



Agronomie / Agronomy

Corrélation entre le stade germination et le stade adulte en présence de stress hydrique chez quelques écotypes autochtones tunisiens de mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.)

Leila Radhouane

Institut national agronomique de Tunis (Inrat), avenue Hédi-Karray, Ariana 2049, Tunisie

Reçu le 21 août 2007 ; accepté après révision le 17 mai 2008

Présenté par Philippe Morat

Résumé

Cette étude a pour objectif de comparer le comportement de six écotypes autochtones de mil collectés à travers le territoire tunisien et soumis à des conditions de stress hydrique, depuis le stade de germination jusqu'à la maturité complète. L'étude a montré que le stress hydrique modéré a amélioré la germination du fait d'une meilleure élongation radiculaire et n'a pas eu de conséquences notables sur les composantes de rendement du mil. En revanche, lorsque la contrainte hydrique est sévère, la germination est compromise, les longueurs de la radicule et de l'épicotyle sont diminuées, la taille de la plante ainsi que la surface de sa feuille drapeau sont réduites, et toutes les composantes de rendement sont pénalisées. Cependant, cet effet a varié en intensité selon la morphologie de l'écotype et son origine géographique. De même, nous avons pu établir des corrélations importantes, qui montrent que la longueur du coléoptile et de la radicule sont liées à la taille finale du plant de mil. Tout ceci montre que l'étude de la germination constitue un outil scientifique nécessaire, qui peut avoir des répercussions agronomiques pratiques et exploitables.

Pour citer cet article : L. Radhouane, C. R. Biologies 331 (2008).

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Correlation between germination and adult stage under water stress in some Tunisian autochthonous pearl millet ecotypes (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.). This study compared the behaviour of six Tunisian autochthonous pearl millet ecotypes collected through the Tunisian territory under drought, from germination to maturity. Moderate water stress was found to improve germination due to better root elongation; it did not have any notable consequence on the yield components of pearl millet. When drought is severe, germination is compromised, radicle and epicotyle lengths decrease, the size of the plant is reduced as well as the surface of its flag sheet, and all the components of yield are penalized. This effect varies according to the ecotype's morphology and its geographical origin. In the same way, we could establish important correlations that show that radicle and epicotyle lengths are related to the final size of the pearl millet plant. All this shows that the study of germination is a scientific tool that can have agronomic repercussions, practical and exploitable. **To cite this article:** L. Radhouane, C. R. Biologies 331 (2008).

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots-clés : Mil ; Écotype ; Sécheresse ; Germination ; Composantes de rendement

Keywords : Pearl millet; Ecotype; Drought; Germination; Yield components

Adresse e-mail : radhouane.leila@iresa.agrinet.tn.

1. Introduction

Le premier impératif d'une culture satisfaisante consiste en son implantation convenable et donc la réussite de la phase de germination est déterminante de celle de toute la période végétative. En effet, la germination est considérée comme un stade critique dans le cycle de développement des végétaux [1–3]. C'est elle qui conditionne l'installation de la plante autotrophe et probablement sa production ultérieure [4,5].

En Afrique, la culture du mil est pluviale. Les agriculteurs sont souvent obligés d'attendre les pluies qui n'arrivent pas au bon moment pour engager les semis ; d'où l'obligation de semer souvent en terre insuffisamment humidifiée ou même sèche, dans l'espoir de profiter des averses dès les premières gouttes. Les graines sont donc soumises à un déficit hydrique dès la germination.

La tolérance d'un bon nombre d'espèces au stress hydrique au moment de la germination constitue un avantage, car elle autorise, d'une part, l'établissement de ces espèces dans des zones que les taxons sensibles à la sécheresse ne peuvent coloniser et, d'autre part, l'occupation rapide de l'espace [6].

Le mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) est une céréale qui peut répondre à cette alternative grâce à un système racinaire très développé, et aussi grâce à divers mécanismes adaptatifs efficaces [7–9].

L'étude de l'influence des contraintes hydriques, simulées par l'utilisation d'agents osmotiques, est l'une des méthodes utilisées par les chercheurs pour étudier la résistance à la sécheresse des plantes au cours de la phase germinative. En effet, il a été démontré que la germination de l'arachide arrosée avec une solution de sucrose était en harmonie avec la résistance à la sécheresse de cette plante dans les conditions naturelles [10]. De plus, des relations étroites entre la résistance à la sécheresse du sorgho et sa capacité à germer à une pression osmotique de 10,88 bar ont été mises en évidence [11]. Dans une étude comparative sur l'effet du PEG sur la germination du mil et du sorgho, Saint-Clair [12] a démontré que la germination du mil est beaucoup moins affectée que celle du sorgho, puisque l'effet dépressif de la pression osmotique de 10,88 bar est comparable à celui que connaît le mil à une pression comprise entre 7 et 18,5 bar. D'ailleurs, dans la littérature, on a toujours signalé la supériorité du pouvoir germinatif du mil à des pressions osmotiques plus élevées que celles utilisées pour le sorgho, ainsi que sa remarquable résistance à la sécheresse [13–16].

