

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR



ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE DE SANTE ET DE
L'ENVIRONNEMENT

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

Année : 2019

N° d'ordre : 201924

THESE DE DOCTORAT UNIQUE

Mention : Biologie, Physiologie et Pathologie Végétales

Spécialité : Biotechnologies Végétales et Microbiennes et amélioration des plantes

**Mise au point d'un modèle d'estimation de la densité de longueur racinaire
du mil (*Pennisetum glaucum* (L) R Br) au champ pour évaluer la réponse du
système racinaire aux stress environnementaux**

Présenté par : **FAYE Awa**

Soutenue le 12/10/2019 devant le jury composé de :

| | | |
|-----------------------------|--------------------------|------------------------------|
| Président : | M. Kandoura NOBA | Professeur Titulaire, UCAD |
| Rapporteurs : | M. Diégane DIOUF | Professeur Titulaire, USSEIN |
| | M. Mame Samba MBAYE | Maitre de Conférences, UCAD |
| | Mme Maimouna SY NDIR | Maitre de Conférences, UCAD |
| Examineurs : | M. Bassirou SINE | Chargé de Recherches, ISRA |
| | M. Abdala Gamby DIEDHIOU | Maitre de Conférences, UCAD |
| | M. Aboubacry KANE | Maitre de Conférences, UACD |
| | M. Laurent LAPLAZE | Directeur de Recherches, IRD |
| Directeur de Thèse : | M. Aboubacry KANE | Maitre de Conférences, UCAD |
| Co-Directeur : | M. Laurent LAPLAZE | Directeur de Recherches, IRD |

THESE DE DOCTORAT, Spécialité : Biotechnologies Végétales et Microbiennes et amélioration des plantes

Nom et prénom de la candidate : FAYE Awa

Titre de la thèse : Mise au point d'un modèle d'estimation de la densité de longueur racinaire du mil (*Pennisetum glaucum* (L) R Br) au champ pour évaluer la réponse du système racinaire aux stress environnementaux

Date et lieu de soutenance : le 12/10/2019, UCAD, Dakar, Sénégal

Résumé :

Le mil (*Pennisetum glaucum* (L) R Br) est capable de résister à des climats secs et chauds et joue un rôle important pour la sécurité alimentaire dans les zones arides et semi-arides d'Afrique et d'Inde. En Afrique de l'Ouest, le mil occupe la 3^{ème} place parmi les céréales les plus produites et constitue l'alimentation de base de près de cinquante millions d'habitants du Sahel (Saïdou *et al.*, 2009). Cependant, la faible fertilité du sol et la sécheresse constituent les principaux facteurs qui limitent le rendement du mil. Le système racinaire, zone d'acquisition de l'eau et des éléments nutritifs, devrait être l'une des cibles des programmes de sélection végétale pour faire face à ces contraintes. Une meilleure connaissance des caractéristiques des systèmes racinaires dans les conditions du sol est donc nécessaire, d'où l'objectif général de la présente étude.

Dans cette étude, afin de faciliter l'étude du système racinaire du mil en conditions réelles, la méthode de phénotypage de Chopart (1989) a été adoptée pour mettre au point un modèle d'estimation de la densité de longueur racinaire (RLD) des plants de mil à partir des densités d'impacts racinaires (RID) comptées sur des profils de sol. Ce modèle a ensuite été utilisé pour étudier la réponse du système racinaire du mil aux stress environnementaux tel que la sécheresse et les pratiques culturales (fertilisation et densité de semis). Les résultats montrent que l'orientation des racines dans le sol est un paramètre important pour améliorer la relation entre les RID et le RLD. Cette orientation dépend notamment de la profondeur du sol et diffère entre les racines grosses (plus anisotropes avec la profondeur) et les racines fines (isotropes à toutes les profondeurs du sol). Nos résultats montrent également que le mil réoriente sa croissance racinaire vers les couches plus profondes du sol qui retiennent plus d'eau dans des conditions de stress hydrique.

L'évaluation de la réponse du système racinaire du mil à la fertilisation et à la densité de semis a permis de montrer que ces deux facteurs ont un impact sur la croissance racinaire du mil. Dans l'ensemble, ce modèle ouvre la voie à la caractérisation de l'impact des facteurs expérimentaux et environnementaux sur le développement du système racinaire du mil et donc au développement de variétés et de pratiques culturales favorisant la tolérance à la sécheresse et à la faible fertilité des sols.

Mots clés : mil, système racinaire, phénotypage, modèle, densité de longueur racinaire

PhD, Specialty: Plant and Microbial Biotechnology and Plant Breeding

PhD candidate: FAYE Awa

Thesis title: Development of a model estimating the root length density of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L) R Br) in field conditions to assess the response of the root system to environmental stresses

Defense date and place: 12/10/2019, UCAD, Dakar, Senegal

Abstract:

Pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L) R Br) is able to withstand dry and hot climates and plays an important role for food security in arid and semi-arid areas of Africa and India. In West Africa, millet ranks third among the most widely produced cereals and is the staple food of nearly fifty million people in the Sahel (Saïdou *et al.*, 2009). However, low soil fertility and drought are the main factors limiting pearl millet yield. The root system, where water and nutrients are acquired, should be one of the targets of plant breeding programs to address these constraints. A better knowledge of the characteristics of root systems under soil conditions is therefore necessary, hence the purpose of this study.

In this study, in order to facilitate the study of pearl millet root system under real conditions, the Chopart (1989) phenotyping method was adopted to develop a model to estimate root length density (RLD) of pearl millet plants from root intersection densities (RID) based on soil profiles. This model was then used to study the response of pearl millet root system to environmental stresses such as drought and cropping practices (fertilization and seeding rate). Our result show that root orientation as an important parameter to improve the relationship between RIDs and RLD. This orientation depends in particular on soil depth and differs between thick roots (more anisotropic with depth) and fine roots (isotropic at all depths of the soil). We also show that pearl millet redirects its root growth to deeper layers of soil that retain more water under drought stress conditions.

The evaluation of the response of pearl millet root system to fertilization and planting density showed that these two factors have an impact on pearl millet root growth. Overall, this model paves the way for the characterization of the impact of cultivation practices and environmental factors on the development of pearl millet root system and thus for the development of varieties and cultural practices that promote tolerance to drought and low soil fertility.

Keywords: Pearl millet, root system, phenotyping, model, root length density

DEDICACES

A ma regrettée belle-mère Ndèye Maguette Dièye, qu'Allah l'accueille dans son paradis céleste !!!

A ma mère Diariétou DIENG pour ses prières et encouragements,

A mon père Babacar FAYE, ma source d'inspiration et de motivation,

A mon mari El. Malick FALL et à notre fille Ndèye Maguette FALL pour leur amour et les sacrifices consentis durant ce travail,

A mes frères et sœurs pour leurs conseils et encouragements.

Que le tout puissant soit notre guide et protecteur. Amen !

REMERCIEMENTS

Ce travail est le fruit d'une collaboration entre différentes structures dont le Laboratoire mixte international Adaptation des Plantes et microorganismes associés aux Stress Environnementaux (LMI-LAPSE), Dakar, Sénégal, le Laboratoire Commun de Microbiologie IRD/ISRA/UCAD (LCM), l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), le Centre d'Etude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse de l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (CERAAS), Thiès, Sénégal, le Département de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences et Techniques de l'UCAD et le Department of Agronomy, Kansas State University, Manhattan, Kansas, USA.

Ce travail de thèse a été réalisé grâce au soutien financier du programme Feed The Future à travers le projet SIIL (Sustainable Intensification Innovation Lab) de l'USAID (United States Agency for International Development).

A ce titre, je tiens à remercier toutes les institutions et laboratoires qui ont permis la réalisation de ce travail. Je voudrais également remercier toutes les personnes qui ont contribué d'une manière ou d'une autre à ce travail.

*Je voudrais tout d'abord remercier **Dr Saliou Fall**, Directeur du LCM pour m'avoir accueillie chaleureusement au sein du Laboratoire Commun de Microbiologie (LCM, Dakar). Mes remerciements vont également à l'endroit de tout le personnel du laboratoire.*

*J'exprime mes profonds remerciements à mon directeur de thèse **Dr Aboubacry KANE**, Maitre de Conférences à l'UCAD, qui nous a fait l'honneur d'accepter de diriger ce travail. Ses observations, corrections et suggestions ont été déterminantes lors de la rédaction de ce document.*

*Je tiens à témoigner toute ma reconnaissance et mes remerciements les plus sincères à mon responsable de thèse **Dr Laurent LAPLAZE**, Directeur de Recherche à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), qui n'a ménagé aucun effort pour me mettre dans les meilleures conditions de travail. Merci pour votre patience, votre confiance, votre grande disponibilité, et surtout vos conseils judicieux, qui ont contribué à alimenter ma réflexion tout au long de ce travail.*

*Je tiens spécialement à remercier **Dr Jean-Louis CHOPART**, ancien chercheur du CIRAD, qui malgré son âge et ses nombreuses sollicitations, a apporté à ce travail sa précieuse touche d'expérience. Merci pour avoir eu la patience de répondre à mes innombrables questions. Vos conseils et enseignements ont contribué fortement à la réalisation de ce travail.*

*Je remercie également très cordialement **Dr Bassirou SINE** pour les nombreuses discussions que nous avons eues et qui m'ont été d'une aide précieuse. Merci pour votre grande disponibilité. Qu'il veuille trouver, en ces termes, toute ma reconnaissance et ma gratitude.*

*Mes remerciements vont également à l'endroit du **Dr Abdala Gamby DIEFHIOU** pour sa disponibilité et ses nombreuses contributions pour la réalisation de ce travail. Merci également d'avoir accepté de juger ce travail.*

*Ma gratitude va aussi à l'endroit de **Dr Alain Audebert**, Chercheur du CIRAD pour sa précieuse contribution dans la réalisation de ce travail.*

*J'exprime toute ma gratitude au **Pr Kandoura NOBA** pour avoir accepté de juger ce travail et de présider ce jury. Merci pour votre disponibilité.*

*Je tiens également à remercier le **Pr Diégane DIOUF**, le **Pr Mame Samba MBAYE**, et le **Pr Maimouna SY NDIR** pour avoir accepté d'évaluer mon manuscrit de thèse. Merci également pour votre disponibilité.*

*Merci aux membres de l'équipe CERES qui m'ont accompagnée et soutenue tout au long de ce travail, en l'occurrence **Dr Mikael LUCAS** et **Dr Alexandre GRONDIN** qui ont beaucoup contribué à la réalisation de ce travail.*

Je tiens également à témoigner toute ma reconnaissance aux personnes suivantes :

- ***M. Mouhamadou DIALLO**, responsable du master « Bioinformatique-Biomathématiques », pour son soutien moral et ses encouragements. L'enseignement de qualité dispensé par le Master « Bioinformatique-Biomathématiques » a également su nourrir mes réflexions et a représenté une profonde satisfaction intellectuelle, merci donc à vous et à l'ensemble du corps professoral.*
- ***Dr Mariama NGOM**, **Dr Fatou DIOUF**, **Dr Fatoumata FALL**, **Dr Niokhor BAKHOUM**, **Diariétou Niang**, **Marie T. MOFINI**, **Seynabou DIOP** et **Fatou TINE**. Votre soutien moral et intellectuel et votre disponibilité m'ont été d'une grande aide tout au long de ce travail.*
- *A tous les **chercheurs**, tous les **jeunes docteurs**, **doctorants** et **étudiants en Master** ainsi qu'à tout le **personnel** du LCM, CERAAS, CNRA, trop nombreux pour les citer. Un grand merci pour la bonne ambiance et les bons moments passés ensemble.*
- *Aux **techniciens** du CNRA de Bambey à l'occurrence **M. Pape NDIAYE**, **M. Moussa FATY**, **M. Romiel BADJI**, de mes compagnons de travail (**M. Pape GAYE**, **Mlle Bousso FALL**, **M. Ndongo FALL** et **M. Sidy KA**), merci à vous d'avoir assuré le bon déroulement des essais au champ sous le chaud soleil de Bambey.*
- *A tous les **professeurs** qui ont participé à ma formation.*
- *A tous mes **amis** et **promotionnaires**, qui ont toujours été là pour moi. Leur soutien inconditionnel et leurs encouragements ont été d'une grande aide.*
- *A ma belle-famille **FALL** depuis Saint Louis pour leur soutien inconditionnel, leurs encouragements et surtout leur compréhension.*
- *Je ne saurai terminer sans remercier **mes parents** pour leur soutien constant et leurs encouragements. Qu'ils trouvent, dans la réalisation de ce travail, l'aboutissement de leurs efforts ainsi que l'expression de ma plus affectueuse gratitude. A **mon mari** à qui je ne cesse de témoigner mon affection et ma reconnaissance pour son soutien aussi bien moral qu'intellectuel. A mes **frères et sœurs** pour leurs encouragements. Que le Tout Puissant veille sur vous.*

Enfin, à tous ces intervenants, je présente mes remerciements, ma considération et ma gratitude !

ACCRONYMES, SIGLES ET ABBREVIATIONS

FAO : Food and Agriculture Organisation

ICRISAT : Institut international de recherche sur les cultures des zones tropicales

UCAD : Université Cheikh Anta Diop de Dakar

IRD : Institut de Recherche pour le Développement

ISRA : Institut Sénégalais de Recherches Agricoles

CERAAS : Centre d'étude régionale pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse

CNRA : Centre National de Recherches Agronomiques

LCM : Laboratoire Commun de Microbiologie

JAS : Jour Après Semis

RLD : Root Length Density (densité de longueur racinaire)

RID : Root Intersection Density (Densité d'intersections racinaires)

NI: Nombre d'Impacts racinaires

LR : Longueur totale du système racinaire

TE : Taux d'Exploration racinaire

PER : Coefficient d'Efficacité protéique

mèq : milliéquivalent

m.m⁻³ : mètre par mètre cube

N : Azote

P : Phosphore

NE: Nash coefficient Efficiency

NRMSE: Normalized Root Mean Square Error

MB: Mean Bias

d: Index of Agreement

CE: Coefficient Experimental

RH: Régime Hydrique

STR: condition de stress hydrique

ETM : condition témoins

Rdt : Rendement en grains

BA : Biomasse Aérienne

PMG : Poids Mille Grains

PG : Poids Grains

PE : Poids Epis

IR : Indice de Récolte

HSE : Hauteur sol Sommet Epis

DSF : Durée Semis Floraison

NTP : Nombre de Talles Productives

TC : Teneur en Chlorophylle

ISV : Indice de Sensibilité Variétale

S : Indice de sensibilité au stress

Cv : Coefficient de Variation

g : gramme

kg : kilogramme

pH : potentiel hydrogène

LISTE DES FIGURES

| | |
|---|----|
| Figure 1: Les différentes phases de développement du mil pénicillaire (<i>Pennisetum glaucum</i>) | 8 |
| Figure 2: Système racinaire du mil dans les premiers jours de la vie de la plante | 17 |
| Figure 3: Données climatiques de l'essai de calibration (2016) et de validation (2017) du modèle | 32 |
| Figure 4: Schéma typique d'une parcelle élémentaire avec indication de ses différentes composantes | 33 |
| Figure 5: Méthode de comptage de la densité des impacts racinaires (RID) utilisée pour la modélisation de la densité de longueur racinaire (RLD) | 35 |
| Figure 6: Caractéristiques des différentes variétés utilisées pour la calibration du modèle | 41 |
| Figure 7: Modèle empirique..... | 42 |
| Figure 8: Elaboration de modèles géométriques (toutes les racines du mil: fines et grosses)..... | 44 |
| Figure 9: Test du modèle empirique de toutes les racines du mil avec toutes les variétés ensembles | 47 |
| Figure 10: Test du modèle géométrique de toutes les racines du mil..... | 48 |
| Figure 11: Test du modèle géométrique des racines fines ($d < 1$ mm)..... | 50 |
| Figure 12: Test du modèle géométrique des racines grosses ($d > 1$ mm)..... | 51 |
| Figure 13: Répartition décadaire des précipitations et de l'irrigation et taux de satisfaction des besoins en eau des cultures | 59 |
| Figure 14: Dispositif expérimental de l'essai | 60 |
| Figure 15: Observations racinaires sur profils de sol à 30 cm et à 10 cm du poquet à l'aide d'une grille de 5 cm de maille..... | 62 |
| Figure 16: Evolution de la fraction d'eau transpirable du sol dans les conditions non stressées et de stress hydrique..... | 64 |
| Figure 17: Variation de la réponse des paramètres agro-morphologiques et physiologiques du mil au stress hydrique..... | 67 |
| Figure 18: Impact du stress hydrique sur la distribution de la RLD suivant la profondeur du sol chez les géotypes de mil étudiés..... | 70 |
| Figure 19: Visualisation 2D de l'impact du stress hydrique sur la distribution racinaire moyenne dans les profils de sol..... | 71 |
| Figure 20: Effet du stress hydrique sur la longueur totale des racines des géotypes SL28 et LCICMB1 | 72 |
| Figure 21: Dispositif expérimental | 79 |
| Figure 22: Variation de la RLD du mil en fonction des conditions de culture | 82 |

| | |
|--|----|
| Figure 23: Effet de la fertilisation et de la densité de semis sur la LR | 83 |
| Figure 24: Effet de la fertilisation et de la densité de semis sur al LR par m2 selon la profondeur du sol..... | 84 |
| Figure 25: Variation du TE en fonction de la fertilisation et de la densité de semis | 85 |

LISTE DES TABLEAUX

| | |
|--|----|
| Tableau 1: Durée des phases de développement du mil à cycle long et à cycle court..... | 8 |
| Tableau 2: Vue d'ensembles des techniques de phénotypage racinaire existantes..... | 24 |
| Tableau 3: Caractéristiques des variétés de mil utilisées dans cette étude. | 31 |
| Tableau 4: Variation de l'indice d'orientation racinaire du mil suivant les facteurs environnementaux. | 43 |
| Tableau 5: Analyses de la validation des modèles | 46 |
| Tableau 6: Comparaison de la prédiction de RLD (valeurs extrêmes) des deux modèles empirique et géométrique..... | 49 |
| Tableau 7: Caractéristiques des variétés de mil utilisées..... | 57 |
| Tableau 8: Caractéristiques du sol du site d'étude (sole D1 CERAAS) | 58 |
| Tableau 9: Résultats de l'analyse bidirectionnelle de la variance de l'effet du stress hydrique sur les paramètres agromorphologiques et physiologiques des trois variétés de mil testées. | 65 |
| Tableau 10: Variation des paramètres agromorphologiques et physiologiques mesurés sous conditions contrôlées (ETM) et stressées (STR) des trois génotypes de mil..... | 66 |
| Tableau 11: Indices moyens de sensibilité au stress hydrique (S%) des paramètres agromorphologiques et physiologiques des génotypes testés. | 68 |
| Tableau 12: Indice de sensibilité variétal au stress hydrique (ISV). | 68 |
| Tableau 13: Indices moyens de sensibilité au stress hydrique (S%) des paramètres racinaires des génotypes SL28 et LCICMB1..... | 72 |
| Tableau 14: Corrélations entre les moyennes des paramètres de rendement et des paramètres racinaires mesurés sous condition de stress hydrique..... | 73 |
| Tableau 15: Caractéristiques du sol du site d'étude..... | 78 |

LISTE DES EQUATIONS

| | |
|--|----|
| Equation 1: Indice d'anisotropie des racines(<i>Eq1</i>) | 37 |
| Equation 2: Indice d'orientation préférentielle des racines(<i>Eq2</i>) | 38 |
| Equation 3: Modèle de calcul de RLD suivant les valeurs de Pv (<i>Eq3c</i>)..... | 38 |
| Equation 4: Modèle global(<i>Eq4</i>) | 38 |
| Equation 5: Coefficient d'efficacité de Nash(<i>Eq5</i>) | 39 |
| Equation 6: l'erreur quadratique moyenne normalisée(<i>Eq6</i>) | 39 |
| Equation 7: L'erreur moyenne du biais(<i>Eq7</i>)..... | 39 |
| Equation 8: Index of agreement (l'indice d'accord) (<i>Eq8</i>)..... | 40 |
| Equation 9: Modèle empirique pour toutes les racines du mil (tout le système racinaire) : | 45 |
| Equation 10: Modèle géométrique pour toutes les racines :..... | 45 |
| Equation 11: Modèle géométrique des racines fines :..... | 45 |
| Equation 12: Modèle géométrique des racines grosses :..... | 45 |
| Equation 13: Longueur totale du système racinaire par m ² :..... | 80 |
| Equation 14: Longueur totale du système racinaire par plante. | 80 |
| Equation 15: Distance moyenne entre les racines: | 80 |
| Equation 16: Taux d'exploration racinaire: | 80 |

LISTE DES PHOTOS

- Photo 1:** Photo d'un champ de mil pénicillaire (*Pennisetum glaucum*). (Source : Wikipédia) 6
- Photo 2:** Comptage des impacts racinaires sur les trois faces des cubes de sol. 36

TABLE DES MATIERES

| | |
|---|-----------|
| INTRODUCTION GÉNÉRALE | 1 |
| CHAPITRE 1 : SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE | 4 |
| I. Le mil..... | 4 |
| I .1. Origine et évolution du mil..... | 4 |
| I.2. Taxonomie et botanique du mil | 5 |
| I.3. Morphologie et développement du mil cultivé..... | 7 |
| I.4. Production et importance économique et enjeux..... | 9 |
| II. Principaux facteurs limitant la production du mil | 11 |
| II.1. Les facteurs abiotiques | 11 |
| II.2. Les facteurs biotiques..... | 13 |
| III. Le système racinaire..... | 14 |
| III.1. Les fonctions du système racinaire | 14 |
| III.2. Caractéristiques du système racinaire du mil..... | 16 |
| III.3. Effets des caractéristiques du sol sur l'enracinement | 18 |
| IV. Le phénotypage racinaire..... | 20 |
| IV.1. Les différentes stratégies de phénotypage racinaire et leur utilisation | 21 |
| IV.2. Les techniques de phénotypage racinaire au champ..... | 22 |
| CHAPITRE 2 : DEVELOPPEMENT ET VALIDATION D'UN MODELE D'ESTIMATION DE LA DENSITE DE LONGUEUR RACINAIRE DU MIL (<i>PENNISETUM GLAUCUM</i> (L.) R. BR.) A PARTIR DES IMPACTS RACINAIRES COMPTES SUR PROFILS DE SOL | 29 |
| I. Introduction..... | 29 |
| II .Matériels et méthodes..... | 30 |
| II.1. Matériel végétal..... | 30 |
| II.2. Conditions expérimentales | 31 |
| II.3. Dispositif expérimental : | 33 |
| II.4. Echantillonnage des racines mesurées <i>in situ</i> pour l'élaboration du modèle..... | 33 |
| II.5. Mesure des paramètres racinaires..... | 36 |
| II.6. Elaboration des modèles..... | 37 |
| II.7. Qualité des modèles obtenus | 38 |
| II.8. Analyses statistiques..... | 40 |
| III. Résultats | 40 |

| | |
|---|----|
| III.1. Développement d'un modèle d'estimation du RLD à partir du RID..... | 40 |
| III.2. Validation des modèles | 45 |
| III.2.2. Validation des modèles géométriques..... | 47 |
| IV. Discussion..... | 52 |
| V. Conclusion et perspectives | 54 |

CHAPITRE 3 : ÉTUDE DE L'IMPACT DU STRESS HYDRIQUE SUR L'ENRACINEMENT ET LES PARAMETRES AGROMORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DU MIL56

| | |
|---|----|
| I. Introduction..... | 56 |
| II. Matériels et Méthodes | 57 |
| II.1. Matériel végétal..... | 57 |
| II.2. Conditions expérimentales | 57 |
| II .3. Dispositif expérimental | 59 |
| II.4. Méthode d'échantillonnage | 60 |
| II.5. Analyses statistiques..... | 62 |
| III. Résultats | 63 |
| III.1. Evolution de la teneur en eau du sol | 63 |
| III .2. Impact du stress hydrique sur le développement du mil..... | 64 |
| III.3. Relation entre les caractéristiques racinaires et les composantes du rendement | 72 |
| IV. Discussion..... | 73 |
| V. Conclusion et perspectives..... | 76 |

CHAPITRE 4 : ÉTUDE DE L'IMPACT DE LA DENSITE DE SEMIS ET DE LA FERTILISATION SUR LE DEVELOPPEMENT RACINAIRE DU MIL77

| | |
|--|----|
| I. Introduction..... | 77 |
| II. Matériels et méthode | 78 |
| II.1. Matériel végétal..... | 78 |
| II.2. Conditions expérimentales | 78 |
| II.3. Dispositif expérimental | 79 |
| II.4. Mesures racinaires..... | 79 |
| II.5. Analyse statistique..... | 80 |
| III. Résultats | 81 |
| III.1. Effet la densité de longueur racinaire (RLD)..... | 81 |
| III.2. Effet sur la longueur du système racinaire du mil | 82 |
| III.3. Effet sur le taux d'exploration racinaire (TE)..... | 84 |

| | |
|--|------------|
| IV. Discussion..... | 86 |
| V. Conclusion et perspectives..... | 87 |
| DISCUSSION GENERALE..... | 88 |
| CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES | 93 |
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... | 93 |
| ANNEXES..... | 108 |
| Annexe 1 : Posters | 108 |
| Annexe 3 : Communication Orale | 110 |
| Annexe 4: Application Racine 2.2..... | 111 |
| Annexe 5 : Publication Scientifique..... | 112 |

Introduction générale

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Nourrir une population mondiale croissante estimée à plus de 10 milliards d'habitants en 2050 (FAO, 2017, HealthStats Population Estimates and Projection Database), exige des systèmes agricoles plus productifs et durables. Cela passe en partie par le développement de cultivars adaptés à des conditions météorologiques irrégulières et capables d'utiliser plus efficacement les ressources du sol.

