmotic adjustment of water-stressed leaves of three tropical species. *Aust. J. Plant Physiol.* **10**, 523–537.

Wilson JR, Ludlow MM, Fisher MJ, Schulze ED (1980) Adaptation to water stress of the leaf relation of four tropical forage species. *Aust. J. Plant Physiol.* **7**, 207–220.

(28 réf.)