De plus, la réponse des semences au stress hydrique pourrait également être un indicateur de la tolérance des

plantes à la sécheresse pour les stades ultérieurs du développement, d'où l'intérêt de notre étude dont les objectifs principaux sont :

- l'identification d'écotypes de mil tolérants à la sécheresse,
- la recherche d'éventuelles corrélations pouvant lier le comportement au stade germination à celui de stades ultérieurs et qui pourraient constituer un test rapide à cet égard.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal

Cet essai a porté sur six écotypes autochtones de mil collectés à travers le territoire tunisien. Ces écotypes appartiennent à des étages bioclimatiques différents, sont cultivés sur des sols de textures diverses et sont irrigués avec des eaux de qualité médiocre. Ces écotypes sont :

- **D**, écotype originaire de l'île de Djerba. Il est précoce, à tige courte et possède des chandelles petites, légères et peu productives ;
- **ZZ**, écotype ramassé à Zarzis, présentant une longue tige et des chandelles peu larges à structure lâche. Son cycle est assez long, et il est productif ;
- **HG**, écotype collecté au cap Bon (Hammam Laghaz), possédant une courte tige et des chandelles larges et compactes. C'est un mil à cycle court et moyennement productif ;
- **KS**, mil de la plaine de Kairouan, très vigoureux, à haute paille, chandelles de fort calibre très productives. C'est un écotype à long cycle ;
- **AM**, écotype trouvé dans la zone de El Amra (Sfax). Il est du type mixte (précoce à semi précoce), avec des chandelles larges et assez productives ;
- **EC**, mil collecté à Echaba (Mahdia). C'est un écotype moyen qui a, à la fois, les caractéristiques des écotypes à cycle long (tige longue) et celles des écotypes à cycle court (chandelles peu productives et peu vigoureuses). Il est aussi semi précoce et moyennement productif.

2.2. Protocole expérimental

Les essais sont conduits au laboratoire et au champ.

Au laboratoire, il a été procédé à des essais de l'effet du polyéthylène glycol (PEG 4000) sur le taux de germination et sur les longueurs de l'épicotyle et des racines des différents écotypes étudiés. Pour chaque éco-

type, les grains sont lavés à l'eau du robinet, désinfectés pendant quelques minutes dans de l'eau de Javel diluée à 10%, puis rincés à l'eau distillée. Ils sont placés à raison de 50 grains dans des boîtes de Pétri sur du papier filtre imbibé avec, soit 20 ml d'eau du robinet (témoin), soit avec des solutions de PEG 4000. Pour créer la contrainte hydrique, nous avons préparé des solutions développant des potentiels osmotiques de 1 MPa (stress modéré) et de 2 MPa (stress sévère) à partir de la régression polynomiale liant le potentiel osmotique (π en MPa) à la concentration en PEG (C en mol/l) [17].

$$\pi = 8,5C - 435C^2, \quad \text{avec } R^2 = 0,999$$

Chaque traitement a été répété cinq fois.

Après une semaine d'incubation à l'obscurité et à 30 °C, nous avons compté les graines germées et mesuré les longueurs respectives de leur épicotyle et de leur radicule.

Les essais en plein champ ont été conduits dans une zone semi-aride. Les semis ont été réalisés le 23 mai 2005. L'eau d'irrigation utilisée est celle courante, titrant 1 g/l de NaCl.

Pour réaliser le stress hydrique, nous avons adopté un dispositif permettant d'apporter la dose d'eau souhaitée.

Les besoins théoriques en eau du mil sont estimés, d'après [18,19], à 580 mm (ETM = 100%).

Les doses choisies sont :

- **T100**, témoin irrigué à 100% ETM ;
- **T70**, traitement recevant 70% ETM ;
- **T35**, traitement irrigué à 35% ETM ;

la fréquence d'irrigation étant la même, à savoir 10 jours au début de la culture et une fois par semaine dès le début de l'épiaison. Les traitements ont été démarrés au stade « quatre feuilles ».

Les différents écotypes ont été semés en cinq répétitions. Chaque répétition est représentée par un carré de 25 m². La densité de semis est de 200 000 plants/ha.

Les traitements sont espacés de 3 m et sont entourés, dans toutes les directions, de lignes de bordure.

2.3. Mesure de la croissance des plantes

La hauteur des plantes (HAT), en centimètres, est déterminée à l'aide d'une règle graduée du collet de la plante à l'insertion de la chandelle, au stade maturité.

La surface foliaire de la feuille drapeau ou feuille paniculaire (SFD) en centimètres carrés, est mesurée à l'aide d'un planimètre CI-202, au stade pâteux.

2.4. Mesures des composantes de rendement

À la récolte, les chandelles principales sont coupées, mesurées, pesées, puis battues.

Les caractéristiques propres à la chandelle principale sont :

- longueur de la chandelle (LOC) en cm ;
- poids de la chandelle (PCP) en grammes ;
- rendement en grains de la chandelle (RGC) en grammes.

2.5. Analyse statistique

Les résultats sont soumis à l'analyse de la variance à un ou à 2 facteurs, et les moyennes sont comparées selon la méthode de Bonferonni, basée sur la plus petite différence significative.