Le mil (*Pennisetum glaucum* (L) R Br) est une céréale rustique, cultivée principalement dans des environnements marginaux des régions tropicales arides et semi-arides d'Afrique et d'Asie (Vadez *et al.*, 2012). Dans ces régions, le mil est cultivé sur des sols peu fertiles et dans des conditions limitées en eau (300-500 mm dans la majorité des cas) qui entraîneraient l'échec d'autres cultures céréalières comme le maïs ou le sorgho (Vadez *et al.*, 2012; Varshney *et al.*, 2017). Par conséquent, le mil constitue un élément central de la sécurité alimentaire des populations rurales pauvres dans ces zones arides. Cependant, malgré son adaptation reconnue à des environnements extrêmes, le rendement du mil reste faible du fait qu'il fait l'objet de peu d'efforts d'amélioration. Il devient donc nécessaire d'améliorer la productivité du mil pour pouvoir assurer la sécurité alimentaire dans ces écosystèmes fragiles et aux ressources limitées.

Le système racinaire du mil étant impliqué dans l'acquisition de l'eau et d'éléments nutritifs, il joue un rôle important dans son adaptation aux contraintes environnementales (Chopart, 1983; Daouda Ousmane *et al.*, 1993; Winkel et Do, 1992). Il est ainsi pertinent de s'intéresser à une meilleure compréhension de son développement et de son fonctionnement qui pourrait être utilisée dans les programmes de sélection variétale.

Actuellement, peu d'informations sont disponibles sur le système racinaire du mil et la plupart des études de sélection a été essentiellement orientée sur la partie aérienne de la plante pour la production de nourriture, de fourrage et de fibres (Do *et al.*, 1989.; Loumerem, 2004; Vietmeyer, 1996).

L'un des principaux facteurs qui empêchent l'inclusion des racines dans ces programmes est la difficulté d'obtenir les paramètres des systèmes racinaires dans les conditions du sol (Paez-Garcia *et al.*, 2015).

Une méthode de cartographie des impacts racinaires sur profil de sol (Böhm, 1976; Chopart, 1989), ouvre la voie pour contourner ce problème. Cette méthode permet une évaluation de la variabilité de l'enracinement dans le profil sans nécessiter de transport d'échantillons de sol et facilite l'accès à la densité de longueur racinaire (longueur racinaire par unité de volume de sol, RLD) un paramètre important pour estimer la capacité d'une plante à extraire l'eau et les éléments

minéraux du sol (Barley, 1970; Lynch, 1995; Smith, 2007) et pourrait constituer une cible importante dans les programmes de sélection végétale et permettre ainsi d'améliorer la production du mil.

Cette étude vise à contribuer à l'identification de traits racinaires du mil qui pourront permettre d'améliorer sa productivité malgré les contraintes auxquelles il fait face. Elle consiste tout d'abord à utiliser la méthode de cartographie des racines sur un profil de sol (densité d'impacts racinaires, RID) chez le mil cultivé au champ puis au développement d'un modèle mathématique permettant d'estimer la RLD chez le mil en utilisant la relation mathématique proposée par Van Noordwijk (1987). Ce modèle, validé, a ensuite été utilisé pour caractériser la réponse du système racinaire du mil aux variations des conditions environnementales.

Ainsi, l'impact de la sécheresse, qui constitue la principale contrainte à la production du mil en Afrique et en Asie (Govindaraj *et al.*, 2010; Yadav *et al.*, 2017a), sur le développement du système racinaire du mil cultivé au champ a été caractérisé. De plus, l'effet des pratiques culturales comme la fertilisation et la densité de semis sur la croissance racinaire du mil a aussi été étudié.

Ce manuscrit s'articule autour de quatre chapitres :

Le chapitre 1 est consacré à une synthèse bibliographique donnant l'état des connaissances sur le mil, son origine et son évolution, son importance économique et les facteurs qui limitent son développement, ainsi que son système racinaire et les différentes techniques de phénotypage racinaire existantes.

Le chapitre 2 décrit la mise au point et la validation de modèles d'estimation de la densité de longueur racinaire du mil au champ. Il s'agissait d'appliquer la méthode de phénotypage de la cartographie des impacts racinaires sur profil de sol sur le mil cultivé en plein champ et à partir de là, de développer une méthodologie robuste pour quantifier la RLD en plein champ.

Le chapitre 3 rapporte la caractérisation de l'impact du stress hydrique sur le développement du système racinaire du mil au champ. L'objectif de ce chapitre était d'analyser la réponse du système racinaire de trois variétés de mil à ports aériens contrastés en conditions de déficit hydrique survenu au stade végétatif de la plante. L'effet du stress hydrique sur le développement de la partie aérienne a aussi été évalué.

Et enfin, le chapitre 4 décrit l'impact de la fertilisation et la densité de semis sur la croissance racinaire du mil.

Le document se termine par une discussion générale de tous les résultats obtenus suivie de la conclusion et des perspectives à la présente étude.

Chapitre 1

Synthèse bibliographique

CHAPITRE 1 : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

I. Le mil

I.1. Origine et évolution du mil

L'histoire de l'origine et l'évolution du mil (*Pennisetum glaucum* [L.] R.Br.) a fait l'objet de plusieurs études. Différents centres de domestication du mil ont été décrits en Afrique, en Asie, au Moyen-Orient et en Amérique (Harlan, 1975). L'ancêtre sauvage du mil a été identifié comme étant *Pennisetum glaucum* ssp. *monodii*, une espèce largement présente dans toute la zone sahélienne en Afrique (Brunken, 1977; Harlan, 1975). Plusieurs auteurs se sont ensuite accordés à dire que la domestication du mil a eu lieu en Afrique (Harlan, 1975; Tostain et Marchais, 1993) mais des origines géographiques diverses pour cette culture ont été proposées le long de la zone sahélienne de la Mauritanie au Soudan.

Des études basées sur l'utilisation d'iso-enzymes ont suggéré une origine occidentale de la domestication du mil en Mauritanie et dans le nord-ouest du Mali (Tostain, 1998). Cette hypothèse était basée sur une distance génétique plus faible entre les populations cultivées et sauvages retrouvées dans ces régions (Tostain, 1992) et sur la distribution du mil sauvage limitée dans cette zone (Gilles Bezançon *et al.*, 1997). C'est à partir de ce foyer de domestication que *Pennisetum glaucum* aurait évolué pour engendrer un groupe de mil qui aurait migré vers des directions différentes (Tostain 1992). Cependant, cette hypothèse de faible distance génétique pourrait aussi s'expliquer par l'existence de l'hybridation entre les espèces sauvages et cultivées (Mariac *et al.*, 2006) et ne permet pas de conclure de façon exacte sur l'origine du mil (Oumar *et al.*, 2008). Ainsi des études plus récentes basées sur des données de marqueurs microsatellites suggèrent une domestication dans une zone située entre l'Est du Mali et l'Ouest du Niger (Dussert *et al.*, 2015; Oumar *et al.*, 2008).

Plus récemment, dans les travaux de Burgarella *et al.*, (2018) basés sur de la génomique comparative, il a été montré que le mil cultivé a une seule origine géographique dans le Sahara occidental où sa culture a débuté il y a environ 6000 ans. Selon Jukanti *et al.*, (2016), c'est l'aridification marquée dans cette zone qui a repoussé la culture de mil vers le sud. La céréale a ainsi atteint, il y a 3200 ans, sa distribution actuelle au centre du Sahel, vers le Niger, le Mali, d'où elle a diffusé ensuite vers l'Est et l'Ouest. Il s'est alors enrichi en diversité génétique, ce qui a favorisé son adaptation (Burgarella *et al.*, 2018).

I.2. Taxonomie et botanique du mil

Le terme « mil » est un complexe regroupant un ensemble de genres de plantes annuelles (les millets). Il est employé pour désigner environ 140 espèces ou variétés de graminées cultivées comme céréales (Jauhar, 1981).

Il existe cependant de nombreuses espèces du mil cultivé appartenant à plusieurs genres différents (FAO, 1997) qui sont: *Pennisetum glaucum* (mil pénicillaire ou mil à chandelle), *Eleusine coracana* (éleusine), *Panicum miliacum* (millet commun), *Setaria Italica* (millet des oiseaux), *Eragrostis tef* (teff), *Echinochloa crusgalli* (le panic pied de coq), *Panicum sumatrense* (millet indien), *Paspalum scrobiculatum* (l'herbe à épée), *Coix lachryma-jobi* (le coix), *Digitalia exilis* (fonio blanc), *Digitaria iburua* (fonio noir), *Brachiaria deflexa* (fonio a grosses graine).

Les autres espèces de mil cultivé ont des graines plus petites que le mil pénicillaire (*Pennisetum glaucum*). Ce dernier représente l'espèce la plus cultivée (Yadav *et al.*, 2012).

La classification taxonomique actuelle du mil est basée sur celle proposé par (Clayton, 1975) et (de Wet, 1977):

- ✓ Règne : *Plantae*
- ✓ Division : *Magnoliophyta*
- ✓ Classe : *Liliopsida – Monocotyledons*
- ✓ Sous-classe : *Commelinidae*
- ✓ Ordre: *Cyperales*
- ✓ Famille : *Poaceae* (Graminées)
- ✓ Sous-famille : *Panicoideae*
- ✓ Tribu : *Paniceae*
- ✓ Genre : *Pennisetum*



Photo 1: Photo d'un champ de mil pénicillaire (*Pennisetum glaucum*). (Source : Wikipédia, date de consultation : 22-05/2019)

Pennisetum glaucum est une plante annuelle diploïde ($2n=14$ chromosomes), sexuée à fleurs hermaphrodites et à reproduction allogame favorisée par une protogynie prononcée et à pollinisation préférentiellement anémophile avec un taux d'alofécondation de l'ordre de 80 à 90% (Jukanti *et al.*, 2016). C'est la céréale la plus tolérante à la sécheresse et qui a le potentiel de rendement le plus élevé de toutes les espèces de mil en conditions de sécheresse et de températures élevées (Bezançon *et al.*, 1997). Elle est souvent cultivée dans des zones où les précipitations moyennes annuelles sont comprises entre 150 à 800mm (Bezançon et Pham, 2004; Guigaz, 2002).

Cette espèce regroupe trois sous-espèces (Brink et Belay, 2006) :

- *Pennisetum glaucum ssp. violaceum (monodii)*, l'ancêtre sauvage du mil cultivé. C'est une plante herbacée rencontrée principalement dans la zone sahélienne de l'Afrique dans les milieux secs souvent non cultivés. Ces formes sauvages ressemblent au mil cultivé à l'exception de leur capacité de dispersion naturelle des graines, les involucre de ces espèces étant désarticulés à maturité et ne contiennent qu'un seul épillet (Brink et Belay, 2006).
- *Pennisetum glaucum ssp. stenostachyum* qui regroupe l'ensemble des formes intermédiaires produites par hybridations naturelles entre *P. glaucum* et *P. violaceum* (Brink et Belay, 2006; Marchais *et al.*, 1993). Elle est généralement rencontrée dans

les champs de mil cultivé et est caractérisée par des épis de petite taille de formes intermédiaires entre les espèces sauvages et cultivées.

- ***Pennisetum glaucum ssp. glaucum*** qui correspond à la sous espèce cultivée de mil rencontrée en Afrique, en Asie et au Sud-Est des Etats-Unis. Elle se caractérise par des involucres composés de soies qui renferment chacune un à neuf épillets. Elle se distingue morphologiquement des espèces sauvages par la non-caducité des graines à maturité (Tostain et Marchais, 1993). Ceci résulte de la domestication effectuée par les premiers agriculteurs, de l'augmentation de la taille de leur graines, de la perte de dormance et de leur capacité de réduction de la longueur des soies de l'épi (Poncet *et al.*, 1998).

I.3. Morphologie et développement du mil cultivé

Le mil est une graminée annuelle à port érigé (NOBA, 2002) dont la hauteur peut varier de 1,5 à 6 m à maturité (Siband, 1981). Sa tige est pleine, d'un diamètre de l'ordre de 1 à 2 cm, elle se termine par une inflorescence en forme de chandelle d'une longueur variant de 20 à 80 cm et plus. La tige porte des nœuds où sont logés des bourgeons qui peuvent donner naissance à des talles. Ces talles sortent au niveau de la base et peuvent former des tiges secondaires et tertiaires (tallage). L'intensité du tallage est souvent fonction de la variété, il peut aller jusqu'à 40 tiges par plante (Ramond, 1968) avec seulement 1 à 7 talles généralement fertiles (Siband, 1981). Au niveau de chaque nœud et alternées de part et d'autre de la tige, viennent s'insérer des feuilles de forme lancéolée, pouvant atteindre 30 à 100 cm de longueur sur 0,5 à 10 cm de largeur et formées d'une gaine glabre enveloppant la tige. Bien que chaque feuille sur la tige corresponde à un bourgeon susceptible de se développer en talle, le mil n'émet généralement pas de talles aériennes.

La durée du cycle varie de 45 jours pour les variétés très précoces situées en marge du désert dans le nord-ouest de l'Inde jusqu'à 140 jours pour les variétés très tardives situées dans la zone de la Guinée du nord de l'Afrique de l'Ouest (Bidinger et Hash, 2004). Mais cette durée de cycle reste généralement comprise entre 85 et 95 jours du semis à la récolte pour la plupart des variétés (Tableau 1). Sur le plan agronomique et suivant la durée du cycle de développement, deux principaux groupes de cultivars sont distingués en Afrique de l'Ouest : les cultivars du type Souna ou mils précoces (75-90 jours) à et les cultivars du type Sanio ou mils tardifs (120-150 jours).

Tableau 1: Durée des phases de développement du mil à cycle long et à cycle court

| Phase de croissance | Courte durée | Longue durée |
|---------------------|--------------|--------------|
| Phase végétative | 22 | 28 |
| Phase reproductive | 18 | 25 |
| Phase de maturation | 25 | 22 |

Selon (Maiti et Bidinger, 1981), le cycle de développement du mil peut être divisé en trois grandes phases (figure 1) : La phase végétative, la phase reproductive (ou phase de développement de la panicule) et la phase de maturation.

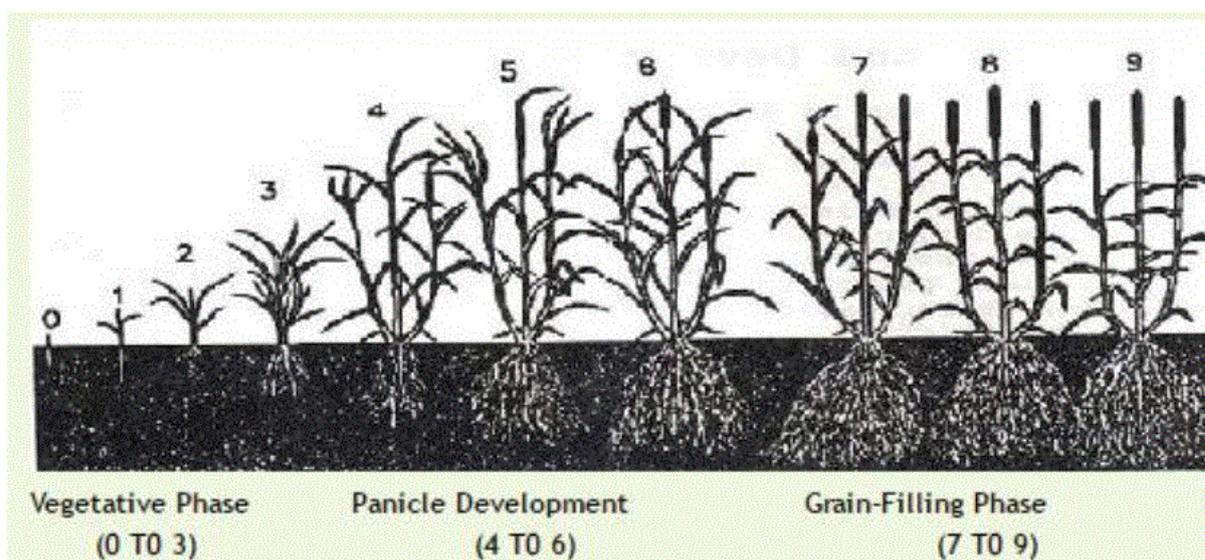


Figure 1: Les différentes phases de développement du mil pénicillaire (*Pennisetum glaucum*)

Source : (Maiti et Bidinger, 1981)

La phase de développement végétatif : elle commence avec la germination de la graine et s'arrête à l'initiation de la panicule et peut aller de 0 à plus de 50 jours après semis (JAS). La germination du mil est hypogée et se produit environ 48 heures après le semis si les conditions sont favorables. La levée a lieu avec l'apparition de la première feuille, 4 à 5 JAS. A la fin de la levée, les bourgeons de toutes les feuilles sont apparus et chez les variétés précoces, 6 à 7 feuilles sont déjà développées (Maiti et Bidinger, 1981). La croissance des feuilles dépend de la température maximale atteinte qui peut varier entre 32 et 35°C.

La croissance rapide des feuilles notée durant cette phase est une adaptation importante pour éviter la mort précoce des jeunes plants (Mohamed *et al.*, 1988). Une autre adaptation est le tallage qui compense la mortalité des jeunes plants ou la perte de production due au stress hydrique (Mahalakshmi *et al.*, 1987). Cette croissance de la partie aérienne se

fait en même temps que celle des racines qui est très rapide entre la fin du tallage (30 JAS) et le début de l'épiaison (50 JAS) (Chopart 1983). Entre ces deux stades, la longueur racinaire du mil passe de 50 à 1500 m.m⁻² (Chopart 1983). Un stress hydrique survenu durant cette phase peut entraîner une réduction du rendement du mil (Debieu *et al.*, 2018; Winkel *et al.*, 1997).

La phase reproductrice (ou phase de développement de la panicule) : elle commence pendant le développement végétatif et se poursuit jusqu'à la fin de la floraison. Elle s'observe souvent entre les 50^{ème} et 75^{ème} JAS et est marquée par la fertilisation des fleurs femelles et le début du remplissage des grains.

Cette phase est sous le contrôle de la photopériode et est caractérisée par la croissance en longueur et en volume des épis, mais aussi par la formation de glumes, d'épillets, de stigmates et d'anthers. En effet, une floraison précoce augmente le risque de mauvais rendement en graines, d'attaque des insectes et de dommages causés par les oiseaux. Par contre, une floraison tardive augmente le risque de sécheresse et de stress thermique pendant le remplissage du grain. Selon Mahalakshmi *et al.*, (1987), une floraison précoce limite la capacité d'un génotype à s'adapter aux effets d'un éventuel stress hydrique en début de saison.

Au cours de cette étape, le stress hydrique et le manque d'eau disponible demeurent une source de limitation importante du rendement en grains (Bidinger *et al.*, 1987; Mahalakshmi *et al.*, 1987; Mahalakshmi et Bidinger, 1986, 1985). La fin de cette phase est marquée par la pollinisation.

La phase de remplissage des grains : cette phase commence après la fécondation des fleurs de l'inflorescence principale, à partir du 75^{ème} JAS chez les variétés précoces et semi-tardives. Elle peut intervenir avant cette date chez les variétés ultra précoces et se poursuit jusqu'à la maturité physiologique de la plante. La maturité physiologique se caractérise par la formation de teinte noirâtre au niveau du hile du grain ce qui coïncide avec l'arrêt de croissance des grains. Cette phase coïncide également avec la sénescence des feuilles.

Le remplissage des grains s'effectue normalement en environ 20 jours à une température moyenne (25°C). Dans des conditions de stress hydrique, le mil a la capacité de s'adapter pour produire un grand nombre de graines viables et de grande taille.

I.4. Production et importance économique et enjeux

Le mil (*Pennisetum glaucum*) est une culture importante des régions arides et semi-arides d'Afrique et d'Asie. Il est cultivé sur 26 millions d'hectares dans le monde, dont environ 11 millions d'hectares en Afrique de l'Ouest et en Asie du Sud, et environ 2 millions d'hectares en

Afrique orientale, en Afrique australe et au Brésil (ICRISAT et FAO, 1996 rapporté par Vadez *et al.*, 2012).

La production mondiale du mil dépasse probablement les 10 millions de tonnes par an, dont la majeure partie provient de l'Inde avec une superficie cultivée d'environ 8,5 millions d'hectares et une production d'environ 9,0 millions de tonnes entre 2009 et 2013 (Jukanti *et al.*, 2016). La superficie cultivée en Inde est passée de 12,1 à 9,4 millions d'hectares entre 1970 et 2001, mais la production est passée de 5,7 à 6,9 millions de tonnes grâce à une augmentation des rendements de 473 à 740 kg ha⁻¹ (Vadez *et al.*, 2012)

Les plus principaux pays producteurs de mil d'Afrique sont le Nigeria, le Niger, le Burkina Faso, le Tchad, le Mali, le Sénégal à l'Ouest et le Soudan et l'Ouganda à l'Est. En Afrique de l'Ouest et du Centre, les variétés à pollinisation libre sont cultivées sur 16 millions d'hectares, avec une production de 11,5 millions de tonnes et une productivité moyenne de 800 kg.ha⁻¹ (Jukanti *et al.*, 2016; Vadez *et al.*, 2012).

Au moins 500 millions de personnes dépendent du mil pour leur vie. Sur les 30 millions de tonnes de mil produites dans le monde, environ 90% sont utilisées dans les pays en voie de développement, et seulement un petit volume est utilisé dans les pays développés. Les données statistiques exactes ne sont pas disponibles pour la plupart des pays, mais on estime que 20 millions de tonnes au total sont consommées comme denrées alimentaires, le reste étant réparti également entre les aliments pour animaux et d'autres utilisations telles que les semences, la préparation des boissons alcoolisées et les déchets. Au Sahel, le grain de mil est utilisé à 80-90% pour l'alimentation humaine (Ben Mohamed *et al.*, 2002) et nourrit près de 100 millions de personnes à revenus faibles dans les régions les plus sèches de la planète (Burgarella *et al.*, 2018; Varshney *et al.*, 2017).

Du point de vue nutritionnel, le mil est au moins équivalent au maïs et généralement supérieur au sorgho en ce qui concerne la teneur et la qualité en protéines, les valeurs du coefficient d'efficacité protéique (PER) et les niveaux énergétiques métabolisables (Vadez *et al.*, 2012). Du fait de sa composition très riche en protéines (jusqu'à 10,6 g/100 g), en calcium (jusqu'à 344 mg/100 g), en phosphore et en potassium (jusqu'à 250 mg/100 g et 314 mg/100 g) (Singh *et al.*, 2017), le mil est un aliment particulièrement recommandé pour l'alimentation des enfants et des personnes âgées.

Avec sa forte capacité à résister à des conditions chaudes et sèches qui entraîneraient l'échec de la culture des autres céréales telles que le maïs et le sorgho (Vadez *et al.*, 2012; Varshney *et al.*, 2017), le pourrait jouer un rôle important pour la sécurité alimentaire dans les régions arides et semi arides d'Afrique et d'Inde. Pourtant, la céréale fait l'objet de peu

d'efforts d'amélioration et son rendement demeure faible comparé aux autres céréales comme le maïs et le sorgho. Ainsi, développer la culture du mil devient un enjeu majeur dans un contexte de changements globaux importants.

II. Principaux facteurs limitant la production du mil

La production du mil est limitée par un certain nombre de facteurs biotiques et abiotiques.

II.1. Les facteurs abiotiques

II.1.1. La sécheresse

La sécheresse est l'un des principaux facteurs abiotiques limitant la productivité des cultures dans les régions tropicales semi-arides. Le changement climatique entraîne une forte variation de la durée et de l'intensité des pluies pouvant causer des épisodes de sécheresses précoces et tardives qui menacent l'établissement des cultures et le remplissage des grains, respectivement (Eldin, 1993).

Les principales zones de production de mil sont localisées dans les régions arides d'Asie et d'Afrique où les précipitations sont faibles et où leur répartition est très variable d'une année à l'autre (Murty *et al.*, 2007). Ces régions sont généralement caractérisées par des températures moyennes élevées, un taux d'évapotranspiration potentiel élevé et des sols sablonneux profonds à faible teneur en matières organiques et dont la capacité de rétention d'eau est faible. Les périodes de sécheresse dans ces régions varient en temps, en durée et en intensité. Chez le mil, un stress hydrique précoce survenu après la première pluie peut entraîner un dessèchement rapide de la surface du sol. Cela étant particulièrement dû au fait que la température sur la surface nue du sol dans certains endroits des zones de culture du mil peut atteindre 45 °C. Par conséquent, un manque de ressources en eau de la culture à ce stade peut ainsi conduire à des pertes importantes de la récolte (Debieu *et al.*, 2018; Seghatoleslami *et al.*, 2008).

Des études antérieures avaient suggéré que la sensibilité du mil au stress hydrique augmentait à partir de la floraison (Mahalakshmi et Bidinger, 1985). Une sécheresse terminale (post-floraison) ou en fin de saison est plus importante et mieux comprise que le stress préfloral (Rai *et al.*, 1999). Fussell *et al.* (1991) ont constaté que le rendement en grains du mil était réduit d'environ 40 à 49 % dans des conditions de sécheresse terminale. Un stress hydrique précoce peut également conduire à des pertes de rendement chez le mil tout en

réduisant les composantes du rendement, l'utilisation efficace de l'eau ainsi que l'indice de récolte (Debieu *et al.*, 2018; Winkel *et al.*, 1997).

II.1.2. La température

Le stress thermique est un facteur important qui limite la croissance et le développement, y compris les changements morphologiques, physiologiques et biochimiques chez les plantes. Sur la base du scénario de changement climatique et de l'augmentation des températures, différents modèles de prévision ont rapporté une réduction de 7,0 à 8,5 % du rendement mondial du mil à chaque augmentation de 1°C d'ici 2050 (Nelson *et al.*, 2009).

Bien que les niveaux de tolérance thermique du mil soient relativement meilleurs que ceux d'autres céréales cultivées, de mauvaises récoltes dues au stress thermique sont observées dans les régions arides (de Wet *et al.*, 1992). Ainsi la culture estivale du mil est effectuée en raison des températures élevées (>42° C) et du déficit de présence de vapeur pendant la période de floraison (Gupta *et al.*, 2015).

II.1.3. La pauvreté des sols en nutriments

La faible fertilité des sols est une des contraintes les plus importantes à la production agricole dans les régions arides et semi-arides. Le mil est généralement cultivé sur des sols marginaux qui ont une faible fertilité inhérente. Comme la plupart des producteurs de mil sont de petits exploitants ou des agriculteurs à faibles revenus, l'épandage d'éléments nutritifs ou d'autres intrants agricoles est également faible, ce qui entraîne de faibles rendements.

La gestion de la fertilité des sols, c'est-à-dire la gestion des éléments nutritifs, en particulier l'azote (N) et le phosphore (P), joue un rôle important dans l'augmentation de la production et de la productivité du mil (Bhuva et Detroja, 2018).

L'azote est un nutriment essentiel et, son déficit, un facteur limitant clé dans la production végétale des différents agroécosystèmes. Il est considéré comme l'un des éléments nutritifs les plus importants pour la croissance et le développement des cultures et joue un rôle important dans la synthèse de la chlorophylle et des acides aminés. Il intervient également dans l'établissement précoce de la surface foliaire capable de photosynthèse. Il promeut le feuillage et la croissance rapide des tiges, ce qui a pour conséquence d'augmenter le rendement et sa qualité. De plus, il améliore dans une certaine mesure l'utilisation du phosphore et du potassium. En Inde, l'azote constitue le nutriment le plus souvent déficient dans les cultures de mil (Jadhav *et al.*, 2011).

Le phosphore est l'élément clé dans le processus de conversion de l'énergie solaire en énergie chimique. Il influence la vigueur des plantes, la croissance des racines et améliore la qualité du rendement. Il constitue l'épine dorsale d'une utilisation équilibrée des engrais et occupe une place importante dans l'agriculture intensive (Bhuva et Detroja, 2018). Le phosphore est l'élément nutritif le plus limitant dans la majeure partie de l'Afrique de l'Ouest (Chien *et al.*, 1990).

En période de stress hydrique, la pauvreté des sols en nutriments est souvent considérée comme le principal facteur limitant la croissance du mil car elle provoque ou renforce le stress hydrique existant. Ceci est dû au fait qu'elle limite le développement du système racinaire, empêchant ainsi la plante d'utiliser de manière optimale les ressources en eau du sol. De plus, les pratiques culturales telles que la réduction de la densité de semis dans les sols pauvres, entraînent une plus grande évaporation et donc une moindre efficacité de l'utilisation de l'eau disponible pour la plante. Dans ce sens, le stress hydrique peut alors être considéré comme une conséquence d'une faible teneur en nutriments du sol.

En plus de ces contraintes abiotiques, il existe d'autres facteurs qui peuvent affecter le développement et la production du mil. Parmi ceux-ci, on peut citer le stress mécanique qui se traduit par une difficulté de pénétration du sol par les racines mais qui n'est généralement pas un problème majeur pour le mil qui est principalement cultivé dans des sols sablonneux légers. Cette contrainte peut néanmoins se produire, surtout lorsque le labour a entraîné la formation d'un horizon plus dur sous l'horizon labouré, appelé pan dur. L'acidité du sol est également un facteur limitant bien que le mil soit généralement très tolérant à ce phénomène (Scott-Wendt *et al.*, 1988). La salinité du sol constitue un autre facteur limitant le rendement du mil.

II.2. Les facteurs biotiques

Le mil est confronté à des bio-agresseurs de tous ordres qui menacent sa productivité dont les principaux sont selon l'ICRISAT (2013):

Les mauvaises herbes (parents sauvages adventices) et le **Striga** (*Striga hermonthica*), une plante parasite qui vit au dépend du mil. Les adventices sont est l'une des contrainte majeure de l'agriculture en zone tropicale où la chaleur et l'humidité favoriseraient leur rapide développement (Merlier et Montégut, 1982 ; Le Bourgeois et Marnotte, 2002). Au Sénégal, les adventices entraînent des pertes importantes de rendements (Noba, 2002 ; Mbaye, 2013) et le désherbage peut absorber entre 40 et 80 heures de travail par hectare (Le Bourgeois et Merlier, 1995). Le striga affecte environ 40% de la superficie céréalière en Afrique

subsaharienne (Gurney *et al.*, 2006). Cette espèce cause des dégâts appréciables avec un fort impact sur le rendement du mil pouvant aller jusqu'à 100% et son incidence augmente avec la carence en phosphore.

Outre les adventices et Striga, un des facteurs de la faible productivité du mil dans le Sahel est la perte causée par les maladies dont :

- **les maladies fongiques et pseudofongiques**, dont en particulier le mildiou (causé par *Sclerospora graminicola* et *Plasmopara penniseti*), qui est sans nul doute la maladie la plus dangereuse du mil dans le Sahel, suivie du charbon (*Moesziomyces penicillariae*), l'ergot (*Claviceps fusiformis*), le souffle (*Pyricularia grisea*) et la rouille (*Puccinia substriata* var. *penicillariae*) ;
- **les maladies bactériennes** comme la tache bactérienne (*Pseudomonas syringae*) et la strie bactérienne des feuilles (*Xanthomonas campestris* pv. *pennamericanum*) ;
- **les insectes ravageurs** (chenilles mineuses de la chandelle, foreurs de tiges, diptères ravageurs, coléoptères, etc.).

III. Le système racinaire

Une racine est définie comme un axe multicellulaire très différencié que l'on ne trouve que dans les sporophytes des plantes vasculaires (Seago et Fernando, 2013). Le système racinaire est le réseau formé par toutes les racines d'une plante. Il intervient dans une grande variété de processus dont les principaux sont l'ancrage de la plante à son substrat et l'absorption de l'eau et des minéraux du sol pour favoriser sa croissance et le développement de la plante.

Malgré leur importance pour la plante, les organes souterrains (les racines) des plantes cultivées sont souvent moins bien connus que ceux de la partie aérienne des plantes. Cela est dû aux difficultés d'accès aux systèmes racinaires dans le sol et aux difficultés de caractérisation des racines des plantes, dont la longueur est généralement très grande et la largeur très faible (Chopart, 1999). Comprendre le développement et l'architecture des racines pourrait permettre d'exploiter et de manipuler les caractéristiques racinaires bénéfiques pour améliorer la productivité des plantes alimentaires et optimiser l'utilisation des terres agricoles

III.1. Les fonctions du système racinaire

Le système racinaire des plantes terrestres remplit deux fonctions principales : l'acquisition des ressources du sol (principalement l'eau et les ions) et l'ancrage. D'autres fonctions du système racinaire, comme le stockage, la synthèse des régulateurs de croissance, la

propagation et la dispersion, peuvent être considérées comme secondaires (Fitter, 2002; Hodge, 2009).

De par leur fonction d'ancrage, les racines participent au maintien de la position érigée des plantes à port dressé malgré l'action des forces tangentielles liées aux facteurs tels que le vent et la pluie. Une plante mal enracinée sera beaucoup plus sensible à la verse (Chopart, 2004). Les plantes, immobiles, ne peuvent augmenter leur accès aux nutriments qu'en augmentant le volume de sol réellement exploré, c'est-à-dire en augmentant la taille de leur système racinaire (Chopart, 1999).

Chez les arbres et les autres espèces ligneuses, de vastes structures souterraines dont le rôle principal est de fournir un soutien plutôt que l'acquisition d'éléments nutritifs sont nécessaires, mais chez les espèces végétales plus petites, l'ancrage est surtout une fonction secondaire de la croissance des racines dans le sol (Hodge, 2009). Ainsi l'absorption de l'eau et des éléments minéraux demeure le principal rôle des racines chez les plantes vasculaires. Le rôle des autres organes dans l'alimentation hydrique et minérale est généralement négligeable dans les conditions normales de fonctionnement de la plante.

Les racines contribuent également à la teneur en carbone des sols. Il a été montré que chez le mil, les racines peuvent apporter entre 5 à 8 % de la matière organique totale du sol. Ce qui a une incidence certaine sur le statut organique des sols surtout dans les sols sablonneux du Sénégal où souvent aucune autre forme d'enrichissement n'est apportée (Chopart, 1983).

En plus de leur rôle principal d'approvisionnement de la plante en eau et en éléments nutritifs et d'ancrage, les racines ont des fonctions et effets très divers (Chopart, 1999b; Kouakou et al., 2007), entre autres:

- elles contribuent à la création mais aussi au maintien de la structure du sol. En effet, les racines des plantes annuelles (ayant un système racinaire superficiel et fasciculé) forment un maillage important dans les horizons de surface. Elles participent à la protection des sols surtout ceux à structure fragile, facilement détachable ;
- elles influencent la géochimie des sols par les acides qu'elles libèrent ;
- elles participent également au bilan organique du sol et constituent parfois la seule restriction régulière ;
- elles créent dans leur environnement immédiat, une niche écologique particulière, où l'activité biologique est plus intense et où elles se maintiennent plus longtemps en cas de stress.

III.2. Caractéristiques du système racinaire du mil

Le mil, comme toutes les céréales a un système racinaire fasciculé qui peut être subdivisé en deux composantes principale: le système racinaire séminal et le système racinaire adventif (Loumerem, 2004; Maiti and Bidinger, 1981). Les racines composant ces systèmes diffèrent de par leur origine, leur date d'apparition sur la plante, leur rôle pour la plante, certaines caractéristiques morphométriques et leur orientation préférentielle dans le sol (Chopart, 1980). L'appareil racinaire du mil se met progressivement en place, évolue durant toute la vie de la plante et sa composition varie en fonction du stade phénologique de la plante.

III.2.1. Système racinaire du mil au jeune âge

Lorsque les graines sont semées, la radicule issue de la graine apparaît la première entre 24 à 48 h après le semis si les conditions d'humidité sont remplies (Chopart, 1980). En conditions naturelles optimales, elle adopte très tôt une croissance suivant la verticalité avec un géotropisme positif très prononcé et évolue pour donner la racine séminale. Celle-ci mesure 10 cm pour une épaisseur d'environ 1 mm, 5 jours après la germination (Chopart 1983). A ce stade, le système racinaire séminal possède déjà un abondant chevelu racinaire formé de radicules dont la longueur est de l'ordre de 1 cm (figure 2). Chopart, (1983), dans une étude réalisée sur le mil (variété Souna3), a montré que, semé sur sol sableux profond, le système séminal domine jusqu'au quinzième jour après germination et que la vitesse de progression du front racinaire est de 2 cm j^{-1} . Ce système séminal joue essentiellement un rôle d'ancrage et participe à la nutrition de la plantule après l'épuisement des ressources de l'albumen.

Au stade 5 feuilles, c'est-à-dire 9 à 10^e jour après le début de la germination, le jeune plant développe la deuxième composante (système racinaire adventif) de son appareil souterrain au niveau du collet, juste en dessous de la surface du sol. Cette racine va rester dépourvue de racines secondaires pendant plusieurs jours mais porte des poils absorbants. Ces racines nodales deviennent nombreuses très rapidement au début du tallage (figure 2) et leur croissance se fait d'abord suivant une direction horizontale puis prend une direction oblique subverticale, si les conditions de milieu demeurent favorables et peuvent ainsi atteindre une longueur de 30 cm. A ce stade, l'abondance des racines adventives dans le sol est donc essentiellement due au nombre d'émissions par talle qu'au taux de ramifications de celles-ci.

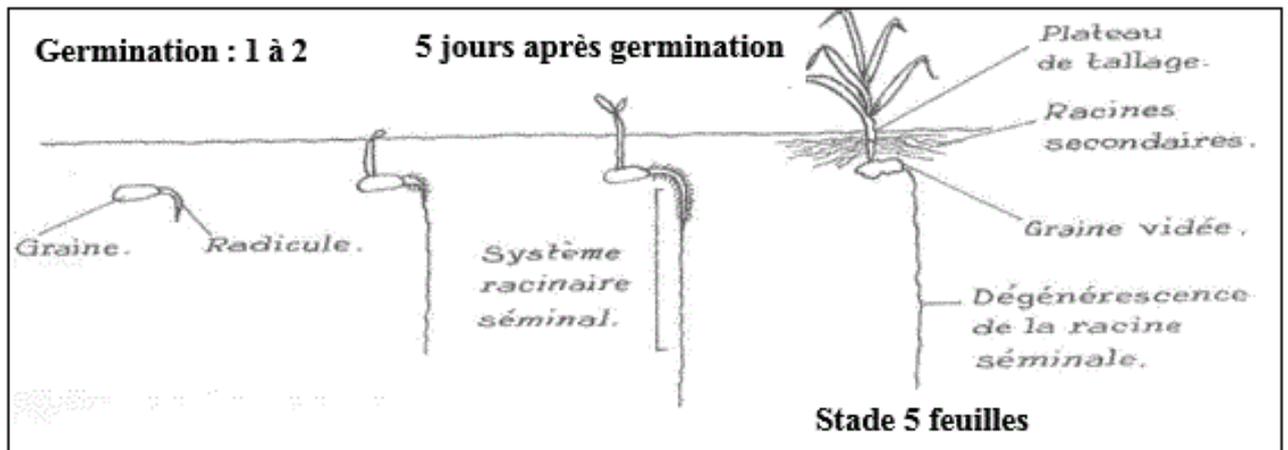


Figure 2: Système racinaire du mil dans les premiers jours de la vie de la plante

Source modifiée Caron et Granes, (1993). Les racines adventives sont appelées ici racines secondaires.

III.2.2. Système racinaire du mil à partir de la montaison

A la montaison, c'est-à-dire 30 jours après la levée, la plante développe une biomasse aérienne importante et l'appareil souterrain développé jusqu'ici s'avère insuffisant pour maintenir le pied dans une position érigée. De nouvelles racines adventives se développent alors à partir de nœuds situés tant au-dessus qu'en dessous du collet. Ces dernières assurent essentiellement un rôle d'ancrage et peuvent participer à la nutrition de la plante lorsque les conditions du milieu deviennent limitantes (Maiti et Bidinger, 1981). A ce stade, la racine séminale dégénère progressivement et disparaît complètement à la floraison lorsque le système racinaire a atteint son développement maximum (Chopart, 1983). Ainsi, à la fin du cycle du mil, l'appareil racinaire n'est composé que du système adventif et peut atteindre jusqu'à 2m de profondeur et s'étendre latéralement jusqu'à 3m du pied (Chopart, 1980). Il est cependant possible d'observer un enracinement du mil qui peut atteindre jusqu'à 3m de profondeur (Chaudhuri et Kanemasu, 1985; Siband, 1981). Cette profondeur dépend de la saison de culture et du génotype, cependant, des systèmes racinaire de 3 m de profondeur ont été enregistrés sur des cultivars à cycle long contrairement à ce qui observé (1.40 m de profondeur) sur des variétés à cycle court avec 1,4m de profondeur (Vadez *et al.*, 2012).

Le système racinaire du mil colonise plus rapidement et plus intensément le profil de sol comparé aux autres cultures annuelles des zones sahéliennes. Ceci serait à l'origine de sa meilleure adaptation aux zones de culture à risque climatique élevé.

Le système racinaire du mil joue un rôle important dans sa résistance à la sécheresse (Chopart, 1999). En cas de déficit hydrique, la plante réagit par des mécanismes

morphophysiologiques d'évitement ou de tolérance. L'un des plus importants mécanismes est l'extension de son système racinaire qui permet d'exploiter les réserves hydriques généralement présentes dans les horizons profonds du sol (Zegada-Lizarazu and Iijima, 2005).

III.3. Effets des caractéristiques du sol sur l'enracinement

III.3.1. Effet de la texture du sol sur l'enracinement

La croissance et le développement d'une racine dépendent de ses propriétés intrinsèques liées à l'espèce et à la variété (Bar-Yosef et Lambert, 1981), mais aussi des caractéristiques du climat et du sol (Schenk et Jackson, 2005). Les profondeurs d'enracinement les plus importantes sont plus susceptibles d'être observées dans les écosystèmes saisonniers limités en eau des régions tempérées chaudes ou tropicales.

Dans le sol, deux types de facteurs influencent la croissance des racines, les uns mécaniques, les autres ayant une action directe sur le métabolisme des racines. Parmi les facteurs mécaniques, les principaux sont d'une part, la résistance opposée par le milieu à l'élongation des racines et d'autre part, les voies de circulation préférentielles offertes aux racines. Ces dernières dépendent de la structure et règlent la répartition des racines dans le sol et par conséquent l'intensité de la colonisation racinaire. Les principaux facteurs intervenant directement sur le métabolisme sont les possibilités de respiration, la température, la teneur en eau et en éléments nutritifs du sol (Callot *et al.*, 1982).

III.3.2. Effets de l'état physique du sol sur l'enracinement

Tout sol exerce une résistance mécanique à la pénétration des racines. Cependant, l'intensité de cette résistance varie en fonction des propriétés physiques du sol. Elle est faible sur des sols à texture fine et grossière mais plus élevée sur des sols à texture moyenne (Schenk et Jackson, 2005). En sol argileux humide, les racines peuvent déformer le milieu au cours de leur croissance, tandis qu'en sol sableux plus rigide, l'extension des racines peut être entravée par le milieu (Henin *et al.*, 1960).

Des relations étroites ont souvent été trouvées entre la porosité et l'enracinement, même lorsque la porosité variait dans de faibles proportions. Hidding et Berg (1961) estiment qu'une porosité de 40 % est une limite au-dessous de laquelle l'enracinement éprouve de grandes difficultés à se développer. L'effet de la porosité sur l'enracinement est dû à deux propriétés qui en découlent : la résistance mécanique à la pénétration et l'aération du sol. De plus, la température du sol, dans les limites biologiques, stimule les phénomènes de croissance racinaire et de rhizogénèse, la vitesse en particulier.

III.3.3. Effets de l'état hydrique du sol sur l'enracinement

En plus de la texture du sol, le stockage de l'eau dans le sol modifie la distribution et l'enracinement en profondeur. La dynamique de l'eau dans le sol et puis dans la plante est étroitement liée à l'état du sol de la zone racinaire, qui sert de lieu de stockage de l'eau et de croissance du capteur, la racine (Chopart, 1999). Un déficit hydrique limité dans le temps peut augmenter momentanément la vitesse de progression du front racinaire et induire l'apparition de nouvelles racines latérales (Gowing et Davies, 1989). Cependant, la croissance racinaire est finalement réduite si le déficit hydrique se prolonge. La croissance privilégiée des racines dans les zones les plus humides serait permise par la relative indépendance des apex racinaires entre eux par rapport au potentiel hydrique. Dans ces conditions, des travaux sur la canne à sucre et le sorgho ont montré que les racines adoptent une orientation préférentielle vers les horizons les plus humides (Chopart, 2004; Chopart *et al.*, 2008a). Un sol trop humide est cependant mal aéré, les pores étant en majeure partie occupés par l'eau. La résistance mécanique de ce type de sol diminue, certes, mais la vitesse de croissance racinaire s'en trouve négativement affectée à cause du manque d'oxygène (Nicou, 1975).

III.3.4. Effets de la composition du sol en nutriments sur l'enracinement

Les substances chimiques libérées dans le sol ont une influence sur la croissance et le développement du système racinaire des plantes. Des apports localisés d'engrais améliorent la ramification du système racinaire dans la zone enrichie (Laboski *et al.*, 1998). Cette ramification se traduit par la production d'un nombre plus élevé de racines latérales et de poils absorbants.

L'apport minéral d'azote a aussi une influence positive marquée sur la longueur racinaire. Cependant, une alimentation excédentaire en phosphore (Munns, 1968) ou en nitrate (Foehse et Jungk, 1983) est négativement corrélée à la densité de longueur racinaire. La déficience en phosphore ou en azote entraîne, par contre, une augmentation de la matière sèche racinaire et de la longueur des racines fines (Mommer *et al.*, 2010). Certains paramètres racinaires tels que le volume sont de ce fait considérablement réduits sous condition d'alimentation en phosphore déficitaire (Faye *et al.*, 2006).

La décomposition de la matière organique a aussi un effet sur la croissance racinaire. En effet, le principal symptôme de la toxicité aluminique est l'inhibition de la croissance racinaire (Horst *et al.*, 1999; Kidd *et al.*, 2001).

III.3.5. Effets des conditions culturales sur l'enracinement

Les conditions de culture ont une influence majeure sur certaines caractéristiques du système racinaire des plantes. Chez le mil, Chopart (1983) indique que le labour ne paraît certes pas avoir d'influence marquée sur la vitesse de progression du front racinaire mais il permet de doubler le poids de matière sèche et la densité de longueur racinaire, surtout à partir du tallage. L'effet du labour sur la densité racinaire est cependant plus prononcé entre 0 et 30 cm et en profondeur à partir de 100 cm (Chopart, 1983; Daouda Ousmane *et al.*, 1993).