Chaque moyenne est affectée d'une lettre, les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes.

3. Résultats et discussion

3.1. Résultats des essais de germination (laboratoire)

3.1.1. Taux de germination

Les différentes concentrations de PEG ont eu un effet significatif sur la germination des semences de mil. Le taux de germination varie entre 100% pour le témoin et 73% pour le milieu le plus concentré en PEG. Toutefois, une légère carence hydrique ($\Psi = -1$ MPa) n'a pas eu de conséquences notables sur le taux germinatif et a même amélioré le taux de germination pour certains écotypes (Fig. 1). En moyenne, les taux de germination les plus élevés sont enregistrés chez les populations D et ZZ (92%) ; il est similaire chez les écotypes KS et HG (87%) et il est le plus bas pour les écotypes EC et AM (environ 83%).

L'exposition des graines de mil à une carence hydrique sévère a diminué le taux de germination. En effet, à -2 MPa, le taux de germination du mil est de 73%, ce qui est proche de la valeur donnée par [20], à savoir 75% pour un potentiel de $-21,7$ bar. Cette valeur constitue, d'après cet auteur, une limite pour laquelle la quasi-totalité des espèces ne germent plus et qui confirme le caractère adaptatif de cette espèce à la sécheresse, tout au moins au cours de la phase de germination. Cette inhibition de la germination résulterait en particulier d'une difficulté d'hydratation des tissus, qui se répercute sur le processus d'élongation de la radicule [21], et d'une difficulté de la pénétration de cette molécule

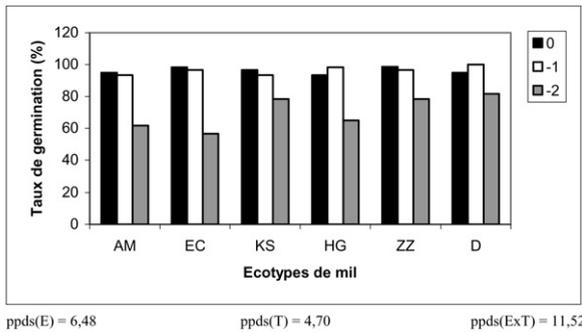


Fig. 1. Influence du stress hydrique sur le taux de germination des six écotypes de mil.

dans les graines, ce qui ne favorise pas l'ajustement osmotique [22]. Cependant, il est à remarquer qu'un léger déficit hydrique améliore cette faculté germinative. Un tel résultat a été mentionné par de nombreux auteurs et sur diverses cultures [23–26].

Par ailleurs, des différences génotypiques de sensibilité au stress hydrique, au stade de la germination, ont été signalées [27]. En effet, les écotypes issus du sud (D et ZZ) ont présenté des taux de germination supérieurs à ceux des autres écotypes, ce qui montre l'importance de l'origine de la semence quant à la résistance à la sécheresse. Il a été trouvé que les cultivars d'origine indienne supportent plus la sécheresse que ceux originaires des conditions humides de la Géorgie (États-Unis) [20].

3.1.2. Longueur de l'épicotyle

Plus la contrainte hydrique est sévère, plus le coléoptile est court. En effet, un potentiel hydrique de -2 MPa diminue la longueur du coléoptile de 84,5%, alors qu'un stress modéré de -1 MPa réduit cette dimension de 44% seulement (Tableau 1). Ce résultat est corroboré par [28] chez le blé. De plus, il a été constaté que c'est la population D qui a le plus court coléoptile (< 6 cm) et que les écotypes ZZ et KS possèdent les coléoptiles les plus longs.

3.1.3. Longueur de la radicule

Une légère carence hydrique améliore la longueur de la radicule chez tous les écotypes (15,8%). En revanche, un stress hydrique sévère la réduit de plus de 88% (Fig. 2). Un tel résultat a été mentionné [29]. Cette réduction serait due à un arrêt de la division et de l'élongation cellulaire au niveau de la racine, conduisant à une sorte de « tubérisation » [30]. La tubérisation et la lignification du système racinaire permettent à la plante une « entrée en vie » ralentie, en attendant que les conditions redeviennent favorables [31]. Par ailleurs, aucune

Tableau 1

Effet du stress hydrique sur l'élongation du coléoptile, exprimée en % du témoin

Potentiel osmotique (bar)	Taux de réduction de l'élongation du coléoptile en % du témoin
0	100,0 ^a
-10	44,0 ^b
-20	84,5 ^c

a,b,c Les valeurs caractérisées par la même lettre ne sont pas significativement différentes entre elles au seuil de signification (5%).

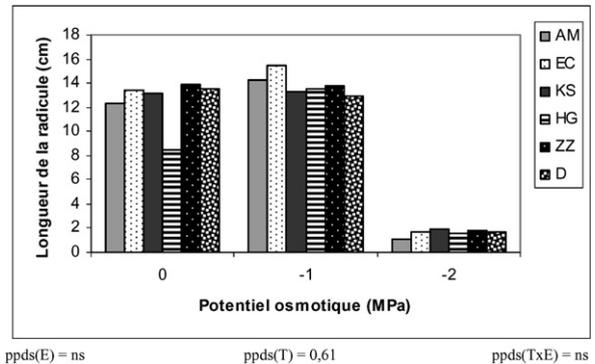


Fig. 2. Variation de la longueur de la radicule des différents écotypes de mil en fonction du stress hydrique.

différence significative entre les divers écotypes n'a été enregistrée.