Azam-Ali *et al.*, (1984) ont montré qu'il existe une corrélation positive entre la densité de semis et la vitesse de progression du front racinaire. Cette vitesse, estimée à 3,5 cm j⁻¹ pour une densité de semis de 10 000 poquets ha⁻¹ (Chopart, 1983), peut atteindre une valeur maximale de 7,1 cm j⁻¹ lorsqu'on augmente la densité des plantes. La cinétique du front racinaire est davantage accentuée en conditions d'alimentation hydrominérale déficitaire (Daouda Ousmane *et al.*, 1993). Dans ces mêmes conditions de culture, la croissance post-florale du système racinaire, phénomène naturel observé chez certains cultivars, est stimulée et renforcée (Daouda Ousmane *et al.*, 1993). Aussi, le nombre de racines émises au niveau du plateau de tallage diminue au fur et à mesure que le déficit hydrique devient plus sévère.

IV. Le phénotypage racinaire

Les racines des plantes sont cruciales pour l'acquisition d'eau et de nutriments et peuvent être ciblées pour améliorer la productivité des plantes dans les programmes de sélection variétale. Ces programmes ont depuis longtemps été axés sur les caractères visibles et facilement quantifiables comme le rendement en grain, la biomasse aérienne ou la résistance aux maladies et aux ravageurs, tous des caractères accessibles des parties aériennes de la plante (Paez-Garcia *et al.*, 2015). Cependant, ils n'ont pas été axés directement aux systèmes racinaires. Or des études ont montré qu'il existe des corrélations positives entre les caractéristiques racinaires et la productivité des cultures (Hufnagel *et al.*, 2014; Kell, 2011; Lynch, 1995) y compris leur performance en période de sécheresse (Uga *et al.*, 2013) et le rendement en grains (Narayanan *et al.*, 2014). Le phénotypage racinaire fournirait aux sélectionneurs des cibles potentielles qui permettent d'améliorer la capacité de la plante à explorer le sol et, par conséquent, à acquérir de l'eau et des nutriments en vue d'augmenter le rendement des cultures. Cependant, l'un des défis actuels de la sélection végétale est la capacité limitée de phénotyper et de sélectionner des caractéristiques racinaires désirables en

raison de leur emplacement souterrain. Ainsi plusieurs approches de phénotypage racinaire ont été développées en laboratoire, en serre et au champ (Paez-Garcia *et al.*, 2015).

IV.1. Les différentes stratégies de phénotypage racinaire et leur utilisation

Le phénotypage des plantes est le processus d'identification et d'enregistrement des caractères qualitatifs et quantitatifs qui décrivent le développement des plantes et ses aspects fonctionnels à différents niveaux d'organisation (cellule, tissu, organe, échelle de la plante entière; Granier et Vile, 2014). Les stratégies de phénotypage comprennent des compétences et des techniques qui permettent de suivre le développement de la plante et sa réponse aux différentes conditions de croissance afin de décrire un schéma architectural et/ou physiologique complet dans le temps et dans l'espace.

De nombreuses techniques de phénotypage allant du laboratoire, de la serre au champ ont été développées au cours des dernières années (Paez-Garcia *et al.*, 2015) même si la plupart d'entre elles ont été appliquées aux parties aériennes (Araus et Cairns, 2014; Berger *et al.*, 2012). Certaines de ces techniques permettent de caractériser l'architecture du système racinaire des plantes et d'identifier les idéotypes racinaires les mieux adaptés à un ensemble cible de conditions pédologiques et environnementales.

Le choix d'un système de phénotypage racinaire dépend de plusieurs facteurs, entre autres, l'espèce végétale (annuelle vs vivace), les caractères d'intérêt qui sont ciblés, la phase de développement de la plante étudiée (précoce vs terminale), la nécessité de recueillir des données 2D ou 3D, la possibilité de sacrifier la plante (mesures destructives vs non destructives), la durée de la cinétique de croissance (jours vs mois), et les coûts (Paez-Garcia *et al.*, 2015). Il existe actuellement une diversité de systèmes de phénotypage racinaire qui permet aujourd'hui aux chercheurs de choisir la stratégie la plus adaptée à leurs questions d'intérêt (Kuijken *et al.*, 2015) (Tableau 2). Suivant le débit, ces systèmes peuvent être classés en trois catégories :

- Les systèmes de phénotypage racinaire à haut débit : La plupart des systèmes de phénotypage en laboratoire et en serre ont tendance à permettre des expériences de phénotypage à haut débit (plusieurs centaines de plants en parallèle), ce qui permet de tester un grand nombre de jeunes plants dans des conditions hautement contrôlées et répétables (Tableau 2) ;
- Les systèmes à débit moyen : dans les systèmes de phénotypage à débit moyen, des dizaines de plantes sont généralement traitées en même temps et les données sont généralement collectées avec une résolution spatio-temporelle limitée. Ces systèmes

peuvent être basés en laboratoire ou au champ et sont souvent utilisés pour générer les paramètres architecturaux et physiologiques utilisés pour la calibration des modèles structures-fonctions (FSPM; Ndour *et al.*, 2017).

- Les systèmes de phénotypage racinaire à très faible débit (quelques plantes) : Par exemple, la tomographie aux rayons X permet l'extraction de la structure 3D complète d'un système racinaire dans une colonne de sol. Toutefois, la tomographie aux rayons X n'est pas encore parfaitement maîtrisée, étant soumise à une perte potentielle d'informations et à un bruit supplémentaire dû à la faible résolution des images générées (Mooney *et al.*, 2012) et au fait que la reconstruction 3D automatisée du système racinaire est réalisée selon des approches de modélisation statistique (Kuijken *et al.*, 2015; Mooney *et al.*, 2012).

Il est surtout important de tenir compte de l'équilibre entre la nécessité de conditions contrôlées et l'observation du développement " réel " de la racine lors du choix d'un système de phénotypage racinaire. Les méthodes en laboratoire et en serre, comme les rhizotrons, limitent souvent la croissance du système racinaire dans une structure 2D de taille limitée, ce qui peut rapidement entraver la croissance du système racinaire. Par contre, les systèmes permettant l'accessibilité permanente de la racine pour l'observation et l'échantillonnage (par ex. hydroponique et aéroponique) impliquent un manque de moyens mécaniques pour soutenir le système racinaire et ont un impact sur son développement, ce qui signifie que la pertinence des phénotypes architecturaux observés dans ces installations est contestable (Ndour *et al.*, 2017). Ces stratégies de phénotypages racinaires sont en général plus utiles dans les activités de la recherche fondamentale visant à identifier les variations génétiques du système racinaire et à comprendre la génétique de l'anatomie racinaire (Paez-Garcia *et al.*, 2015).

Bien que plus faciles à contrôler et à mettre en œuvre, les techniques développées en laboratoire ou en serre peuvent ne pas refléter avec précision l'architecture du système racinaire dans des conditions réelles d'où la nécessité de faire recours aux méthodes développées au champ pour compléter et valider les études de laboratoire.

IV.2. Les techniques de phénotypage racinaire au champ

Bien que théoriquement moins contraignantes sur le plan structurel, les méthodes développées au champ sont souvent plus difficiles à contrôler et il est difficile de prendre en compte de façon précise les effets de l'environnement sur le développement racinaire. De

plus, ces méthodes sont généralement lourdes, destructives (prélèvements de sol, excavation, etc..) et peuvent être très coûteuses.

L'étude du système racinaire au champ (RLD) peut être faite par de nombreuses méthodes présentant des avantages et des inconvénients (Böhm, 1979). Cependant, il n'existe actuellement aucune méthode standard pour l'étude des racines au champ. Une méthode habituelle est la méthode d'échantillonnage par carottage basée sur des prélèvements de sol autour du système racinaire. Elle est facile à mettre en œuvre et permet de mesurer un certain nombre de paramètres racinaires comme la longueur, le poids, le diamètre, les distances entre les racines, etc. mais ne permet pas d'estimer la variabilité spatiale du système racinaire.

Il existe une méthode moins lourde qui permet de cartographier les impacts racinaires visualisés sur un profil de sol à l'aide d'une grille (Chopart, 1989). Cette méthode initialement proposée par Böhm, (1976) et adoptée par Tardieu et Manichon, (1986) permet une évaluation de la variabilité de l'enracinement dans le profil sans nécessiter de transport d'échantillons de sol et d'extraction de racines par des procédés assez lourds de tamisage sous l'eau. Son principal défaut est qu'elle ne donne pas accès directement à la longueur volumique racinaire et à la biomasse racinaire, ce qui fait qu'elle nécessite l'ouverture d'une tranchée. Or, la RLD est une variable pertinente couramment utilisée pour évaluer l'accès à l'eau et aux éléments nutritifs (Barley, 1970). Cette méthode est généralement utilisée dans les approches de modélisation visant à estimer la densité volumique de longueur racinaire à partir des impacts racinaires comptés sur des profils de sol (Chopart *et al.*, 2008a, 2008b; Chopart et Siband, 1999; Dusserre *et al.*, 2009). Ainsi dans la présente étude, nous avons adopté cette méthode de phénotypage chez le mil cultivé en plein champ pour développer un modèle mathématique d'estimation de la RLD à partir de la densité d'impacts des racines (RID) tout en prenant en compte l'orientation des racines dans le sol et la profondeur d'échantillonnage racinaire.

Tableau 2: Vue d'ensembles des techniques de phénotypage racinaire existantes. source : (Paez-Garcia *et al.*, 2015) modifiée

| Système de culture des plantes | Milieux de croissance (localisation) | Débit | Destructif / Dimensionnalité | Description | Publications |
|--|--|----------------|-------------------------------------|---|--|
| 1 Rhizotrons | Substrat (laboratoire, champ) | Faible à Moyen | Non/ 2D | Les rhizotrons sont composés d'une succession de plaques enfermant une mince couche de substrat dont au moins l'une des plaques externes est transparente. Le système racinaire se développe en partie ou en totalité contre cette plaque transparente, ce qui permet son imagerie. Au champ, le rhizotron peut en fait être une tranchée complète le long de laquelle la croissance du système racinaire est observée. | Neufeld <i>et al.</i> , (1989) Belgrand <i>et al.</i> ,(1989) |
| 2. Rhizoscope | Milieu liquide +support solide (billes de verre) (laboratoire) | Fort | Non/ 2D | Ce système s'apparente à un rhizotron. La principale différence est que le substrat de croissance est remplacé par des billes de verre transparentes entre lesquelles circule un milieu liquide. Les billes peuvent être enlevées pour exposer le système racinaire afin de faciliter l'imagerie et/ou l'échantillonnage. | Audebert <i>et al.</i> , (2010) |
| 3. Observatoire de croissance et de luminescence des racines (GLORoots) | Sol (laboratoire) | Moyen | Non/ 2D | Dérivé du principe du rhizotron, ce système utilise des plantes transgéniques bioluminescentes pour visualiser la croissance des racines dans le sol. | Rellán Alvarez <i>et al.</i> ,(2015) |

| | | | | | |
|--|------------------------------|--------|----------|--|---|
| 4. Tomodensitométrie par rayons-X | Sol (laboratoire et serre) | Faible | Non / 3D | Cette technique utilise les rayons X pour représenter la structure des racines dans une colonne de sol. Elle génère des piles de projections qui doivent être combinées et analysées pour reconstruire la structure 3D de l'image. | Mairhofer et Zappala, (2012, 2013) Mooney <i>et al.</i> , (2011) |
| 5. Rhizoponiques | Milieu liquide (laboratoire) | Fort | Non / 2D | Semblable aux systèmes de rhizoscopes en ce sens qu'il combine l'hydroponique et les rhizotrons. Le système est fait d'un tissu de nylon supporté par un cadre en aluminium. L'installation est immergée dans un réservoir rempli de liquide. | Mahtieu et Lobet, (2015) |
| 6. Aéroponique | Air (laboratoire) | Fort | Non / 3D | Dans ce système, les plantes sont cultivées sur n'importe quel type de substrat et les racines sont soumises à une brume régulière pour fournir de l'eau et des nutriments. Le système racinaire est entièrement accessible à tout moment, même s'il s'affaisse en raison de la croissance sans support mécanique. | De Dorlodot <i>et al.</i> (2005) |
| 7. Méthode du pot transparent | Sol (serre) | Fort | Non / 3D | Encore une variante du principe du rhizotron. Ici, les plantes sont cultivées dans des pots transparents remplis de terre ou d'un autre terreau. Les graines sont plantées près de la paroi du pot pour permettre une imagerie à haut débit des racines le long de la paroi transparente du pot. | Richard et Hickey, (2015) |

| | | | | | |
|----------------------------|---------------------------------------|----------------|----------|---|---|
| 8. Rhizoslides | À base de papier (laboratoire, serre) | Fort | Non / 2D | Cette installation consiste à cultiver les plantes sur du papier de germination supporté par des plaques de plexiglas et partiellement immergé dans un milieu nutritif liquide, ce qui permet l'imagerie directe des plantules en croissance sur le papier. | Marié (2014) |
| 9. Shovelomics | Sol (au champ) | Faible | Oui / 2D | Comme son nom l'indique, cette méthode implique l'excavation manuelle et/ou mécanique du système racinaire des plantes dans le sol. Les racines peuvent être mesurées in situ lors de l'excavation ou être phénotypées une seconde fois avec lavage et préparation. | Bucksch <i>et al.</i> , (2014) ; Trachsel <i>et al.</i> , (2011) |
| 10. Rhizolysimètres | Sol (au champ) | Faible à Moyen | Non / 3D | Les rhizolysimètres sont des colonnes en béton, en acier ou en PVC qui sont remplies de terre et utilisées pour la culture des plantes. La colonne peut être équipée de capteurs ou de "fenêtres" permettant l'observation et la mesure de la plante au fur et à mesure de sa croissance. | Eberbach et Hoffmann, (2013) |
| 11. Minirhizotron | Sol (au champ) | Faible à Moyen | Non / 3D | Ce système particulier est basé sur des tubes d'observation transparents qui sont insérés en permanence dans le sol. Ce tube permet le passage d'une caméra pour photographier les racines qui poussent le long du mur du minirhizotron. | Iversen <i>et al.</i> , (2012) ; Maeght <i>et al.</i> , (2013) |

| | | | | | |
|--|----------------|-------|--------|---|--|
| 12. Phenotypage sur profil de sol | Sol (au champ) | Moyen | Non/2D | Des profils sont creusés perpendiculairement à la ligne de semis. Le profil est considéré comme un plan et les racines comme des droites traversant ce plan. Cette méthode permet de cartographier les impacts racinaires sur le profil de sol et permet une évaluation de la variabilité de l'enracinement | Bohm (1976) Tardieu et Manochou (1986) Chopart (1989) |
|--|----------------|-------|--------|---|--|

Chapitre 2

Développement et validation d'un modèle d'estimation de la densité de longueur racinaire du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à partir des impacts racinaires comptés sur profils de sol

Ce chapitre est une partie d'un article qui a été publié dans le journal PLOS One (Faye *et al.*, 2019).

Faye A. Sine B., Chopart J.L., Grondin A., Lucas M., Diedhiou A. Gantet P., Cournac L., Min, D., Audebert A. Kane A. Laplaze L. 2019. Development of a model estimating root length density from root impacts on a soil profile in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br). Application to measure root system response to water stress in field conditions. PLOS ONE journal

CHAPITRE 2 : DEVELOPPEMENT ET VALIDATION D'UN MODELE D'ESTIMATION DE LA DENSITE DE LONGUEUR RACINAIRE DU MIL (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) A PARTIR DES IMPACTS RACINAIRES COMPTE SUR PROFILS DE SOL

I. Introduction

Le mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br) est une culture céréalière domestiquée dans la partie occidentale du Sahel il y a environ 5000 ans (Burgarella *et al.*, 2018). Il est bien adapté au climat tropical sec et aux sols à faible fertilité et joue donc un rôle important pour la sécurité alimentaire dans les régions arides et semi-arides d'Afrique subsaharienne et en Inde. Dans ces régions, le mil est l'une des plus importantes sources d'aliments nutritifs (Anuradha *et al.*, 2018; Yadav *et al.*, 2017) et la culture de base pour près de 100 millions de personnes (Burgarella *et al.*, 2018; Varshney *et al.*, 2017). Le grain de mil est très riche en protéines, en micronutriments essentiels et en calories. Il est également exempt de gluten et possède des propriétés hypoallergéniques (Varshney *et al.*, 2017).

Dans un contexte de changement climatique conduisant à des régimes climatiques imprévisibles et à une hausse importante des températures en Afrique de l'Ouest (Garg *et al.*, 1993; Singh *et al.*, 2017), le mil pourrait jouer un rôle encore plus important pour la sécurité alimentaire car il peut résister à des conditions chaudes et sèches qui entraîneraient l'échec des autres cultures céréalières comme le maïs ou le sorgho. Cependant, le mil est loin derrière les autres céréales en termes d'amélioration génétique et son rendement reste faible.

Le système racinaire joue un rôle important dans l'adaptation du mil aux environnements locaux à risque climatique élevé et où les précipitations moyennes annuelles sont comprises entre 250 à 800mm (Chopart, 1983; Daouda Ousmane *et al.*, 1993; Winkel et Do, 1992). Cependant, il reste difficile de mesurer des caractères racinaires importants d'un point de vue agronomique au champ. En effet, l'estimation du volume de sol accessible à un système racinaire nécessite des informations sur la distance moyenne entre les racines (Barber, 1971; Gardner, 1964, 1960; Newman, 1966), leur répartition spatiale dans le sol, et la densité de la longueur racinaire (RLD) mesurée *in situ*. Cette dernière est un facteur clé pour estimer la capacité d'une plante à extraire l'eau et les éléments minéraux dans le sol (Callot *et al.*, 1982; Chopart, 2004). Cependant, il est difficile de quantifier ce paramètre *in situ* en raison des limitations techniques et de la variabilité des propriétés des racines dans une parcelle. Plusieurs méthodes ont été décrites pour la mesure de RLD (Box, 1996), mais leur utilisation au champ est souvent techniquement difficile et coûteuse. De nombreuses études sur la RLD sont basées sur des observations sur des minirhizotrons, qui sont souvent biaisées du fait que les racines ont toutes tendance à avoir une distribution atypique (Bragg *et al.*, 1983; Taylor et Böhm, 1976).

Une méthode d'estimation de la RLD basée sur la densité des impacts racinaires (RID) et prenant en compte l'orientation des racines (anisotropie) a été développée et validée sur le maïs (Chopart et Siband, 1999), la canne à sucre (Chopart *et al.*, 2008a), le sorgho (Chopart *et al.*, 2008b), et le riz pluvial (Dusserre *et al.*, 2009). Cette méthode est inspirée des travaux antérieurs de Van Noordwijk, (1987) qui s'appuient sur des travaux de biométriciens (Lang et Melhuish, 1970) pour montrer que la longueur cumulée des racines présentes dans un cube de sol est liée au nombre d'impacts des racines sur les trois faces perpendiculaires du cube. Ainsi, il a formulé des relations mathématiques entre les densités d'impact sur les faces du cube et le degré d'anisotropie de ces racines (orientation préférentielle), et entre les densités d'impact, l'anisotropie et la longueur des racines. Ce modèle permet ainsi d'estimer la longueur des racines dans le cube à partir de mesures sur une seule face à condition que le degré d'anisotropie et la direction préférentielle des racines soient connus.

L'objectif de ce travail est d'appliquer la méthode de Van Noordwijk, (1987) sur le mil cultivé pour développer une méthodologie robuste pour quantifier la RLD en plein champ. De manière spécifique, il s'agira de relier les RLD des impacts racinaires comptés sur profils de sol au champ, en utilisant des modèles de régression et des modèles géométriques et d'utiliser ces méthodes pour décrire le développement et la distribution spatiale du système racinaire de quatre variétés de mil à savoir Thialack2, Souna 3, Gawane et SL87. Les modèles développés ont ensuite été validés sur la base d'un jeu de données différent (cinq autres variétés: IBV8004, GB8735, ISMI9507, SL423, SL28 en plus de la souna3) et dans conditions assez différentes de celles du calage des modèles.

II .Matériels et méthodes

Deux essais de calibration (en hivernage 2016) et de validation (en contre saison chaude 2017) ont été conduits au Sénégal, sur la sole D1 du Centre National de Recherche Agronomique (CNRA) de Bambey (14°42N, 16°28W).

II.1. Matériel végétal

Quatre variétés de mil ont été utilisées pour la calibration du modèle : Souna3, Gawane, Thialack2 et la lignée SL87 (Tableau 3). Six autres variétés ont été testées lors de la validation du modèle : Souna 3 (variété commune aux deux expériences), IBV8004, GB8735, ISMI9507, SL423 et SL28 (Tableau 3). Ces variétés, traditionnelles et améliorées, sont toutes des variétés à cycle court et dont les caractéristiques sont décrites dans le tableau 3 ci-dessous.

Tableau 3: Caractéristiques des variétés de mil utilisées dans cette étude.

| Variétés | Origine | Cycle (Jours) | Nature génétique | Hauteur maximale (cm) |
|------------------|---------|---------------|--------------------|-----------------------|
| Souna3 | Senegal | 85-95 | Synthétique | 240 |
| Gawane | Senegal | 85 | Composite | 250 |
| Thialack2 | Senegal | 95 | Composite | 250 |
| SL87 | Senegal | - | Landrace | 242 |
| SL423 | Senegal | - | Landrace | 253 |
| IBV8004 | Senegal | 75-85 | Synthétique | 220 |
| GB8735 | Niger | 70 | Variété améliorée | 150 |
| ISMI9507 | Senegal | 85 | Synthétique | 220 |
| LCICMB1 | Niger | - | Lignée consanguine | 142 |
| ICMB98222 | Niger | - | Lignée consanguine | 110 |

II.2. Conditions expérimentales

Les essais de calibration et de validation ont été conduits à la station expérimentale du CNRA/ISRA de Bambey (Sénégal) (14°42' N ; 16° 28' W) durant la saison des pluies 2016 (Juillet à Octobre 2016) et en contre saison chaude 2017 (d'Avril à Juillet) sur sol « Dior », qui prévaut dans les zones nord du Sénégal. De par ses caractéristiques physico-chimiques, ce sol est représentatif des sols sahéliens de l'Afrique de l'Ouest (Pieri, 1986) où la culture du mil occupe une place importante. Il s'agit d'un sol ferrugineux tropical faiblement lessivé et perméable, caractérisé par des teneurs faibles en matière organique (0,2 à 0,5 %) et en azote total (0,19 en surface à 0,07 % en profondeur). Cependant, les teneurs en phosphore sont très faibles (Chopart, 1980; Diouf, 2000). La faible teneur en matière organique, associée à une teneur en argile également faible (2 à 5,6 %), se traduit par un complexe absorbant pauvre (capacité d'échange cationique faible, 1 à 3 méq 100 g⁻¹) et un faible pouvoir tampon avec une acidité fréquente. La capacité de rétention hydrique est également limitée (avec 75 mm d'eau utile sur 1 m de profondeur (Dancette, 1978), du fait du fort pourcentage de sables (91-94 %).

Des précipitations faibles et irrégulières ont été enregistrées dans l'essai 2016 où la culture a fortement manqué d'eau surtout en fin de cycle (figure 3A). Ceci se traduit par une réduction de l'humidité relative de l'air à la fin du cycle cultural (figure 3B). Ainsi, les pertes d'eau dues au

déficit de saturation de l'air et pouvant provoquer un stress hydrique ont été compensées par arrosage (figure 3C). Les simulations du bilan hydrique à l'aide du modèle de bilan hydrique PROBE (Chopart et Vauclin, 1990) ont montré une diminution du taux de satisfaction des besoins en eau de la plante en fin de cycle (AET/MET, figure 3D). Durant l'essai 2017, la culture a bénéficié d'un apport d'eau suffisant par irrigation régulière ajoutée à de fortes pluies enregistrées en fin de cycle (à partir du 27 juin) (figure 3). Durant les périodes d'étude, la température moyenne était proche de 30° C en 2016 comme en 2017 avec un écart maximum d'environ 2.2°C en milieu de cycle (45JAS) (figure 3A). Cette température est favorable au développement du mil (Pearson, 1975; et Squire, 1989).

Les pratiques culturales locales telle que le travail du sol et la fertilisation chimique ont été appliquées tel que recommandées pour la culture du mil (Debieu *et al.*, 2018).

La préparation du sol a consisté en un labour léger et un hersage.

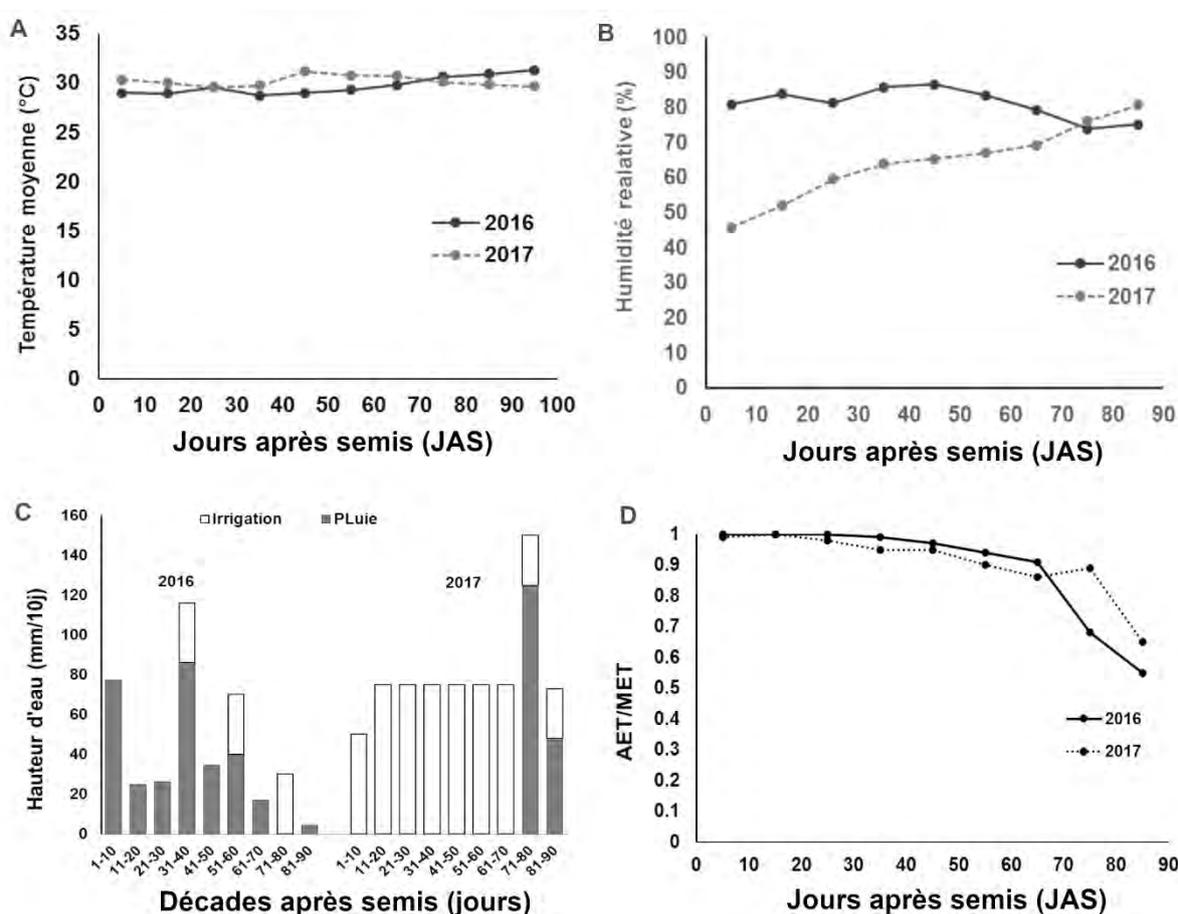


Figure 3: Données climatiques de l'essai de calibration (2016) et de validation (2017) du modèle

Evolution de la température (A), de l'humidité relative (B), répartition décadaire de la pluviométrie et des irrigations au cours des deux essais (C), taux de satisfaction des besoins en eau des cultures (rapport entre évapotranspiration réelle quotidienne / maximale (AET/MET) (D).

II.3. Dispositif expérimental :

L'essai de calibration a été disposé en blocs complets randomisés avec quatre blocs de quatre parcelles élémentaires chacun, soit 16 parcelles élémentaires au total. Les variétés étaient représentées chacune sur quatre parcelles élémentaires. La parcelle élémentaire comporte 25 (=5*5) poquets, avec une géométrie de semis de 0,8 m entre les lignes et 0,8 m sur la ligne. Deux plants sont laissés par poquet au démarrage sur 5 graines semées. La parcelle élémentaire (figure 4) avait une superficie de 16 m² (4m x 4 m) dans laquelle est délimitée une parcelle utile centrale de 4.8 m². Dans cette parcelle utile, ont été réalisés les mesures et les prélèvements de racines. Les parcelles élémentaires sont séparées de 1.6m de même que les blocs. Ainsi la surface totale de l'essai est de 400 m² ((16m² *4*4) + 144 m²).

Un dispositif expérimental similaire à celui de l'essai de calibration a été adopté lors de validation des modèles obtenus. Les plantes ont été disposées suivant un dispositif en blocs complètement randomisés avec 3 blocs et 18 parcelles élémentaires séparées de 1,6 m de même que les blocs. Chaque variété était représentée également sur trois parcelles élémentaires.

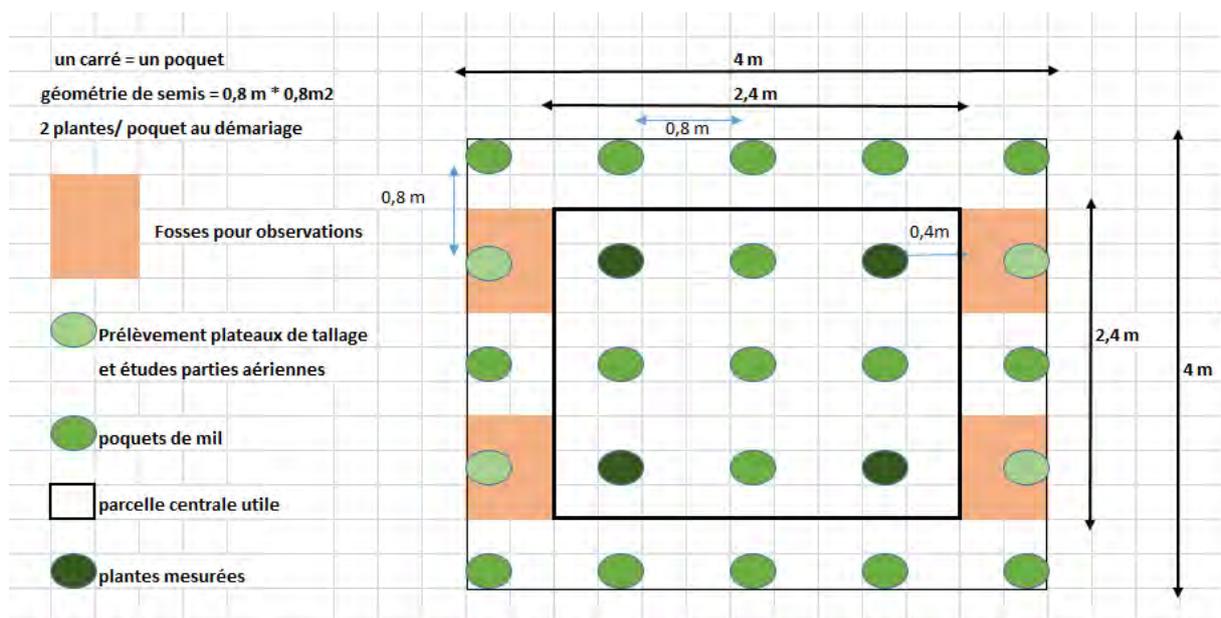


Figure 4: Schéma typique d'une parcelle élémentaire avec indication de ses différentes composantes

II.4. Echantillonnage des racines mesurées *in situ* pour l'élaboration du modèle

Nous avons adapté une méthode décrite précédemment pour estimer la RLD à partir des impacts entre les racines et la surface d'un profil de sol (densité d'impacts des racines ou RID, Chopart *et al.*, 2008a, 2008b; Chopart et Siband, 1999; Dusserre *et al.*, 2009; Tennant, 1975).

II.4.1. Méthode d'échantillonnage

Deux dates de prélèvement des échantillons racinaires ont été retenues correspondant respectivement au stade de floraison (60 JAS) et au stade de maturité (80 JAS) pour le mil Souna. Les variétés étudiées étant toutes des variétés à cycle court, aucune distinction particulière n'a été faite concernant les dates de prélèvement. Les cubes de sols ont été prélevés à six niveaux de profondeurs (10 cm, 30 cm, 50 cm, 70 cm, 90 cm et 110 cm) à la première date de prélèvement et à sept niveaux (10 cm, 30 cm, 50 cm, 70 cm, 90 cm, 110 cm et 130 cm) à la dernière date de prélèvement. Ces points de prélèvements ont été jugés représentatifs de l'ensemble de la surface du profil. Pour chaque variété, les mesures ont été répétées quatre fois (4 plantes par mesure et par variété), ce qui fait un total de 16 plantes par mesure. A chaque niveau d'échantillonnage, les cubes de sol étaient situés à 10 cm et 30 cm de part et d'autre de la ligne de semis. Ainsi 412 échantillons au total ont été obtenus correspondant à deux dates, quatre variétés, quatre répétitions, deux distances de la ligne de semis, six à sept profondeurs de sol selon la date. Les mesures répétées ont été ramenées à une moyenne (même variété, même date et même position), ce qui a conduit à 103 données. En définitive, le travail a porté sur 70 données moyennes car 30 répétitions d'échantillons contenaient moins de trois racines sur l'une des faces du cube.

Le même protocole a été utilisé pour l'essai de validation, sauf que des mesures ont été effectuées à quatre dates d'échantillonnage (21, 40, 60 et 80 JAS) à huit profondeurs de sol allant de 10 à 160 cm. Les mesures ont été répétées trois fois par variété (792 cubes au total). Les échantillons de sol contenant moins de trois racines sur toutes les faces du cube n'ont pas été considérés.

II.4.2. Prélèvement des cubes de sol

La procédure d'échantillonnage standard du RID et du RLD est basée sur l'extraction de cubes de sol non perturbés de 10^{-3} m^3 à partir de profils de sol creusés perpendiculairement aux lignes de semis (figure 5A) à l'aide de pelles et de machettes ou de couteaux à lame longue. La machette a été maintenue tranchante pour permettre un meilleur nivellement du profil et une meilleure section des racines rencontrées. Ainsi, seuls les bouts des racines traversant le profil apparaissaient sous la forme d'impacts racinaires (figure 5A). Le but de cette méthode est de mettre en évidence les caractéristiques des diverses couches constituant le champ, d'examiner la façon dont elles sont exploitées par les racines et d'évaluer dans la mesure du possible les causes de leur différenciation. Les cubes (pièces métalliques en acier à 3 faces de 10 cm d'arête avec des bords tranchants) prévus pour les prélèvements (figure 5BC) ont été positionnés aux différentes zones d'échantillonnage prévues et enfoncés délicatement dans le profil à l'aide de coups de marteau jusqu'à ce que leurs faces verticales-transversales soient alignées avec le profil du sol (figure 5D). Ils sont ensuite extraits avec un débordement de terre aux trois côtés ouverts du cube. Cet excès de terre est ensuite

rasé avec un couteau tranchant afin de former un moule aux dimensions du cube tout en évitant également de remanier le sol (figure 5E). Les bords tranchants de ces cubes d'acier permettent de faciliter leur pénétration dans le profil et la section des racines rencontrées sans perturber la structure du sol et la distribution des racines dans le sol. Un deuxième échantillon est prélevé à la même profondeur et à la même distance de la plante, mais avec les côtés ouverts orientés dans la direction opposée, afin d'avoir des plans de sol ouverts sur les six côtés du cube. Les références spatiales (distances au poquet et profondeur) des cubes ainsi enfoncés ont été matérialisées à l'aide de marqueurs sur lesdits cubes.

Pour chaque cube de sol, le nombre d'impacts (nombre de racines coupant un plan, NI) de chaque côté (transversal, longitudinal et horizontal) a été compté immédiatement après l'échantillonnage.

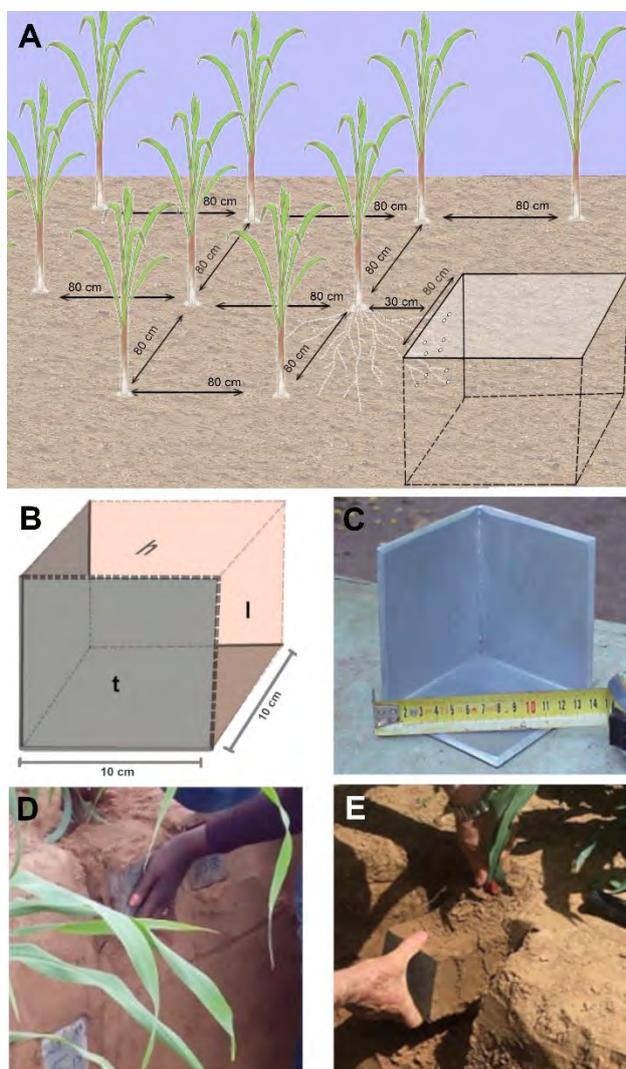


Figure 5: Méthode de comptage de la densité des impacts racinaires (RID) utilisée pour la modélisation de la densité de longueur racinaire (RLD)

(A) Plan expérimental et profil de tranchée pour le prélèvement de racines, (B) et (C) dispositif de prélèvement dans le profil du sol, avec des côtés orientés en fonction de la surface du sol et de la rangée de plantes (H : horizontal, L : longitudinal, T : transversal), (D) et (E) processus de prélèvement de racines.

II.5. Mesure des paramètres racinaires

I.5.1. Comptage des impacts racinaires

Les impacts racinaires observés sur chacune des trois faces du cube de sol ont été dénombrés et classés en racines grosses (diamètre, $d > 1$ mm) et fines (diamètre $d < 1$ mm) (photo 2). Pour faciliter l'opération de comptage, une mini grille de 4 mailles de 25 cm^2 ($5\text{ cm} \times 5\text{ cm}$) est posée sur la face observée, divisant chaque face du cube en quatre. Cette dernière a été aspergée d'un petit jet d'eau à l'aide d'une pissette, à chaque fois que nécessaire, pour une meilleure visibilité des racines lors du décompte. A la fin du comptage, les deux cubes de même coordonnées (horizons et distances au pied), mais de part et d'autres de la ligne de semis ont été mis dans un même sac portant leurs références (parcelle, variété, distances au poquet, profondeur).



Photo 2: Comptage des impacts racinaires sur les trois faces des cubes de sol.

II.5.2. Mesure de la longueur des racines

Les racines ensachées ont été lavées et débarrassées des particules terreuses grâce à une technique conventionnelle de tamisage sous l'eau. Les refus de tamis contenant les racines de mil ont été ensuite transportés au laboratoire. Les autres impuretés (racines mortes, racines d'autres plantes, débris organiques, etc.) y ont été minutieusement éliminées à l'aide de pinces. Les racines ainsi épurées ont été portées à turgescence et scannées grâce à un scanner spécialisé doté d'un double système d'éclairage. Cette fonctionnalité permet l'obtention d'images de précision, facilement exploitables. Ces dernières ont été analysées sous le logiciel WinRhizo V4.1 C PRO (© Instruments Regent Inc. Canada) qui permet la détermination de plusieurs paramètres racinaires :

diamètre, surface, volume, longueur, etc. La longueur des racines a été le seul paramètre retenu pour la présente étude.

II.6. Elaboration des modèles

Un modèle a été développé pour établir une relation entre les impacts racinaires (densités d'impacts des racines, RID) comptés sur les deux plans verticaux des cubes (plan longitudinal (l) et plan transversal (t)) et la densité mesurée de la longueur des racines (RLD_m) contenues dans les échantillons de cubes de sol recueillis.

Les RLD des racines fines et grosses ont été calculées sur la base du RID mesurée dans un plan vertical du sol en utilisant d'abord une relation empirique directe, puis en considérant la distribution racinaire (anisotropie, orientation préférentielle des racines (P) comme proposé par Lang et Melhuish (1970).

II.6.1 Modèle empirique

L'établissement du modèle empirique consiste à faire des régressions empiriques simples à la recherche d'une relation linéaire liant les impacts racinaires dénombrées (RID) sur les trois faces des cubes de sol et les densités de longueur racinaire effectivement mesurées (RLD_m).

II.6.2 Modèle géométrique

Ce type de modèle est basé sur l'orientation des racines dans l'espace sol. L'élaboration de la relation entre les impacts racinaires (RID) et la densité de longueur racinaire (RLD) a donc nécessité de déterminer au préalable deux indices : l'indice d'anisotropie (AN) et l'indice d'orientation préférentielle des racines (P).

L'indice d'anisotropie utilisé est déterminé par la formule proposée par Van Noordwijk, (1987) sur la base du nombre d'impacts racinaires comptés sur les trois faces perpendiculaires du cube RID_x , RID_y , RID_z et la moyenne des RID_m comptés sur ces trois faces :

$$AN = \sqrt{\frac{(RID_x - RID_m)^2 + (RID_y - RID_m)^2 + (RID_z - RID_m)^2}{6 RID_m^2}}$$

Equation 1: Indice d'anisotropie des racines (Eq1)

Cet indice d'anisotropie prend des valeurs qui sont comprises entre 0 et 1 et donne une idée de la répartition des racines dans le sol. Lorsque sa valeur est égale à 1, les racines sont parallèles entre elles et se développent alors dans une seule direction. Par contre, quand les racines se développent de façon uniforme dans toutes les directions, l'isotropie est obtenue avec un AN qui tend vers 0. Dans ce cas, Melhuish et Lang, (1968) et Van Noordwijk, (1987), ont démontré que la RLD peut

être calculée (RLD_c) à partir de la RID mesurée sur une seule face (x) du cube en tenant compte d'un indice d'orientation préférentielle P_x .

Un indice de direction préférentielle verticale (P_v) a été calculé pour les deux plans verticaux (l et t) sur la base des impacts racinaires comptés sur trois faces d'un cube de sol (l, t et horizontal, h) comme suit :

$$P_v = \frac{2 * RID_h}{RID_t + RID_l}$$

Equation 2: Indice d'orientation préférentielle des racines (Eq2)

Si $P_v > 1$ ou < 1 , les racines ont une orientation préférentielle parallèle ou perpendiculaire par rapport au plan de référence v. Suivant que la valeur de P_v soit $=$, $>$ ou $<$ à 1, trois équations peuvent être considérées pour calculer RLD_c à partir de RID_v de toutes les valeurs P_v (Melhuish and Lang, 1968; Van Noordwijk, 1987)). Ces équations sont utilisées pour RLD_c à partir de P_v et de RID_v . Elles peuvent être combinées dans une relation générale à l'aide d'un coefficient synthétique d'orientation des racines (CO) dépendant des valeurs de l'indice P_v , comme décrit dans l'équation (3):

- Pour $P_v > 1$: $RLD = RID(16P_v^2 + 2P_v + 1)/(10P_v + 5)$ (Eq3a)

- Pour $P_v < 1$: $RLD = RID(3P_v^2 + 2P_v + 1)/(2P_v + 1)$ (Eq3b)

- Pour $P_v = 1$ (distribution isotropique) $RLD = 2 * RID$

Equation 3: Modèle de calcul de RLD suivant les valeurs de P_v (Eq3c)

$$RLD = RID * CO$$

Equation 4: Modèle global (Eq4)

II.7. Qualité des modèles obtenus

La qualité des relations entre les valeurs de RLD mesurées sur les cubes de sol (RLD_m) et celles calculées à l'aide des modèles développés (RLD_c) a été évaluée en prenant en compte la pente, l'intercept, et le coefficient de détermination (R^2). Quatre statistiques différentes ont été utilisées pour analyser plus en détail la performance de nos modèles :

- L'indice d'efficacité de Nash – Sutcliffe NE est une statistique largement utilisée et fiable pour évaluer la qualité de l'ajustement des modèles (Nash and Sutcliffe, 1970), Il varie de $-\infty$ à 1, $NE = 1$ étant la valeur optimale. Les valeurs comprises entre 0,0 et 1,0 sont généralement considérées comme des niveaux de performance acceptables, tandis que les valeurs $< 0,0$ indiquent que la valeur moyenne observée est un meilleur prédicteur que la valeur simulée, ce qui indique une performance inacceptable. Dans le cas de procédures de régression (c'est-à-dire lorsque la somme totale des carrés peut être divisée en composantes

d'erreur et de régression), l'efficacité de Nash – Sutcliffe est équivalente au coefficient de détermination (R^2), se situant ainsi entre 0 et 1. NE a été calculé comme suit:

$$NE = \frac{\sum_{i=1}^n (RLDm_i - Mean(RLDm))^2 - \sum_{i=1}^n (RLDc_i - RLDm_i)^2}{\sum_{i=1}^n (RLDm_i - Mean(RLDm))^2}$$

Equation 5: Coefficient d'efficacité de Nash.

(Eq5)

où Mean(RLDm) et Mean(RLDc) sont les densités moyennes mesurées et calculées des longueurs de racines et n, la taille de l'échantillon étudié ;

- L'erreur quadratique moyenne (RMSE) est une mesure de la différence relative entre les valeurs estimées par un modèle et les valeurs effectivement observées (Loague et Green, 1991). Si les réponses prévues et observées sont très proches, la RMSE sera faible. Si les réponses prévues et vraies diffèrent considérablement, du moins pour certaines observations, la RMSE sera élevée. Une valeur de zéro indiquerait un ajustement parfait (Loague et Green, 1991). Elle est exprimée en % avec des valeurs < 10% considérées comme très bonnes et des valeurs > 25% considérées comme mauvaises. La normalisation de RMSE facilite la comparaison entre des ensembles de données ou des modèles à différentes échelles. Nous avons calculé une RMSE normalisée (NRMSE) à l'aide de la formule qui suit :

$$NRMSE = \frac{100}{\max(RLDm) - \min(RLDm)} \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (RLDc_i - RLDm)^2}{n}}$$

Equation 6: L'erreur quadratique moyenne normalisée.

(Eq6)

Où max(RLDm) et min(RLDm) sont les valeurs maximales et minimales des valeurs observées.

- L'erreur absolue moyenne mesure l'ampleur moyenne des erreurs dans un ensemble de prédictions, sans tenir compte de leur direction. Si la valeur absolue n'est pas prise en compte (les signes des erreurs ne sont pas supprimés), l'erreur moyenne devient l'erreur moyenne du biais (MB) et est généralement destinée à mesurer le biais moyen du modèle. MB peut prendre des valeurs négatives. Dans ces conditions, les modèles sous-estiment les valeurs attendues. Nous avons calculé un MB comme suit :

$$MB = 100 \frac{\sum_{i=1}^n (RLDc_i - RLDm_i)}{n \text{Mean}(RLDm)}$$

Equation 7: L'erreur moyenne du biais

(Eq7)

NRMSE et MB prennent des valeurs comprises dans l'intervalle 0 à ∞, des valeurs faibles et proches de 0 sont meilleures et indiquent une bonne estimation des valeurs attendues.