3.1.4. Conclusion

L'exposition des graines de mil à une carence hydrique (-2 MPa) sévère a diminué le taux de germination des graines de mil d'environ 25% seulement, ce qui constitue, à notre connaissance, une limite pour laquelle la quasi-totalité des espèces ne germent plus et qui confirme le caractère adaptatif de cette espèce à la sécheresse, tout au moins au cours de la phase de germination. Cette espèce, qui a pu germer même en présence d'un potentiel de -2 MPa suscite plusieurs questions sur son importance en tant que semence « fourragère », capable de s'installer même en conditions sèches. Ce caractère d'adaptation est très souhaité, puisqu'il détermine le nombre de plantes par unité de surface et permet d'étendre l'aire de culture de cette plante vers des régions plus sèches. De plus, nous avons remarqué qu'un léger déficit hydrique améliore la faculté germinative de cette espèce et stimule l'élongation racinaire. Au contraire, lorsque la contrainte hydrique est sévère, la radicule paraît plus sensible que le coléoptile. Par ailleurs, des différences génotypiques de sensibilité au stress hydrique, au stade de la germination, ont été signalées. En effet, les écotypes issus du sud (D et ZZ) ont

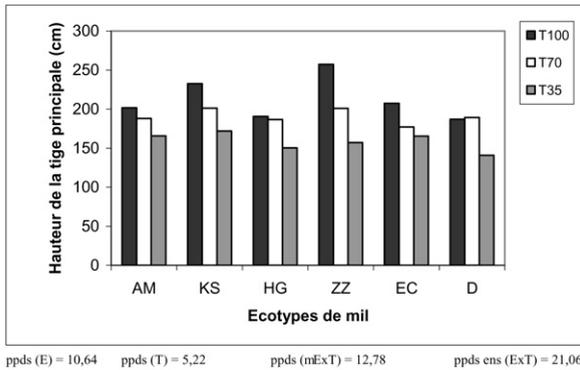


Fig. 3. Évolution de la hauteur de la tige principale des écotypes de mil en fonction du traitement hydrique.

présenté des taux de germination supérieurs à ceux des autres écotypes, ce qui montre l'importance de l'origine de la semence quant à sa résistance à la sécheresse.

3.2. Résultats des essais de rendement (champ)

3.2.1. Effet du stress hydrique sur la croissance

Croissance en hauteur. L'analyse de la variance à un facteur a montré que les écotypes de mil sont divisés en deux grands groupes, selon la hauteur de la tige principale. Le premier groupe, constitué par les populations ZZ et KS, mesure plus de 2 m. Le deuxième groupe représente le reste des écotypes mesurant moins de 2 m. À l'intérieur de ce groupe, la population D occupe la dernière place, précédée par HG. De plus, le traitement modéré n'a pas eu d'effet sur la hauteur des plantes (Fig. 3), alors que le traitement sévère a raccourci les tiges principales d'environ 22% ; ce sont ZZ et KS qui ont été les plus touchés (raccourcissement de plus de 40% pour ZZ). Ce même résultat a été signalé sur le mil [8,32]. De plus, ils ont remarqué que les réductions les plus importantes sont celles qui touchent les variétés à tige très longue.

Croissance de la surface foliaire. Les plantes contraintes présentent des feuilles drapeaux d'autant plus petites que le stress hydrique est plus intense (Fig. 4). Les réductions de la surface foliaire paniculaire sont respectivement de 11% pour T70 et de 34,7% pour T35. Les résultats consignés sur la Fig. 4 montrent également que les surfaces foliaires de tous les écotypes n'ont pas été touchées par le manque d'eau modéré. En présence de la contrainte hydrique sévère, ce sont les écotypes HG et D qui ont présenté les réductions foliaires les plus importantes (38% de réduction par rapport à leurs témoins respectifs bien irrigués). En revanche, KS et ZZ occupent une position intermédiaire avec une réduction foliaire d'environ 32%. Une réduction de la surface

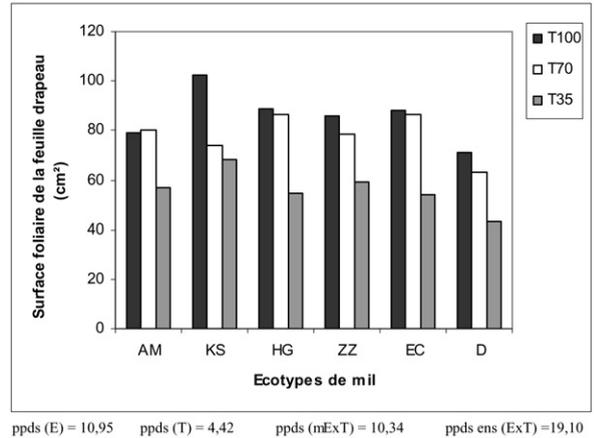


Fig. 4. Variation de la surface foliaire paniculaire des écotypes de mil en fonction du traitement hydrique appliqué.