- L'indice d'accord (d) est le rapport de l'erreur quadratique moyenne et de l'erreur potentielle (PE) multiplié par n (nombre d'observations), puis soustrait de 1 (Willmott *et al.*, 2012). L'indice d'accord varie de -1 à 1, les valeurs d'indice plus proches de 1 indiquant que les valeurs modélisées correspondent mieux aux observations. L'indice d surmonte l'insensibilité de l'efficacité de Nash Sutcliffe (NE) et du coefficient de détermination (R2) aux différences dans les moyennes et les variances observées et simulées du modèle. Il a été calculé comme suit :

$$d = 1.0 - \frac{\sum_{i=1}^n (|RLDc_i - RLDm_i|)}{\sum_{i=1}^n (|RLDm_i - Moy(RLDc)| + |RLDc_i - Moy(RLDc)|)}$$

Equation 8: Index of agreement (l'indice d'accord)

(Eq8)

II.8. Analyses statistiques

Excel 2013 (Microsoft Corporation) a été utilisé pour l'épurement et la synthèse des données, pour calculer les indices d'anisotropie et d'orientation préférentielle et pour développer et tester les modèles obtenus. Les logiciels SPSS (IBM SPSS Statistics pour Windows, version 24.0) et R (R Development Core Team (2008). URL <http://www.R-project.org>) ont été utilisés pour étudier les relations entre les indices de direction et les facteurs expérimentaux par une analyse de variance et un test d'indépendance de Student au seuil de 5 %. Pour l'étude d'élaboration du modèle, la qualité des relations entre les valeurs RLD mesurées dans les cubes de sol (RLDm) et celles estimées (RLDc) a été évaluée en prenant en compte la pente, l'interception et le coefficient de détermination (R²). Le coefficient d'efficacité de Nash (NE), l'erreur quadratique moyenne normalisée (NRMSE) le biais moyen (MB) et l'indice d'accord (d) ont servi à comparer les écarts entre les valeurs mesurées (RLDm) et estimées par le modèle (RLDc).

III. Résultats

III.1. Développement d'un modèle d'estimation du RLD à partir du RID

III.1.1. Diversité du matériel utilisé pour la calibration

Quatre variétés de mil ont été sélectionnées pour mesurer la densité des impactss racinaires (RID) et les densités de longueur de racine (RLDm) et essayer de créer un modèle d'estimation des densités de longueur racinaire en conditions réelles. Pour cela, une analyse préliminaire a été faite pour étudier la diversité des caractéristiques racinaires et aériennes de ces quatre variétés de mil

utilisées. Des différences significatives entre les densités de longueur des racines (RLD) et les densités de biomasse racinaire (RBD) ont été trouvées (figure 6A, B). Certaines variétés présentent un système racinaire plus profond que d'autres. En revanche, aucune différence significative n'a été observée entre les variétés pour des caractères aériens tels que la biomasse (figure 6C). Par conséquent, ces quatre variétés présentant des systèmes racinaires contrastés ont été jugées appropriées pour l'élaboration de modèles.

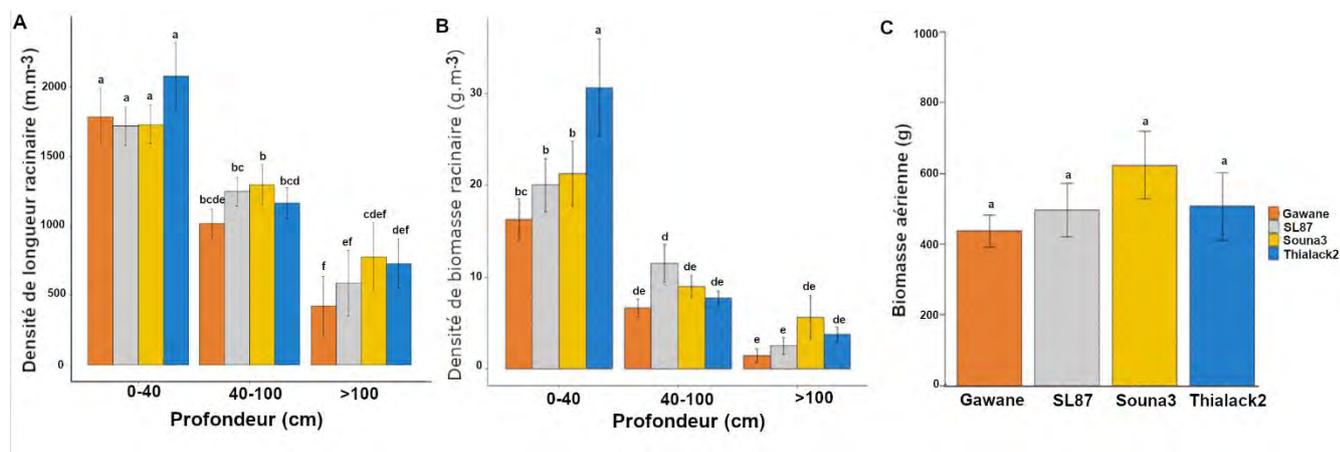


Figure 6: Caractéristiques des différentes variétés utilisées pour la calibration du modèle

(A) Densité de la longueur des racines, (B) densité de la biomasse racinaire et (C) biomasse aérienne. Les données sont l'écart-type moyen \pm /. Les différences significatives (HSD de Tukey) sont indiquées par des lettres différentes. Pour les caractères racinaires, la moyenne des deux dates d'observation (60 JAS et 80 JAS) a été considérée.

III.1.2. Modèle empirique

Le but de cette modélisation est de déterminer la meilleure méthode pour prédire la densité de longueur racinaire (RLD) à partir des impacts racinaires sur un profil. Pour cela, la première approche utilisée consiste à établir une régression empirique simple entre les densités d'impacts de racines (RID) des surfaces unitaires des cubes et les RLD correspondantes.

Deux classes de racines (grosses (> 1 mm) et fines (< 1 mm)) ont été considérées. La régression linéaire simple entre le nombre d'impacts (NI) comptés pour toutes les racines dans un plan vertical et les RLDm correspondantes a montré un ajustement peu satisfaisant avec $RLD = 1,83 RID$; matérialisé par un coefficient de détermination $R^2 = 0,575$ (figure 7).

De plus, nous avons effectué le test d'erreur de spécification du modèle (test de Ramsey) et avons obtenu un p -value = 0.0025 (< 0.005) indiquant que le modèle n'est pas bien spécifié signifiant ainsi que d'autres paramètres devraient être inclus dans le modèle pour améliorer la relation entre la RID et la RLD.

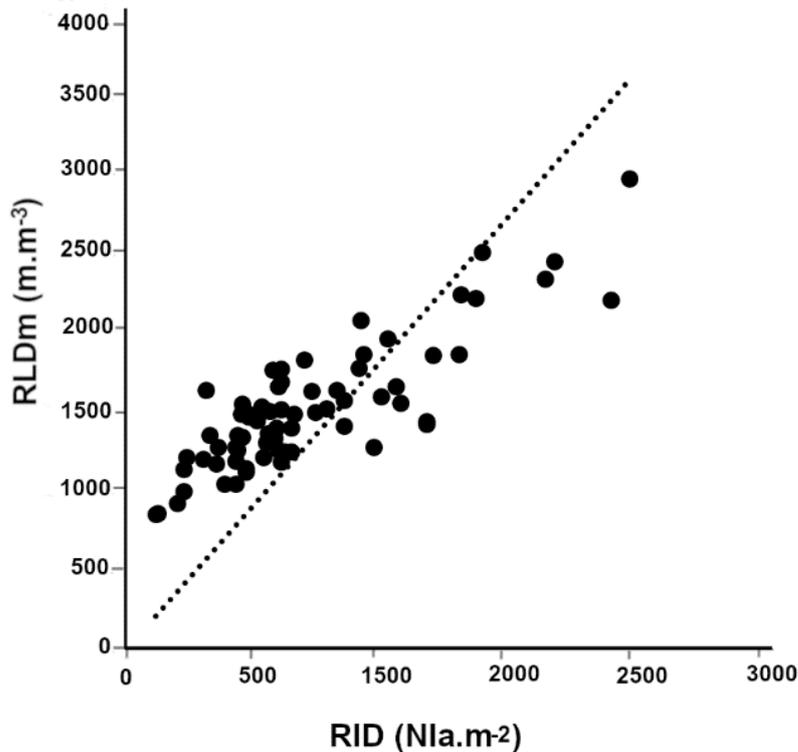


Figure 7: Modèle empirique

Relation entre le nombre d'impacts de racines comptés ($NI\ m^{-2}$) sur une face verticale et la densité de longueur racinaire mesurée (RLDm en $m.m^{-3}$). $N=70$, $R^2=0.54$.

III.1.3. Modèle géométrique

Ce type de modèle permet de prendre en compte l'orientation des racines dans le sol. Etant donné que celle-ci peut être influencée par des facteurs expérimentaux et/ou environnementaux, nous avons ainsi analysé l'impact de la profondeur du sol, des variétés et de la distance au poquet sur l'orientation des racines. Ainsi, sept niveaux de profondeurs de sol comprises entre 10 et 130 cm sont considérés.

L'orientation préférentielle des racines (P_v) est estimée à partir des NI comptés sur les trois côtés d'un cube et est utilisée pour calculer un coefficient d'orientation des racines (CO_v). La direction principale de croissance des racines estimée par le coefficient P_v n'est pas significativement différente entre les variétés, les dates de mesure (60 JAS et 80 JAS) ou les distances à la plante (10 ou 30 cm; Tableau 4). Les résultats ont montré que seule la profondeur avait un effet significatif sur la variabilité de P_v . Par conséquent, les résultats de toutes les variétés, les dates de mesure et les distances d'échantillonnage ont été regroupés et seule l'analyse de la relation entre la profondeur et l'orientation de la croissance des racines a été réalisée.

Tableau 4: Variation de l'indice d'orientation racinaire du mil suivant les facteurs environnementaux.

Test ANOVA sur les indices d'orientation préférentielle (P) des faces verticales (v) des racines selon les facteurs expérimentaux

| | Variétés | Date (JAS) | Distances à la plante | Profondeur (m) |
|----------------------------------|----------|------------|-----------------------|--------------------|
| P_{v_f} | 0.1111 | 0.3623 | 0.4755 | 0.2118 |
| P_{v_g} | 0.9056 | 0.945 | 0.05518 | 0.001043 ** |
| P_{v_t} | 0.1841 | 0.4088 | 0.2142 | 0.004909 ** |

Racines fines (P_{v_f}), grosses (P_{v_g}) et toutes les racines (P_{v_t})

La valeur de probabilité en gras est significative au seuil de 5%.

III.1.3.1. Orientation des racines de mil

En considérant toutes les racines de mil, nous avons trouvé une relation linéaire entre l'indice d'orientation des racines sur un plan vertical (P_{v_t}) et la profondeur (Z en mètres ; figure 8A). Cette relation est donnée par l'équation :

$$P_{vt} = 0.3408 Z + 0.905 \quad R^2 = 0.843 \quad N = 7 \quad (\text{Eq4})$$

Le coefficient d'orientation de la racine (CO_t) est calculé à partir des valeurs de l'indice P_{v_t} (suivant l'équation 2 dans matériels et méthodes) pour chaque valeur de mesures.

Comme le coefficient P_{v_t}, ce coefficient d'orientation (CO_t) dépend étroitement de la profondeur des racines (Z en m). La relation (figure 8B) est :

$$CO_t = 0.471 Z + 1.869 \quad R^2 = 0.839 \quad N = 7 \quad (\text{Eq5})$$

Le CO_t prend des valeurs allant de 1,92 à 0,10 m de profondeur à 2,44 à 1,4 m de profondeur. En surface (0,10m), le coefficient CO_t est proche de 2, ce qui indique que les racines n'ont pas de direction de croissance préférentielle dans les couches arables et qu'elles poussaient graduellement dans une direction verticale avec la profondeur.

III.1.3.2. Orientation des racines fines (d < 1mm)

Pour les racines fines, l'orientation préférentielle des racines (P_{v_f}) dépend peu de la profondeur du sol (figure 8A). Il est proche de 1, indiquant une faible direction préférentielle des racines fines. De même, CO_f a une faible dépendance à la profondeur du sol. Elle est de 2,02 près de la surface à 2,18 à 1,10 mètre de profondeur (figure 8B). Le CO_f a été calculé, comme le CO_t à partir des modèles reliant P à CO (équation 2 dans matériels et méthodes). La relation en fonction de la profondeur (Z) est (figure 8B) :

$$CO_f = 0.089 Z + 2.02 \quad R^2 = 0.118 \quad N = 7 \quad (\text{Eq6})$$

Pour les racines fines, nous avons donc retenu une valeur constante fixe de CO_f égale 2,08. Cette valeur correspond à la valeur moyenne de CO_f .

III.1.3.3. Orientation des racines grosses (d > 1mm)

Pour les racines grosses, la direction des racines (Pv_g) et les coefficients d'orientation des racines (CO_g) dépendent fortement de la profondeur du sol (figure 8A & B) :

$$Pv_g = 1.339 Z + 0.6 \quad R^2 = 0.951 \quad N=7 \quad (\text{Eq7})$$

$$CO_g = 1.937 Z + 1.42 \quad R^2 = 0.839 \quad N= 7 \quad (\text{Eq8})$$

CO_g varie donc de 1,6 à 0,10 m de profondeur à près de 4 à 1,30 m de profondeur. Il est inférieur à 2 en surface ce qui indique que les grosses racines ont tendance à pousser horizontalement près de la surface et que leur croissance devient de plus en plus verticale avec la profondeur du sol comme l'indique le CO_g nettement supérieur à 2 en profondeur (figure 8B).

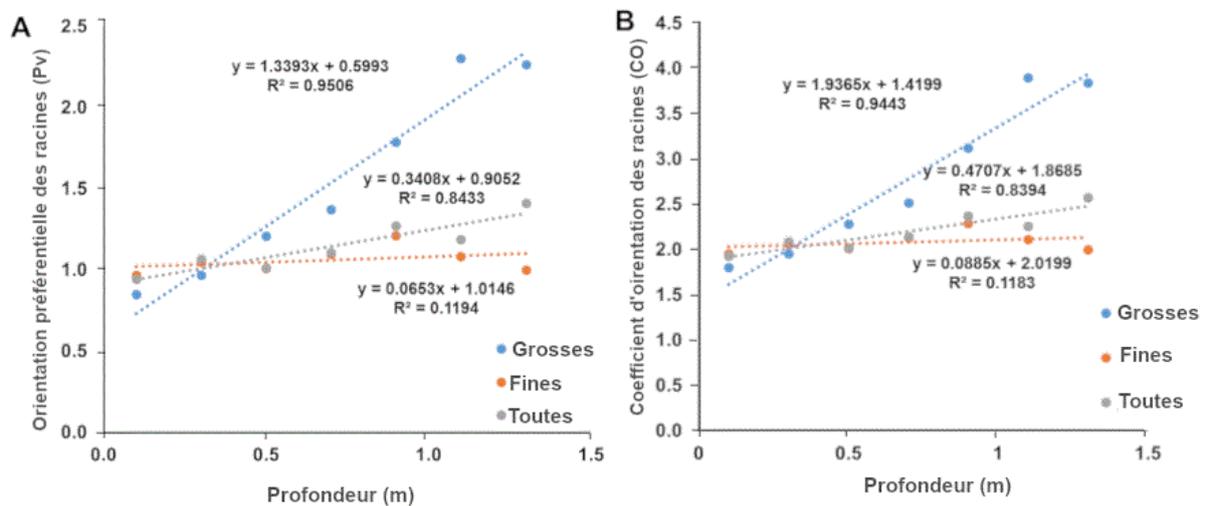


Figure 8: Elaboration de modèles géométriques (toutes les racines du mil: fines et grosses)

A : Relation entre les mesures de profondeur du sol (mètres) et la direction préférentielle de croissance des racines par rapport à un plan vertical (indice Pv). Racines grosses : $Pv_g = 1,339 Z + 0,6$ $R^2 = 0,951$, racines fines : $Pv_f = 0,065 Z + 1,14$ $R^2 = 0,119$, toutes racines : $Pv_t = 0,3408 Z + 0,905$ $R^2 = 0,843$. B : Relation entre les mesures de profondeur du sol (mètres) et le coefficient d'orientation des racines (CO) en fonction de l'indice Pv. Racines grosses : $CO_g = 1,937 Z + 1,42$ $R^2 = 0,839$; Racines fines : $CO_f = 0,089 Z + 2,02$ $R^2 = 0,118$; COt toutes racines = $0,471 Z + 1,869$ $R^2 = 0,839$.

III.1.4 Modèles retenus

Dans l'ensemble, nos résultats indiquent qu'au champ, l'orientation des racines du mil dépend de la profondeur du sol. Cette dépendance à la profondeur de l'orientation des racines est plus marquée chez les racines grosses. Nous avons donc inclus ces informations pour construire quatre modèles d'estimation du RLD à partir du RID sur le plan vertical en tenant compte de la profondeur du sol (Z : profondeur en mètre) :

- **Equation 9: Modèle empirique pour toutes les racines du mil (tout le système racinaire) :**

$$RLD = 1.83 * RID \quad (Eq\ 9)$$

- **Equation 10: Modèle géométrique pour toutes les racines :**

$$RLD = (0.471 * Z + 1.87) * RID \quad Eq\ 10)$$

- **Equation 11: Modèle géométrique des racines fines :**

$$RLD = 2.08 * RID \quad (Eq\ 11)$$

- **Equation 12: Modèle géométrique des racines grosses :**

$$RLD = (1.937 * Z + 1.42) * RID \quad (Eq\ 12)$$

III.2. Validation des modèles

Les modèles élaborés à partir des données obtenues sur quatre variétés pendant la saison des pluies 2016 ont été testés pendant la saison sèche 2017 dans un autre champ et avec différentes variétés afin de maximiser les différences entre les essais de calage et de validation. Nous avons utilisé six variétés dont cinq différentes de celles utilisées pour la calibration des modèles. Les tests de validation des modèles géométriques ont été effectués séparément sur les 6 variétés puis en groupant toutes les variétés ensemble. Pour le modèle empirique, seule la relation de toutes variétés confondues a été testée. La qualité des relations obtenues a été étudiée en tenant compte des paramètres de la régression linéaire (pente, ordonnée à l'origine, R^2) et des tests statistiques (NE, NRMSE, MB et d). Les résultats des tests statistiques sur les différents modèles sont résumés dans le tableau 5 ci-dessous.

Tableau 5: Analyses de la validation des modèles

| Modèle | Type | Variété | n | Régression linéaire | | | Tests statistiques | | | |
|--------------------|---------|----------|-----|---------------------|-----------|----------------|--------------------|-----|------|-------|
| | | | | Pente | Intercept | R ² | NRMSE | MB | NE | d |
| de racines | | | | | | | | | | |
| Empirique | Toutes | Toutes | 166 | 1.11 | -1915 | 0.82 | 13 | 24 | 0.58 | 0.914 |
| Géométrique | Toutes | SL423 | 28 | 1.08 | -1259 | 0.83 | 12 | 12 | 0.77 | 0.93 |
| | | Souna3 | 28 | 1.06 | -1047 | 0.84 | 10 | 11 | 0.79 | 0.94 |
| | | SL28 | 29 | 1.08 | -1253 | 0.87 | 9 | 10 | 0.83 | 0.64 |
| | | IBV8004 | 28 | 1.10 | -1619 | 0.76 | 12 | 12 | 0.70 | 0.90 |
| | | GB8735 | 25 | 1.47 | -3345 | 0.88 | 13 | 11 | 0.77 | 0.93 |
| | | ISMI9507 | 28 | 1.07 | -1064 | 0.73 | 12 | 8 | 0.71 | 0.90 |
| | | Toutes | 166 | 1.11 | -1491 | 0.81 | 9 | 11 | 0.77 | 0.95 |
| Géométrique | Fines | SL423 | 28 | 1.12 | -1229 | 0.80 | 12 | 10 | 0.76 | 0.924 |
| | | Souna3 | 28 | 1.11 | -1228 | 0.84 | 11 | 11 | 0.80 | 0.973 |
| | | SL28 | 29 | 1.14 | -1401 | 0.83 | 10 | 13 | 0.81 | 0.938 |
| | | IBV8004 | 28 | 1.16 | -1754 | 0.78 | 11 | 9 | 0.73 | 0.911 |
| | | GB8735 | 25 | 1.52 | -3464 | 0.89 | 13 | 8 | 0.78 | 0.913 |
| | | ISMI9507 | 28 | 1.13 | -1282 | 0.72 | 13 | 7 | 0.70 | 0.897 |
| | | Toutes | 166 | 1.18 | -1625 | 0.80 | 9 | 10 | 0.76 | 0.921 |
| Géométrique | Grosses | SL423 | 23 | 1.38 | -223 | 0.77 | 15 | 0.1 | 0.60 | 0.833 |
| | | Souna3 | 26 | 1.59 | -269 | 0.33 | 21 | -13 | 0.61 | 0.831 |
| | | SL28 | 26 | 1.21 | -75 | 0.32 | 26 | -9 | 0.73 | 0.905 |
| | | IBV8004 | 21 | 0.77 | 169 | 0.51 | 17 | -7 | 0.28 | 0.726 |
| | | GB8735 | 18 | 0.97 | 60 | 0.59 | 13 | -7 | 0.30 | 0.674 |
| | | ISMI9507 | 24 | 0.94 | 165 | 0.77 | 15 | -22 | 0.41 | 0.811 |
| | | Toutes | 138 | 1.15 | -30 | 0.33 | 21 | -10 | 0.55 | 0.830 |

Caractéristiques des régressions linéaires entre les valeurs RLD mesurées et estimées. Tests statistiques sur les écarts entre les valeurs RLD mesurées et calculées (NRMSE : normalized root mean square error), biais moyen (MB) efficacité de Nash (NE) et l'indice d'accord (d)).

III.2.1. Validation du modèle empirique

La relation entre les valeurs mesurées et estimées par le modèle empirique (figure 9) est de bonne qualité si l'on considère la pente et le R² de la régression linéaire (tableau 5), mais l'ordonnée à l'origine, de près de 2000 m m⁻³, est élevée. Les tests statistiques de comparaison entre valeurs mesurées et calculées s'éloignent de l'optimum, en particulier le MB (tableau 5).

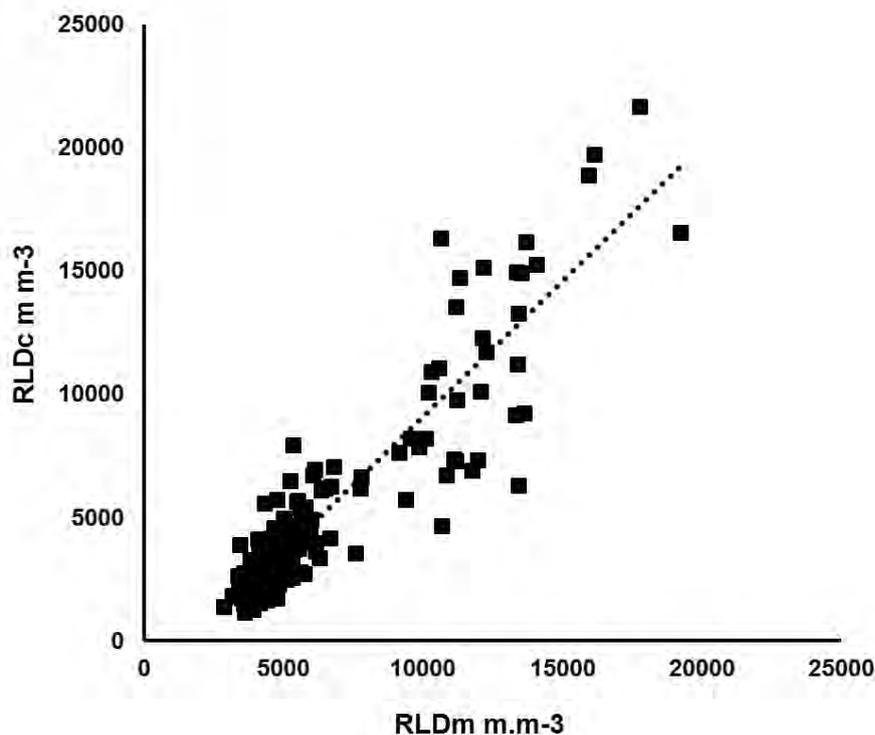


Figure 9: Test du modèle empirique de toutes les racines du mil avec toutes les variétés ensembles

Relation entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées. La droite d'ajustement est : $RLDc = 1.11 RLDm - 1914.9$; $R^2 = 0.823$; $N = 166$.

III.2.2. Validation des modèles géométriques

III.2.2.1 Le modèle toutes racines du mil

Les régressions linéaires de cinq des six variétés testées ont des R^2 supérieurs à 0.73 (tableau 5). Les pentes sont comprises entre 1.06 et 1.1. Ces valeurs légèrement supérieures à 1 sont compensées par des constantes négatives comprises entre - 1047 et -1619 $m.m^{-3}$ (tableau 2). Les valeurs prédites par le modèle sont donc proches des valeurs mesurées au moins dans la gamme des longueurs rencontrées dans cette étude, entre 3000 et 20000 $m.m^{-3}$. Pour des très faibles valeurs de RLD, inférieures à 3000 $m.m^{-3}$, le modèle ne permet pas d'estimer avec précision les RLD à partir des comptages sur une face verticale car l'ordonnée à l'origine n'est pas nulle.

Pour l'une des six variétés testées (GB 8735), la régression entre valeurs mesurées et calculées est moins bonne (figure 10 et tableau 5). Le R^2 est proche de 1 (0.88) mais la pente (1.41) et la constante (-3345 $m.m^{-3}$) s'éloignent nettement de 1 et de 0 respectivement. Les tests statistiques (tableau 5) vont dans le même sens que les indications des régressions linéaires. Considérant les cinq autres variétés, les NRMSE sont inférieurs ou égale à 12%, le biais maximal est de 12%, les valeurs de l'efficacité de Nash et de l'indice d les plus faibles sont de 0.7 et 0.64, respectivement.

La régression linéaire est aussi effectuée en regroupant toutes les variétés. Les valeurs de R^2 , de la pente, de la constante de la régression (tableau 5) ainsi que celles des tests statistiques (NRMSE, MB, NE et d) sont proches de celles obtenues variété par variété. La droite d'ajustement pour toutes les variétés analysées ensemble n'a pas été ajoutée dans la figure 8 car elle est très proche des droites des cinq autres variétés.

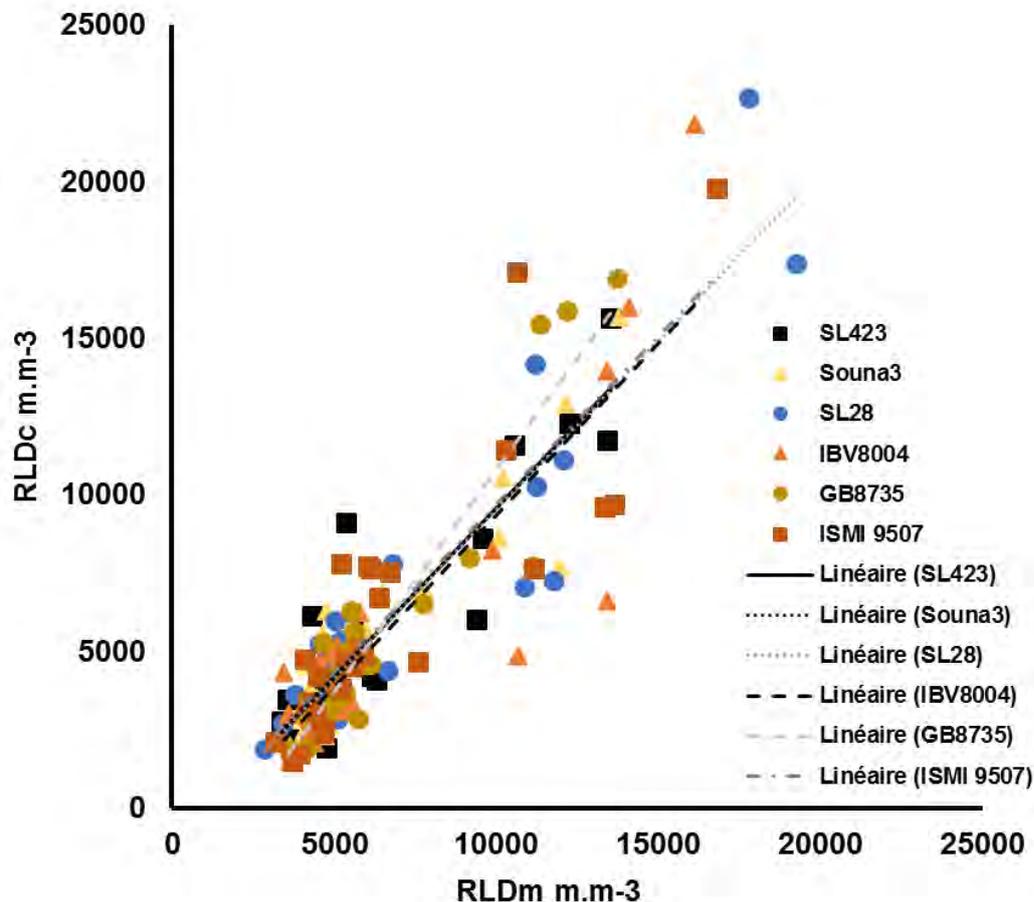


Figure 10: Test du modèle géométrique de toutes les racines du mil

Relations, pour chaque variété, entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées. Les droites sont les ajustements linéaires dont les pentes, constantes et R^2 figurent dans le tableau 5.

Les régressions linéaires entre les densités de longueurs totales des racines fines et grosses, mesurées et prédites par les modèles empirique (figure 9 et tableau 5) et géométrique (figure 10 et tableau 5) donnent des résultats proches, hormis la constante qui est grande avec le modèle empirique.

En revanche, les tests statistiques (NRMSE, MB, NE et l'indice d, tableau 5) montrent que les écarts entre valeurs mesurées et calculées sont nettement plus faibles avec le modèle géométrique qu'avec le modèle empirique. Le biais principal induit par les deux modèles est une sous-estimation de RLD pour de faibles densités d'impactss racinaires, généralement en profondeur (tableaux 5 et 6,

figures 9 et 10). Ce biais est cependant plus faible dans le cas du modèle géométrique dont le CO augmente avec la profondeur. Pour les fortes densités racinaires, l'écart est faible pour les deux modèles (tableau 6), il est un peu plus faible avec le modèle empirique mais, avec le modèle géométrique, l'écart reste limité (environ 4%). Pour les valeurs de RLD plus centrales et plus courantes entre 5000 et 15000 m/m³, les prévisions données par les deux modèles sont très bonnes (figures 9 et 10, tableau 6)

Tableau 6: Comparaison de la prédiction de RLD (valeurs extrêmes) des deux modèles empirique et géométrique.

| Modèle | RLDm (m.m ⁻³) | RLDc (m.m ⁻³) |
|-------------|---------------------------|---------------------------|
| Géométrique | 2000 | 729 |
| | 20000 | 20709 |
| Empirique | 2000 | 305 |
| | 20000 | 20285 |

III.2.2.2 Le modèle relatif aux racines fines (d < 1 mm)

Les résultats obtenus avec le modèle n'estimant que les racines fines (diamètre < 1mm), sont proches de ceux obtenus avec toutes les racines ensemble. Il y'a en particulier de bonnes relations entre les valeurs mesurées et prédites pour toutes les variétés à l'exception de la variété GB 8735 (figure 11, tableau 5). Les tests statistiques sont eux aussi équivalents avec des biais un peu faibles pour les tests avec seules les racines fines qu'avec toutes les racines. Le choix d'un modèle simplifié (Eq 11) avec une relation fixe entre les NI et la RLD basé sur l'hypothèse d'une isotropie des directions des racines fines dans le sol se trouve ici validé.

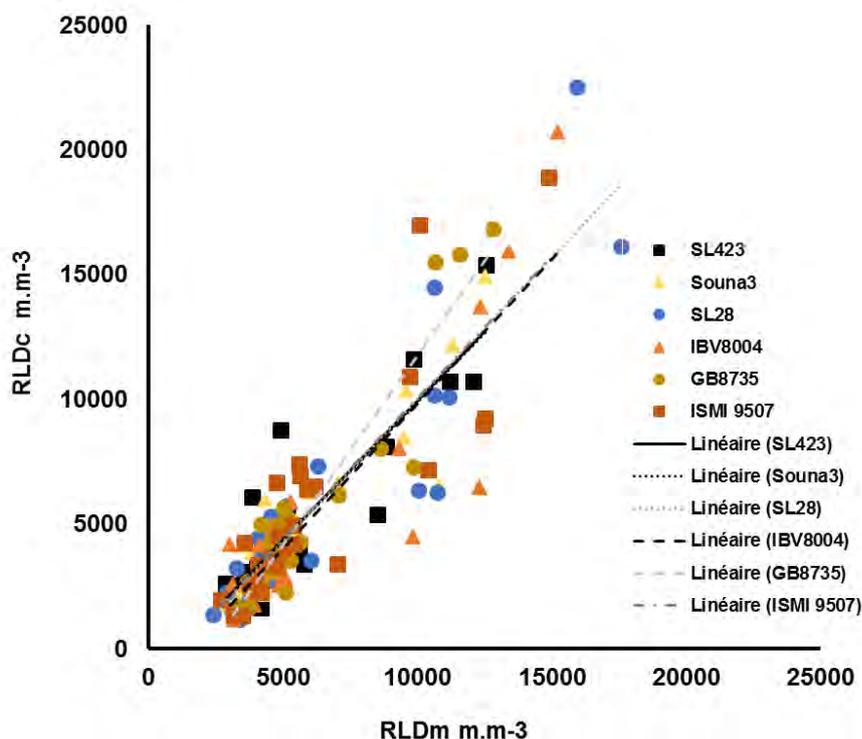


Figure 11: Test du modèle géométrique des racines fines ($d < 1$ mm)

Relations, pour chaque variété, entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées. Les droites sont les ajustements linéaires dont les pentes, constantes et R^2 figurent dans le tableau 5.

III.2.2.3 Le modèle des racines grosses ($d > 1$ mm)

Les RLD des racines grosses ($d > 1$ mm) sont comprises entre 0 à 2000 $m.m^{-3}$, soit environ dix fois plus faibles (figure 12) que celles des racines fines (figure 11). L'étude de calibration du modèle en 2016 a montré que les racines grosses prennent une direction de plus en plus verticale quand leur profondeur augmente. Une première analyse des résultats de 2017 montre que lorsque la densité d'impacts est très faible, en profondeur, la relation entre les valeurs mesurées et les valeurs estimées par le modèle « grosses racines » devient erratique. Il a donc été décidé de limiter l'essai de validation du modèle à un minimum de 70 impacts racinaires par m^2 (correspondant à au moins 3-4 racines sur au moins une face du cube). Cette valeur est faible et correspond à moins d'un impact racinaire par dm^2 (1 impact par carré de 15cm). Le domaine de validité du modèle « grosses racines » sera donc limité aux comptages d'impacts racinaires supérieures à 70 impacts par m^2 . Malgré la suppression des valeurs faibles de RID, le modèle n'estime pas de manière satisfaisante la RLD lorsque les valeurs RLD mesurées sont faibles, inférieures à 500 $m.m^{-3}$. Pour ces valeurs de RLD faibles, les valeurs calculées par le modèle sont très fluctuantes, cependant il n'y a pas de biais significatif puisque les valeurs moyennes de RLDm et RLDc par profondeur sont proches (figure 12). Pour des valeurs plus élevées du RID et de RLD, le modèle estime les RLD de façon plus satisfaisante, bien qu'il ne soit pas encore très précis en ce qui concerne les relations

échantillon par échantillon. Parmi les six variétés testées, deux conduisent à des relations moins bonnes entre les valeurs de RLD mesurées et celles estimées par le modèle. Il s'agit des variétés IBV8004 et GB8735. Elles ont en particulier une constante très éloignée de 0. Les tests statistiques de ces deux variétés indiquent des biais relativement faibles; en revanche les valeurs de NRSME sont faibles (13% et 17% respectivement) et celles de NE et d sont faibles (Tableau 5). Ces deux variétés présentaient le plus grand nombre d'échantillons avec un RID inférieur à 70 /m² qui ont été exclus de l'analyse et ont entraîné une réduction du nombre d'échantillons dans le jeu de données. Ainsi, le pourcentage d'échantillons éliminés était de 25 % pour IBV8004 et de 28 % pour GB8735 alors que le pourcentage d'échantillons éliminés pour les 4 autres variétés était de 12 % en moyenne.

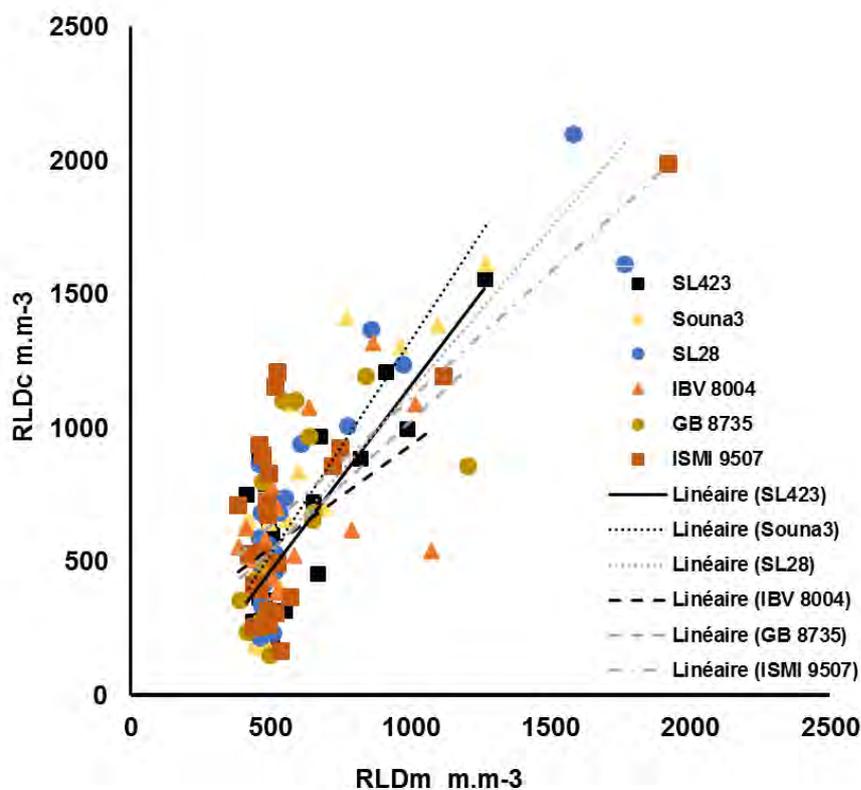


Figure 12: Test du modèle géométrique des racines grosses (d>1 mm)

Relations, pour chaque variété, entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées. Les droites sont les ajustements linéaires dont les pentes, constantes et R² figurent dans le tableau 5.

Dans l'ensemble, nos expériences ont validé les modèles suivants pour l'estimation du RLD à partir du RID :

- Pour toutes les racines (a): $RLD_a = (0.471 \cdot Z + 1.87) \cdot RID_a$
- Pour les racines fines (d < 1 mm): $RLD_f = 2.08 \cdot RID_f$
- Pour les racines grosses (d > 1 mm): $RLD_t = (1.937 \cdot Z + 1.42) \cdot RID_t$

Toutefois, ce dernier n'était utilisable que pour les RLD > 500 m.m-3 ce qui limite d'ailleurs son utilisation.

IV. Discussion

Cette étude a permis de développer et valider des modèles mettant en relation la densité de la longueur des racines ou longueur totale des racines par unité de volume de sol (RLD) et les densités d'impacts racinaires c'est-à-dire le nombre d'impacts racinaires sur une surface verticale du sol (RID). Au cours de l'élaboration du modèle, nous avons observé que, dans nos conditions expérimentales, l'orientation de la croissance des racines du mil dépend de la profondeur du sol comme déjà observé chez d'autres espèces comme la canne à sucre (Chopart *et al.*, 2008a) et le sorgho (Chopart *et al.*, 2008b). Cette dépendance étant particulièrement plus importante chez les racines grosses (>1mm de diamètre) qui correspondent aux racines coronaires (Passot *et al.*, 2016a). La croissance de ces racines grosses est plus ou moins horizontale en surface et devient de plus en plus verticale avec la profondeur. Cela confirme la dynamique du système racinaire adventif telle que proposée par Chopart, (1980). D'après les travaux de cet auteur, les racines adventives émises près du collet ont une orientation horizontale dans les horizons de surface et adoptent une croissance subverticale en profondeur. Le caractère vertical de l'orientation des racines grosses du mil en profondeur lui permet une évolution rapide du front racinaire qui peut atteindre 1.5 mètre en 45 jours pour le mil Souna3 (Chopart, 1980), ce qui constitue un facteur d'adaptation à la sécheresse. L'orientation horizontale en surface des racines grosses primaires permet une colonisation rapide et sur une longue distance du profil de sol. Ce qui permet au système racinaire d'assurer une bonne alimentation en phosphore et en potassium dans les horizons de surface (Chopart, 1980). Inversement, l'orientation de croissance des racines fines ($d < 1 \text{ mm}$) qui correspondent très probablement aux différents types de racines latérales (Passot *et al.*, 2018, 2016), ne dépend que peu de la profondeur du sol. Ces racines sont relativement isotropes quel que soit la profondeur du sol. La tendance à l'anisotropie des racines du mil en profondeur serait donc liée à l'orientation des racines grosses. Ces résultats nous ont amenés à considérer la profondeur du sol comme une variable importante en plus de l'orientation des racines dans l'élaboration des modèles d'estimation de la RLD à partir des RID.

Le modèle relatif aux racines fines permet de prédire de façon correcte les RLD des racines fines de chaque variété et aussi quand toutes les variétés ensemble. Toutes les variétés testées ont donc une répartition des racines fines principalement isotrope en surface comme en profondeur justifiant le modèle simple (Eq 11) retenu pour prédire les RLD à partir des RID.

Chez les racines grosses, le modèle développé conduit à des valeurs estimées nettement moins justes que celles prédites par le modèle, en particulier pour les variétés IBV8004 et GB8735. Ceci

peut être dû au fait que ces deux variétés ont moins de racines grosses en profondeur comparées aux autres variétés (figure 12), ce qui constitue un handicap pour prédire correctement leur RLD dans la mesure où le modèle utilisé n'est pas mécaniste mais est fondé sur des probabilités géométriques. Il est donc d'autant plus opérationnel que l'échantillonnage est important. Ces deux variétés ont également des valeurs maximales de RLD plus faibles que celles des autres variétés testées (figure 12), ce qui a réduit la plage de variation des RLD et donc contribué à une régression linéaire plus imprécise. Pour les autres variétés, la prédiction est aussi plus imprécise lorsque les valeurs de NI sont faibles en début de cycle ou en profondeur. Mais pour aucune variété, il n'y a eu un biais important. En travaillant sur des moyennes de plusieurs échantillons sur un même profil (positions) et sur plusieurs profils (répétitions), il doit être possible d'arriver à une bonne estimation de la RLD des racines grosses lorsque leurs densités sont faibles.

Les tests statistiques (Tableau 5) et les régressions linéaires avec le jeu de données comprenant toutes les racines montrent que les écarts entre valeurs mesurées et estimées sont nettement plus faibles avec le modèle géométrique qu'avec le modèle empirique. Ils valident le modèle géométrique à la fois variété par variété et toutes les variétés ensemble avec une moins bonne qualité pour la variété GB 8735. Pour cette variété, la pente et la constante s'éloignent nettement de 1 et de 0 respectivement. Ces résultats sont particulièrement dus aux racines grosses pour lesquelles le modèle ne fonctionne pas bien comme cela a été discuté précédemment. Si l'on écarte la variété GB 8735, les NRMSE sont inférieurs à 13%, le biais maximal est de 12% et l'efficacité de Nash la plus faible est de 0.7 et les valeurs du coefficient d sont élevées. Ces valeurs sont très proches de celles obtenues dans des études précédentes effectuées sur le sorgho (Chopart *et al.*, 2008b), le riz (Dusserre *et al.*, 2009) et la canne à sucre (Chopart *et al.*, 2008a).

La variété Souna 3 a servi à la fois pour le calage en 2016 et pour la validation en 2017. Le modèle n'a toutefois pas conduit à une meilleure valeur prédictive pour cette variété qui se situe dans la moyenne de variétés testées (tableau 5, figure 10). Cela peut être considéré comme un indicateur de la généralité des modèles proposés.

Lorsque la densité d'impacts racinaires est suffisante, les modèles géométriques proposés peuvent être considérés comme fonctionnels. En revanche, quand la densité d'impacts racinaires est faible, les modèles sont moins fonctionnels car ce sont des modèles basés sur les probabilités géométriques dont la qualité prédictive dépend de la taille de l'échantillon et donc de la densité d'impacts comptés. Concernant les racines de diamètre supérieur à 1 mm, leur direction verticale marquée en profondeur donc parallèle au plan de comptage rend le modèle relatif à cette catégorie de racines structurellement moins opérationnelles. Il serait même complètement inopérant si toutes les racines étaient parfaitement verticales comme cela a été précisé dans la partie « matériels et méthodes ».

Pour tenir compte de cette limite de fonctionnalité des modèles statistiques de prévision des RLD à partir des RID, il est suggéré de limiter l'utilisation de ces modèles à des RLD supérieures à 3000 m par m² pour les comptages avec toutes les racines ensemble ou pour les racines fines. Pour les études sur les grosses racines, l'utilisation du modèle géométrique doit être limité aux valeurs de RLD > à 500 m par m². Ce domaine d'exclusion de l'utilisation des modèles ne concerne qu'une faible partie des densités racinaires du mil, sauf à l'approche du front racinaire. Pour ces valeurs faibles de NI localisées dans la partie profonde du système racinaire, il reste nécessaire d'avoir recours aux méthodes conventionnelles en prélevant un volume de sol connu. On aurait alors des estimations des longueurs et des distances entre racines qui pourraient soit remplacer les comptages d'impacts sur le profil soit les vérifier. Pour estimer la profondeur du front racinaire, on pourrait aussi dégager les racines au couteau sous le dernier niveau de comptage des impacts. Ces méthodes viendraient donc en complément de la méthode des comptages d'impacts racinaires sur un plan quand en profondeur, les impacts deviennent très faibles.

En effet, de tous les modèles géométriques conçus sur la base des formules proposées par (Van Noordwijk, 1987), seul celui des racines fines proposé dans la présente étude et celui établi pour le sorgho (Chopart *et al.*, 2008b) ont les impacts racinaires et l'orientation racinaire comme seules variables d'entrée. Cependant, la construction d'un modèle géométrique pour l'ensemble des données pourrait faire intervenir un coefficient correcteur ou expérimental (CE) permettant d'obtenir un meilleur ajustement. (Chopart et Siband, 1999) ont en effet montré que chez le maïs, ce CE dépendait de l'âge de la plante (stade phénologique) et de la distance au poquet. De même, il a été démontré que chez le riz pluvial, la prise en compte d'un coefficient expérimental multifactoriel et stable permettait une très bonne estimation de la RLD à partir des impacts racinaires (Dusserre *et al.*, 2009).

V. Conclusion et perspectives

La présente étude a permis de mettre au point un modèle mathématique d'estimation de la densité de longueur racinaire chez le mil à partir d'impacts racinaires comptés sur profil. Cela ouvre la perspective de caractériser l'impact d'un certain nombre de facteurs environnementaux et de pratiques culturales sur le développement du système racinaire du mil cultivé au champ. Ainsi, le modèle géométrique développé pour toutes les racines du mil a été utilisé pour étudier l'impact du stress hydrique, de la fertilisation et de la densité de semis dans les deux chapitres qui suivent.

Chapitre 3

Étude de l'impact du stress hydrique sur l'enracinement et les paramètres agromorphologiques et physiologiques du mil

Ce chapitre constitue la deuxième partie de l'article Faye *et al.* 2019 publié dans le journal PlosOne.