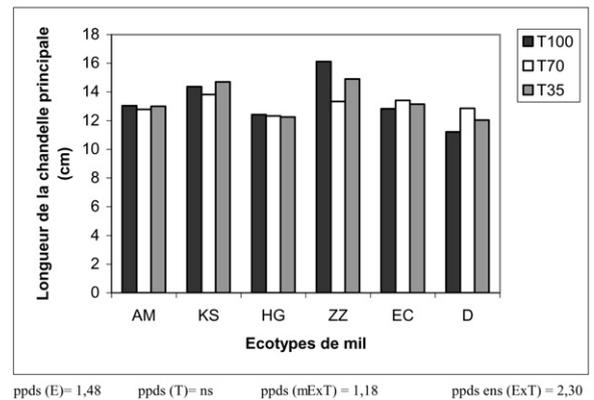


Fig. 5. Variation de la longueur de la chandelle principale en fonction du traitement hydrique appliqué et des écotypes de mil.

foliaire du mil a été signalée par plusieurs travaux [33–39]. Elle serait due à un ralentissement de la division et de l'expansion cellulaire [40].

3.2.2. Effet du stress hydrique sur les composantes de rendement

Effet sur la longueur de la chandelle principale (LOC). La variable LOC présente un effet génotypique significatif et permet de classer les écotypes en trois groupes (Fig. 5) :

- les chandelles principales 1 de ZZ et KS mesurent plus de 14 cm ;
- EC et AM donnent des chandelles d'une longueur moyenne de 13 cm ;
- HG et D présentent des chandelles d'environ 12 cm de longueur.

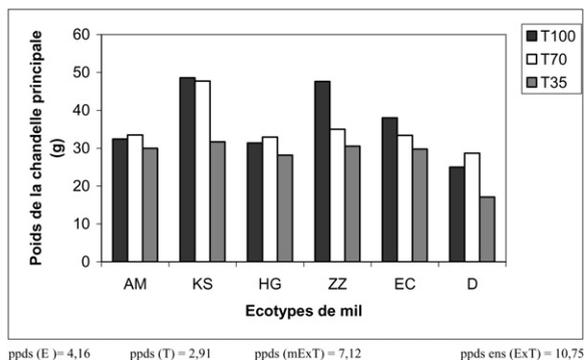


Fig. 6. Variation du poids de la chandelle principale en fonction du traitement hydrique appliqué et des écotypes de mil.

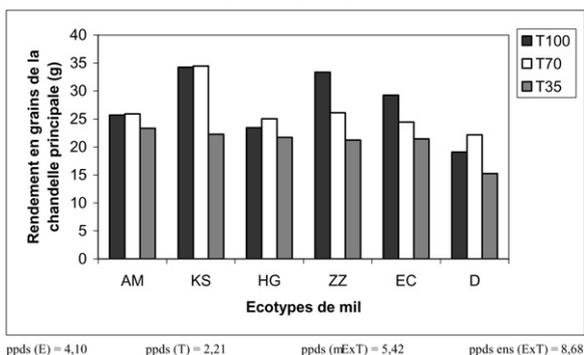


Fig. 7. Variation du rendement en grains de la chandelle principale en fonction du traitement hydrique appliqué et des écotypes de mil.

La contrainte hydrique n'a pas eu de conséquence notable sur cette composante de rendement.

3.2.3. Effet sur le poids de la chandelle principale (PCP)

Génétiquement et selon le poids de leur chandelle principale, les écotypes sont classés en quatre catégories. Par ordre décroissant, KS occupe de loin le premier rang, il est suivi par ZZ et EC ; puis viennent en troisième place AM et HG. L'écotype D occupe le dernier rang, avec une chandelle pesant la moitié de celle de KS.

Les résultats présentés sur la Fig. 6 montrent également que seule la dose très restrictive a agi défavorablement sur le poids des chandelles principales. La perte en poids est dans ce cas de 25%. De plus, les écotypes de mil les plus touchés par la sécheresse sont KS et ZZ (environ 35% de pertes).

3.2.4. Effet sur le rendement en grains de la chandelle principale (RGC)

Selon le rendement en grains de leur chandelle principale, les écotypes sont classés comme suit : KS avec en moyenne 30,5 g, ZZ avec 27 g, puis EC, AM et HG

Tableau 2

Corrélations entre les longueurs du coléoptile et de la racine et la hauteur finale de la plante

	Stress hydrique
Longueur du coléoptile	0,61**
Longueur de la racine	0,48*

* = significatif,
** = hautement significatif.

avec des rendements variant entre 23,5 et 25 g, et finalement D, avec seulement 18,5 g.

Comme pour le poids de la chandelle principale, le rendement en grains de ces mêmes chandelles est diminué seulement en présence du traitement sévère (la diminution est de 25%) ; ce sont les écotypes KS et ZZ qui ont été les plus touchés (Fig. 7).

3.2.5. Corrélations entre stade de germination et stade adulte

Nous avons cherché à mettre en évidence si certains paramètres mesurés au stade adulte seraient en relation avec le stade de germination. En effet, certains auteurs [41–43] ont trouvé que la longueur du coléoptile et de la racine est liée à la taille finale du plant de mil. Ainsi, d'après ces auteurs, la haute stature est liée à un long coléoptile, alors qu'un court coléoptile est caractéristique d'une population naine ou à courte paille. De plus, les écotypes à long coléoptile donneraient ultérieurement des chandelles longues et productives.

Le Tableau 2 résumant les corrélations trouvées montre que la hauteur de la tige est corrélée positivement à la longueur du coléoptile et, à un degré moindre, à celle de la racine en présence de stress hydrique ; autrement dit, plus un coléoptile et une racine sont développés sous contrainte hydrique, plus la stature est importante.

Lors de l'étude de la germination, nous avons trouvé que ce sont les écotypes KS et ZZ qui présentaient les coléoptiles les plus longs. À maturité, ce sont ces deux écotypes qui ont présenté les hauteurs les plus importantes (> 2 m).

Ce genre de corrélation est important à établir, car il peut constituer un test précoce de sélection pour le choix d'écotypes de mil à développer dans les programmes d'amélioration. D'ailleurs, de nombreux programmes de recherche basés sur les critères de sélection précoce au stress hydrique sont basés sur les caractéristiques de la germination, essentiellement la longueur du coléoptile [44].

3.2.6. Conclusion

Nos résultats relatifs aux essais en plein champ ont montré que l'application d'une contrainte hydrique mo-

dérée n'a pas affecté les caractéristiques propres à la chandelle principale. Ce résultat est corroboré par Yazari et al. [45] et Crépin et al. [46]. Au contraire, un effet bénéfique de ce traitement a été parfois observé chez le mil comme chez d'autres cultures [47,48]. En revanche, le traitement hydrique sévère a pénalisé les composantes de rendement. En effet, les chandelles sont devenues effilées, moins compactes et moins garnies, plus légères, et leur rendement en grains a diminué.

Les chandelles principales semblent être les seules qui contribuent significativement au rendement final [36]. Elles sont si importantes qu'elles fournissent à elles seules souvent autant, et quelquefois plus de grains que l'ensemble du tallage secondaire [49]; donc toute modification les concernant se répercute sur le rendement final.

4. Conclusion générale

Notre travail a comporté deux volets : le premier a été réalisé au laboratoire et a permis de montrer qu'un léger déficit hydrique avait amélioré la faculté germinative de cette espèce et stimulé l'élongation radiculaire. Au contraire, lorsque la contrainte hydrique est sévère, la radicule paraît plus sensible que le coléoptile. Ce test au laboratoire a également montré la supériorité des écotypes originaires du Sud, ce qui montre l'importance de l'origine de la semence quant à la résistance à la sécheresse.

Le second volet a été réalisé au champ. Les résultats obtenus ont permis de noter que la croissance du mil ainsi que ses composantes de rendement ont été réduites lorsque l'irrigation était très déficitaire. En revanche, une sécheresse modérée n'a eu de conséquence notable, ni sur le développement, ni sur les composantes productives.

De plus, il a été remarqué des comportements différents des six écotypes de mil selon l'intensité du stress hydrique. Ainsi, la sécheresse sévère a provoqué une réduction de la hauteur des plantes pour les écotypes les plus vigoureux (KS et ZZ) et un rétrécissement des feuilles drapeaux pour les écotypes de vigueur moyenne à faible (EC, HG et D). De même, ce sont les écotypes les plus productifs (KS et ZZ) qui ont été les plus pénalisés par la contrainte hydrique.

Nous avons également pu établir des corrélations importantes, qui montrent que la longueur du coléoptile et de la radicule sont liées à la taille finale du plant de mil. Tout ceci montre que l'étude de la germination est un outil scientifique nécessaire, qui peut avoir des répercussions agronomiques pratiques et exploitables. En effet, certains paramètres mesurés au stade adulte se-

raient en relation avec le stade germination. C'est selon le mode d'irrigation déployé que le choix des semences à employer doit être décidé. Ainsi, et en cas d'irrigation déficitaire, le recours à des écotypes de mil à coléoptile vigoureux est-il à conseiller. Dans la pratique et indépendamment de la germination, c'est la levée de la jeune plante de mil qui intéresse le plus l'agriculteur. Plus celle-ci est vigoureuse, plus elle supporte les risques du déficit hydrique à ce stade, et mieux elle s'acclimate, ce qui lui permet de mieux résister aux stress hydriques survenant après l'épiaison-floraison.

Références

- [1] Y. Waisel, *Biology of Halophytes*, Academic Press, New York, 1972 (420 p.).
- [2] J.L. Fowler, Interaction of salinity and temperature on the germination of Crome, *Agron. J.* 83 (1992) 169–172.
- [3] N. Misra, U.N. Dwivedi, Genotypic difference in salinity tolerance of green gram cultivars, *Plant Sci.* 166 (2004) 1135–1142.
- [4] G. Tremblin, P. Binet, Installation d'*Halopeplis amplexicaulis* (vahl) ung. dans une Sebkhia algérienne, *Oecol. Plant.* 3 (1982) 373–379.
- [5] G. Tremblin, P. Binet, Halophilie et résistance au sel chez *Halopeplis amplexicaulis* (vahl) ung., *Oecol. Plant.* 5 (1984) 291–293.
- [6] L. Van den Berg, Y.J. Zeng, Response of South African indigenous grass species to drought stress induced by polyethylene glycol (PEG) 6000, *S. Afr. J. Bot.* 72 (2006) 284–286.
- [7] T. Winkel, F. Do, Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. à la sécheresse, *Agr. Trop.* 46 (1992) 330–351.
- [8] T. Winkel, J.N. Renno, W. Payne, Effect of the timing of water deficit on growth, phenology and yield of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) grown in Sahelian conditions, *J. Exp. Bot.* 48 (1997) 1001–1009.
- [9] G. Bezançon, J.F. Renno, K.A. Kumar, Le mil, in : S. Hamon (Ed.), *L'amélioration des plantes tropicales*, Paris, Cirad, Orstom, 1997, pp. 457–482.
- [10] J. Gautreau, Recherches variétales sur la résistance de l'arachide à la sécheresse, *Oleagi* 21 (7) (1966) 441–447.
- [11] P.M. Saint-Clair, Germination of *Sorghum bicolor* (L.) Moench under PEG-induced stress, *Can. J. Plant Sci.* 56 (1976) 21–24.
- [12] P.M. Saint-Clair, La germination du Mil exposé à la contrainte hydrique développée par le PEG. Comparaison avec le sorgho grain, *Agr. Trop.* 22 (1980) 178–182.
- [13] M. Van Den Abeele, R. Vandepuut, in : *Les principales cultures du Congo belge*, ministère des Colonies, Bruxelles, 1956, pp. 179–183.
- [14] M. Gaudy, in : *Manuel d'agriculture tropicale*, La maison rustique, Paris, 1957, pp. 139–140.
- [15] R.O. White, J.P. Cooper, in : *Les graminées en agriculture*, FAO, Rome, 1959, pp. 418–419.
- [16] J.H. Martin, W.H. Leonard, in : *Principles of Field Crop Production*, second ed., The MacMillan Co., New York, 1967, pp. 526–528.
- [17] N. Money, Osmotic pressure of aqueous polyethylene glycols relationship between molecular weight and vapour pressure deficit, *Plant Physiol.* 91 (1989) 766–769.

- [18] J. Damagnez, C. Riou, O. De Villèle, S. El Amami, Problèmes d'évaporation potentielle en Tunisie, *Ann. INRAT* 35 (1962) 161–184.
- [19] O. De Villèle, Cinq années d'expérience sur les besoins en eau des cultures, doc. tech. INRAT, 11, 1965, pp. 1–54.
- [20] M. Grouzis, E. Legrand, F. Pale, Aspects écophysiologicals de la germination des semences sahéliennes. Adaptation aux conditions d'aridité, in : Colloque sur les végétaux en milieu aride, Jerba, Tunisie, 8–10 septembre 1986, pp. 534–552.
- [21] T.W. Hegarty, H.A. Ross, Differential sensitivity to moisture stress of seed germination and seedling radicle growth in calabrese (*Brassica oleracea* var. *italica*) and cress (*Lepidium sativum*), *Ann. Bot.* 42 (1978) 1003–1005.
- [22] M.S. Manohar, Effect of osmotic systems on germination of peas, *Planta* 71 (1966) 81–86.
- [23] M. Chojnowski, F. Corbineau, D. Côme, Physiological and biochemical changes induced in sunflower seeds by osmopriming and subsequent drying, storage and aging, *Seed Sci. Technol.* 7 (1977) 323–331.
- [24] O.K.J. Yeon, K. JongCheol, C. Jeoung Lai, Effects of seed priming on carrot, lettuce, onion and Welsh onion seeds as affected by germination and temperature, *Korean J. Hort. Sci. Technol.* 18 (2000) 321–326.
- [25] W.G. Pill, A.D. Necker, The effects of seed treatments on germination and establishment of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.), *Seed Sci. Technol.* 29 (2001) 65–72.
- [26] M. Ashraf, A. Kausar, M.Y. Asraf, Alleviation of salt stress in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. through seed treatment, *Agronomy* 23 (2003) 227–234.
- [27] A. Millequant, Contribution à la connaissance des réactions morphologiques, physiologiques et biochimiques de jeunes plants de deux hybrides de maïs soumis à une contrainte hydrique modérée et momentanée, thèse, DDI, INAPG, 1980 (150 p.).
- [28] H.M. El-Sharkawi, I. Springuel, Germination of same crop plant seeds under salinity stress, *Seed Sci. Technol.* 7 (1979) 27–37.
- [29] T.W. Hegarty, H.A. Ross, Differential sensitivity to moisture stress of seed germination and seedling radicle growth in calabrese (*Brassica oleracea* var. *italica*) and cress (*Lepidium sativum*), *Ann. Bot.* 42 (1978) 1003–1005.
- [30] T.E. Fraser, W.K. Silk, T.L. Rost, Effect of low water potential on cortical cell length in growing region of maize roots, *Plant Physiol.* 93 (1990) 648–651.
- [31] N. Vartanian, Particularités adaptatives de la moutarde blanche (*Sinapsis alba* L.) à la sécheresse, in : Réponses des plantes aux facteurs climatiques, Actes coll. Uppsala, Unesco, 1973.
- [32] O.S. Daouda, R. Emmanuel, P. Marini, Rôle du système racinaire dans la résistance à la sécheresse chez le mil : analyse de la rhizogenèse post-florale, in : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : Potentialités et contraintes pour l'amélioration et la culture, collection Colloques et Séminaires, Éd. Orstom, 1993, pp. 205–215.
- [33] A. Saint-Guily, Étude comparative des effets d'une contrainte hydrique progressive sur les paramètres hydriques de trois variétés de Mil (*P. americanum* L.), DEA de physiologie végétale appliquée, université Pierre-et-Marie-Curie, Paris-6, 1985 (95 p.).
- [34] F. Do, O.S. Daouda, P. Marini, Étude des mécanismes de résistance du mil à la sécheresse, *Revue du réseau pour l'amélioration de la production agricole en milieu aride* 1 (1989) 57–74.
- [35] J.L. Nunes De Pinho, Étude comparée des mécanismes physiologiques de la résistance à la sécheresse de cultivars de mil (*Pennisetum americanum* L.) et de sorgho *Sorghum bicolor* (L.) Moench. sensibles ou résistants, thèse, université Paris-7, 1992 (180 p.).
- [36] F. Do, T. Winkel, Morpho-physiologie de la résistance à la sécheresse, in : S. Hamon (Ed.), Le Mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologie : potentialités et contraintes pour l'amélioration et la culture, Orstom, 1993, pp. 187–204.
- [37] T. Winkel, W. Payne, J.F. Renno, Ontogeny modifies the effects of water stress on stomata control, leaf area duration and biomass partitioning of *P. glaucum*, *New Phytol.* 149 (2001) 71–82.
- [38] S. Golombek, E. Al Rammah, Drought tolerance mechanisms of pearl millet, in: Challenges to Organic Farming and Sustainable Land Use in the Tropics and Subtropics, Deutscher Tropentag, Witzhausen, Allemagne, 9–11 octobre 2002, pp. 312–325.
- [39] K.O. Oluwasemire, C.J. Stiger, J.J. Owanubi, S.S. Jagtap, Seasonal water use and water productivity of millet-based cropping systems in the Nigerian Sudan Savanna near Kano, *Agric. Water Manage.* 56 (2002) 207–227.
- [40] R.E. Sharp, W.J. Davies, Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water, in: H.G. Jones, T.J. Flowers, M.B. Jones (Eds.), Plants under stress, Biochemistry, Physiology and Ecology and their Application to Plant Improvement, in: Society for Experimental Biology Seminar Series, vol. 39, Cambridge University Press, 1989, pp. 71–79.
- [41] L.R.F. M'ragwa, J.C.F. Watson, L.M. Gourley, Selection response for seedling root length and coleoptyle length in pearl millet, *Crop. Sci.* 35 (1995) 1032–1036.
- [42] A.D.H. Totok, T.K. Shon, T. Yoshida, Selection for low temperature germination of pearl millet (*P. typhoideum* Rich.), *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.* 41 (1997) 141–149.
- [43] A.D.H. Totok, T.K. Shon, T. Yoshida, Genetic gain and heritability of seedling characters selected at low temperature in pearl millet (*P. typhoideum* Rich.), *Jpn J. Crop. Sci.* 41 (1998) 1–9.
- [44] R.A. Richards, A.G. Condon, G.J. Rebetzke, Traits to improve yield in dry environments, in: Applied Physiology in Wheat Breed, 2002, pp. 88–100.
- [45] A. Yazar, T.A. Howell, D.A. Dusek, K.S. Copeland, Evaluation of crop water stress index for LEPA irrigated corn, *Irrig. Sci.* 18 (1999) 171–180.
- [46] B.P. Crépin, A.A. Désiré, G.D. Bernard, Interaction eau d'irrigation-variétés de canne à sucre en conditions de rationnement hydrique, *Cah. Agric.* 10 (4) (2001) 243–253.
- [47] M.J. Guttieri, J.C. Stark, K. O'Brien, E. Souza, Relative sensitivity of Spring wheat grain. Yield and quality parameters to moisture deficit, *Crop Sci.* 41 (2001) 327–335.
- [48] R. Cakir, Effect of water stress at different development stages on vegetative and reproductive growth of corn, *Field Crops Res.* 89 (2004) 1–16.
- [49] C. Lambert, Influence de la précocité sur le développement du mil en conditions naturelles. II. Élaboration du rendement, *Agric. Trop.* 38 (1) (1983) 17–25.