Faye A. Sine B., Chopart J.L., Grondin A., Lucas M., Diedhiou A. Gantet P., Cournac L., Min, D., Audebert A. Kane A. Laplaze L. 2019. **Development of a model estimating root length density from root impacts on a soil profile in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br). Application to measure root system response to water stress in field conditions.** PLOS ONE journal

CHAPITRE 3 : ÉTUDE DE L'IMPACT DU STRESS HYDRIQUE SUR L'ENRACINEMENT ET LES PARAMETRES AGROMORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DU MIL

I. Introduction

Le déficit hydrique est l'un des stress environnementaux les plus courants qui affectent la croissance et le développement des plantes (Aslam *et al.*, 2006). Il constitue la principale contrainte à la production du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br) en Afrique subsaharienne et en Asie du sud où cette céréale constitue l'aliment de base pour des millions de personnes (Govindaraj *et al.*, 2010; Yadav *et al.*, 2017). Dans un contexte de changement climatique conduisant à des régimes climatiques imprévisibles et à des températures en hausse en Afrique de l'Ouest (Singh *et al.*, 2017), le mil pourrait jouer un rôle important pour la sécurité alimentaire car il peut résister à des conditions chaudes et sèches qui entraîneraient l'échec d'autres cultures de céréales comme le maïs ou le sorgho (Vadez *et al.*, 2012; Varshney *et al.*, 2017). Pourtant, le mil fait l'objet de peu d'efforts d'amélioration variétale et est loin derrière les autres céréales en termes de production et son rendement est faible. Il devient donc nécessaire d'améliorer le mil dans les zones sujettes de sécheresse pour pouvoir assurer la sécurité alimentaire dans les écosystèmes fragiles et aux ressources limitées.

Le système racinaire de la plante est responsable de l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs. Son architecture pourrait donc être une cible potentielle dans les programmes de sélection du mil pour permettre une amélioration de la tolérance de cette plante aux contraintes hydriques. Si plusieurs études portant sur l'effet du stress hydrique ont été réalisées (Bidinger *et al.*, 1987; Debieu *et al.*, 2018; Govindaraj *et al.*, 2010; Seghatoleslami *et al.*, 2008; Serba et Yadav, 2016; Winkel *et al.*, 1997; Yadav *et al.*, 2002), peu d'informations sur le rôle joué par le système racinaire est disponible chez le mil (Passot, 2016; Vincent Vadez *et al.*, 2013). Par conséquent, cette étude a pour objectif d'analyser la réponse du système racinaire de trois variétés de mil à ports aériens contrastés en conditions de déficit hydrique survenu au stade végétatif de la plante. Pour se faire, nous avons caractérisé :

- l'effet du stress hydrique sur le développement aérien du mil en mesurant plusieurs paramètres agro-morphologiques,
- l'impact du stress hydrique sur le développement du système racinaire du mil en utilisant le modèle géométrique d'estimation de la RLD de toutes les racines du mil développé dans le chapitre précédent.

II. Matériels et Méthodes

II.1. Matériel végétal

Trois géotypes de mil à ports aériens contrastés dont les caractéristiques sont présentées ci-dessous ont été utilisés (Tableau 7) :

- SL28 qui est une variété composite à double usage (production grain et fourrage) développée au Sénégal,
- les lignées IL109 (LCICMB1) et IL57 (ICMB98222). Ces deux lignées génétiquement fixées ont été développées à l'ICRISAT au Niger (Tableau 7). Elles ont déjà été caractérisées pour la qualité de leurs grains (Boncompagni *et al.*, 2018).

Tableau 7: Caractéristiques des variétés de mil utilisées.

| Variétés | Origine | Nature génétique | Hauteur maximale (cm) |
|-----------|---------|-----------------------|--------------------------|
| SL87 | Sénégal | Landrace | 242 |
| ICMB98222 | Niger | Lignée consanguine | 110 |
| LCICMB1 | Niger | Lignée consanguine | 142 |

II.2. Conditions expérimentales

L'essai au champ a été réalisé au Centre National de Recherche Agronomique (CNRA) à Bambey, Sénégal (14,42°N, 16,28°W) pendant la saison sèche en 2018 (semis : 7 avril, récolte : 16 juillet). Le sol est sablonneux et présente les caractéristiques typiques des sols sahéliens de l'Afrique de l'Ouest où le mil est principalement cultivé (Tableau 8). Ce type de sol est caractérisé par une faible capacité de rétention hydrique (75 mm d'eau utile sur 1 m de profondeur) du fait du fort pourcentage de sables (91-94 % ; Dancette *et al.*, (1979)).

Tableau 8: Caractéristiques du sol du site d'étude (sole D1 CERAAS)

| Caractéristiques | Teneurs/Valeurs |
|----------------------------|-----------------|
| Argile | 2.70% |
| limon | 3% |
| Sable | 94.50% |
| pH H ₂ O | 7.7 |
| pH KCl | 7.6 |
| NI(NO ₃) mg/kg | 2.55 |
| NI(NH ₄) mg/kg | 5.66 |
| Total N | 0.04% |
| Total C | 0.69% |
| C/N | 16 |
| P total mg/kg | 138 |
| P assimilable mg/kg | 18 |
| CA ²⁺ mé/100 g | 3.65 |
| Mg ²⁺ mé/100 g | 1.44 |
| NA ⁺ mé/100 g | 0.1 |
| K ⁺ mé/100 g | 0.22 |
| mé / 100 g | 4.3 |

La préparation du sol a consisté à un labour léger suivi d'un hersage. La fertilisation (NPK) de fond a été faite suivant la dose recommandée, soit 150 kg ha⁻¹ de NPK (15-10-10) après le semis.

Deux niveaux de régime hydrique ont été considérés, un régime STR (situation de stress hydrique au stade végétatif) et un régime ETM (considéré comme témoin sans apport d'eau limitant). Dans les parcelles témoins non stressées (ETM), l'irrigation était effectuée deux fois par semaine en raison de 30 mm d'eau par irrigation. Par contre dans les parcelles soumises au stress hydrique (STR), ce dernier a été appliqué en arrêtant l'irrigation à 40 JAS pendant quatre semaines (figure 13A), ce qui a entraîné une forte diminution du taux de satisfaction des besoins en eau de la plante (évapotranspiration réelle / évapotranspiration maximale, AET/MET; Figure 13B). L'irrigation a ensuite repris à 72 JAS jusqu'à la fin du cycle, en plus des premières pluies enregistrées en juin (figure 13A). L'assèchement du sol a été suivi en mesurant l'humidité volumétrique pour évaluer la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW) à l'aide de sondes Diviner (Sentek Pty Ltd) comme décrit précédemment (Debieu *et al.*, 2018).

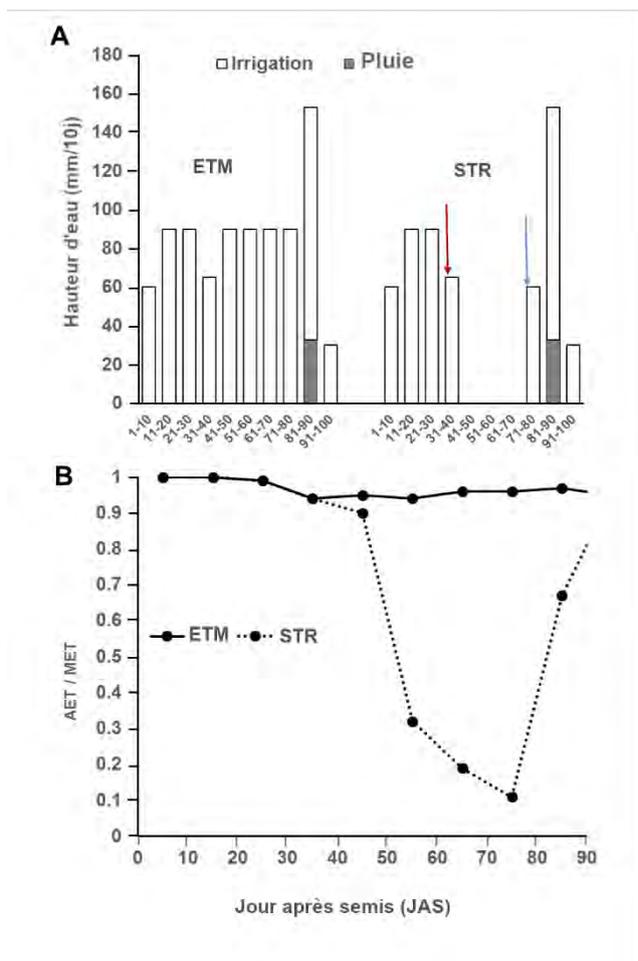


Figure 13: Répartition décadaire des précipitations et de l'irrigation et taux de satisfaction des besoins en eau des cultures

(A) Répartition décadaire des précipitations et de l'irrigation dans des conditions de stress hydrique (ETM) et de sécheresse (STR), (B) taux de satisfaction des besoins en eau des cultures (Évapotranspiration réelle/évapotranspiration maximale). Les flèches rouges et bleues représentent respectivement les dates de début et de fin de l'application du stress hydrique.

II .3. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est un split-plot en blocs complets randomisés avec comme facteur principal le régime hydrique avec deux niveaux (condition stressée (STR) et non stressée (ETM)) et comme facteur secondaire la variété avec trois niveaux (SL28, LCICMB1 et ICMB98222) (figure 14). Chaque parcelle élémentaire comportait 25 poquets (5*5) avec une distance de 0,8 m entre les lignes et 0,8 m sur les lignes. Le démariage a été effectué huit jours après la levée, à raison de deux plants par poquet. Au total, 200 plantes ont été cultivées par variété sur 4 rangées de 4 m de long.

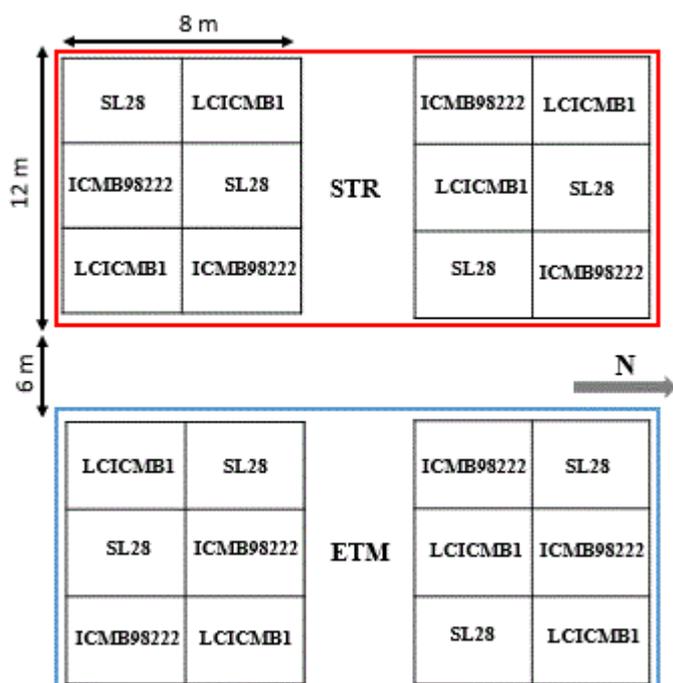


Figure 14: Dispositif expérimental de l'essai

STR et ETM représentent respectivement les conditions stressées et non stressées, les blocs constituent les répétitions et la flèche bleue indique la direction du vent vers le nord (N).

II.4. Méthode d'échantillonnage

II.4.1. Mesure des paramètres agro-morphologiques

La date de floraison correspondant à 50% de la floraison des plantes (en JAS) a été enregistrée. La hauteur (en cm), le nombre de tiges productives et le poids des épis (g) ont été mesurés sur trois plantes par parcelle élémentaire à maturité. Les graines et les panicules ont été récoltées et utilisées pour quantifier le poids total des grains (g/plante), le nombre moyen de grains par plante, le poids de 1000 grains (g) et la biomasse aérienne (g masse sèche/plante). Ces données ont été utilisées pour calculer un indice de récolte (poids total des grains / poids de la biomasse) et le rendement en grains ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$).

II.4.2. Phénotypage racinaire

Pour le suivi de la croissance racinaire, deux dates d'observation ont été retenues : la première au démarrage de l'application du stress hydrique (44 JAS) et la deuxième à la fin de celle-ci (72 JAS). Quatre observations ont été réalisées à chaque date par variété.

La méthode de cartographie des impacts racinaires sur profil de sol à l'aide d'une grille (Chopart, 1989) a été utilisée afin de tester l'impact du stress hydrique sur le développement racinaire du mil en utilisant le modèle géométrique « toutes les racines » développé dans le chapitre 2. Il s'agit d'une cartographie des impacts racinaires visualisés sur un profil de sol à l'aide d'une

grille (figure 15). Cette méthode initialement proposée par Bohm, (1976) a aussi été adaptée par (Tardieu et Manichon, 1986) pour tenir compte des contraintes locales de terrain et des exigences liées à la méthode de calcul de la longueur racinaire à partir des comptages. Le profil est considéré comme un plan et les racines comme des droites traversant ce plan. Il faut donc, pour respecter ce schéma, «gratter» le moins possible le profil (plus on dégagera de sol, plus on verra des racines). Le comptage des impacts de racines sur le profil de sol est fait à l'aide d'une grille de 80 cm de long et 20 cm de large à mailles carrées de 5 cm x 5 cm (figure 15). Toutes les racines se trouvant à l'intérieur d'une maille sont comptées. Le profil étant perpendiculaire à la direction des lignes, deux mesures ont été effectuées à deux distances du poquet (30 puis 10 cm) sur une longueur de 80 cm ; 40 cm de part et d'autre de la ligne du poquet. Les grilles sont ainsi positionnées tout au long du profil et ceci tant que des impacts racinaires apparaissent à la dimension verticale du profil de sol. Les deux distances sont faites pour prendre en compte le gradient possible entre les poquets d'une même ligne espacés de 80 cm (gradient qui peut être différent de celui d'entre les lignes espacées de 80 cm). Le demi inter poquet étant de 40 cm, l'espace de base est de 40 cm entre poquets * 40 cm entre lignes. Faisant l'hypothèse d'un gradient linéaire par distance de 40 cm, la mesure au milieu de l'espace, soit à 30 cm du pied et à 10 cm permet de prendre en compte le gradient (figure 15).

Les racines ont été suivies jusqu'à ne plus voir de racines après deux grilles consécutives. Le désherbage a été fait à chaque fois que nécessaire une semaine avant chaque observation racinaire.

II.5. Mesures du stock hydrique

La détermination du stock hydrique a été réalisée grâce au DIVINER 2000 avec une fréquence de 2 mesures par semaine (lundi et vendredi). Le DIVINER 2000 est un appareil portatif qui permet de mesurer l'humidité du sol. Il est constitué d'une console et d'une sonde portative qui relève les données d'humidité du sol à des intervalles de profondeur régulières de 10cm à travers des tubes. La console enregistre les données de tous les niveaux de mesure jusqu'à la profondeur maximale qui est de 1,6m suivant le profil de sol. Les données de stock d'eau mesurées ont permis de calculer la FTSW (Fraction of Transpirable Soil Water) qui est la fraction d'eau du sol disponible pour les plantes. C'est un indicateur permettant d'avoir une appréciation sur le niveau du stock hydrique dans le sol en comparant la valeur de FTSW obtenue avec une valeur seuil qui est de 40%.

Lorsque la FTSW obtenue est inférieure à cette valeur seuil on est en état de stress hydrique, si par contre elle est supérieure à la valeur seuil le niveau du stock hydrique est encore suffisante dans le sol. La FTSW a été calculée grâce à la formule suivante ((Debieu et al., 2018; Sinclair et Ludlow, 1986) :

$$FTSW_i = ATSW / TTSW$$

$FTSW_t$ = fraction d'eau du sol disponible pour les plantes à un instant t

$ATSW$ = quantité d'eau du sol utilisable à l'instant t

$TTSW$ = quantité totale d'eau lorsque le sol est au maximum de son état d'hydratation



Figure 15: Observations racinaires sur profils de sol à 30 cm et à 10 cm du poquet à l'aide d'une grille de 5 cm de maille.

II.6. Analyses statistiques

L'analyse statistique a consisté en une analyse de la variance selon le modèle :

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

où Y est la moyenne des géotypes pour l'ensemble du traitement de l'eau pour le paramètre testé, moyenne globale α effet principal traitement de l'eau, $i = 1$ et 2 représentant les deux niveaux de traitement de l'eau, β = effet variétal et $j = 1, 2, 3$, représentant les 3 variétés, $\alpha\beta$ = interaction entre le traitement de l'eau et la variété, et ε = l'erreur expérimentale.

La comparaison des moyennes est faite par le test LSD « least significant difference » (p -value < 0.05). Cette analyse a permis d'évaluer l'effet des deux facteurs (régime hydrique et géotype) sur les différents caractères agro-morphologiques mesurés ainsi que l'effet combiné de ces deux facteurs.

Le degré de sensibilité d'un paramètre agro-morphologique et physiologique au stress hydrique a été déterminé à travers l'indice de sensibilité ($S\%$) par la formule de (Zombre et Zongo, 1994) :

$$S\% = (\text{Paramètre mesuré sur ETM} - \text{Paramètre mesuré sur STR}) \times (\text{Paramètre mesuré sur ETM})^{-1} \times 100$$

L'indice de sensibilité variétal (ISV) de (Fischer et Maurer, 1978) est donné par la formule ci-dessous, a également été utilisé.

$$\text{ISV} = \text{Rdt (STR)} / \text{Rdt (ETM)}$$

où Rdt (STR) est le rendement en grains en conditions STR, et Rdt (ETM), le rendement en grains en conditions non limitatives en eau (ETM). Plus cet indice est élevé, plus la variété est résistante (moins sensible) au stress hydrique.

Le test Student-Newman Keuls (pour un niveau de confiance de 95 %) a été effectué pour comparer les moyennes et déterminer s'il y' avait des différences dans les paramètres mesurés, compte tenu des régimes hydriques et des variétés.

Des tests de corrélation de Pearson réalisés entre les composantes du rendement et les données racinaires (RLD et longueur des racines) mesurées en conditions de stress hydrique ont été réalisés.

Toutes ces analyses ont été faites avec le logiciel R (R Development Core Team (2008). URL <http://www.R-project.org>). Excel (Microsoft Corporation) a été utilisé pour faire la représentation graphique des résultats obtenus.

L'application de Racine 2.1 (Faye et Chopart, 2019) modifiée a permis de visualiser sous forme de cartes 2D des profils de RLD pour les différents géotypes. Racine 2 est une application de gestion des données racinaires obtenues à partir de comptages sur profils de sol. Une nouvelle version (Racine 2.2) a été créée en apportant de nouvelles fonctionnalités au cours de cette thèse. Elle permet de calculer les RLD à partir de données racinaires comptées sur des profils de sol au champ, à travers un modèle développé et implémenté dans l'application et de faire une représentation sous la forme de carte 2D de la densité racinaire.

III. Résultats

III.1. Evolution de la teneur en eau du sol

Afin d'évaluer la réponse du mil au stress hydrique, trois géotypes différents de mil ont été caractérisés en conditions non stressée (ETM) et de stress hydrique (STR) à Bambey (Sénégal). La teneur en eau du sol a été suivie à l'aide de sondes Diviner et utilisée pour calculer la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW). Des valeurs inférieures à 40 % indiquent des conditions limitantes en eau (Debieu et al., 2018; Sinclair et Ludlow, 1986).

Dans la condition non stressée, la FTSW est généralement supérieure à 40 % le long du profil du sol (0-160 cm) de 30 à 90 JAS, ce qui indique que l'eau n'était pas limitante pour la croissance des plantes (figure 16).

En condition du stress hydrique, l'application du stress hydrique par l'arrêt de l'apport d'eau par irrigation à 40 JAS a entraîné l'assèchement progressif du sol et induit une réduction des FTSW qui se situent en dessous de 40% entre 50 JAS et 70 JAS (figure 16).

Ces résultats sont cohérents avec les valeurs du rapport ETR / ETM calculées par modélisation du bilan hydrique qui estiment les valeurs ETR / ETM inférieures à 0,3 entre 60 et 75 JAS (figure 13). Dans l'ensemble, ces résultats indiquent un assèchement efficace du champ et l'imposition de conditions limitées en eau de la couche superficielle jusqu'à une profondeur d'environ 90 cm en condition de stress hydrique.

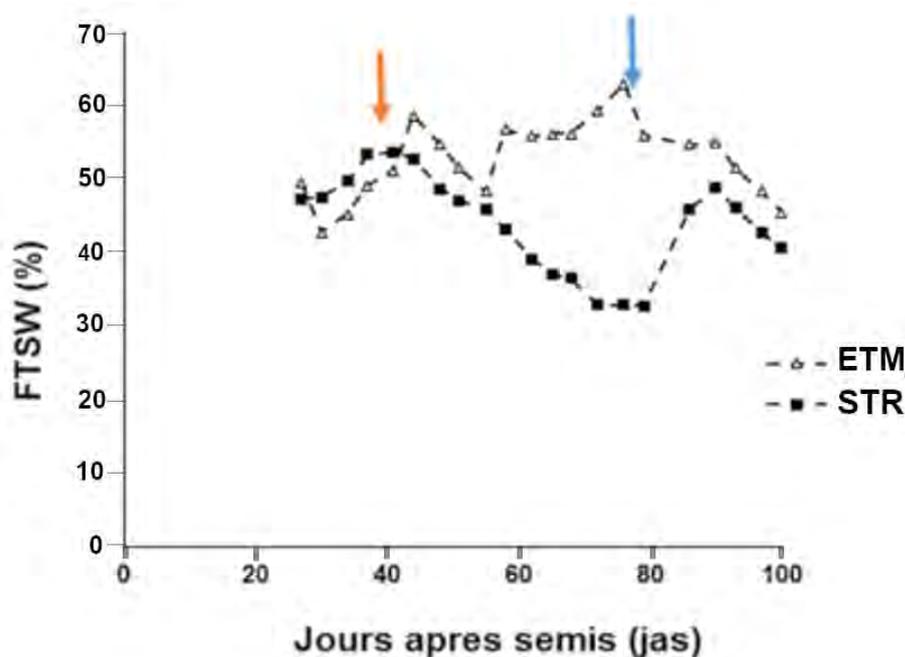


Figure 16: Evolution de la fraction d'eau transpirable du sol dans les conditions non stressées et de stress hydrique

Les flèches rouges et bleues représentent respectivement les dates de début et de fin de la période d'application du stress hydrique.

III .2. Impact du stress hydrique sur le développement du mil

III .2.1. Réponse des paramètres agro-morphologiques et physiologiques des génotypes du mil au stress hydrique

Pour caractériser l'impact du stress hydrique au stade végétatif sur les trois génotypes de mil étudiés, un total de 10 caractères agro-morphologiques a été mesuré à la fin du cycle de culture (tableau 9). Pour la plupart des caractères, des valeurs faibles du coefficient de variation (cv <14.99%) ont été obtenues, allant de 3.5% pour la durée semis floraison (DSF) sous l'influence du

facteur variété à 51.3 % pour l'indice de récolte (IR) sous l'effet du régime hydrique (RH) et le nombre de talles productives (NTP).

Les analyses de variance ont montré un effet significatif (ANOVA, p -value<0.001 et p -value<0.05) aussi bien du régime hydrique que du génotype et de la combinaison de ces deux facteurs sur la variation phénotypique pour la majeure partie des paramètres agro-morphologiques et physiologiques mesurés (tableau 9).

Tableau 9: Résultats de l'analyse bidirectionnelle de la variance de l'effet du stress hydrique sur les paramètres agromorphologiques et physiologiques des trois variétés de mil testées.

Les valeurs P de l'ANOVA des variables respectives sont affichées.

| Paramètres | Génotypes | RH | Génotypes*RH |
|-------------------------------|-----------|-----------|--------------|
| Rdt (g.m⁻²) | <0.001 | 0.0046107 | <0.001 |
| PMG (g) | 0.01505 | 0.04428 | 0.79804 |
| BA(g) | <0.001 | 0.016833 | 0.005649 |
| PG(g) | <0.001 | 0.0103 | 0.00806 |
| PE(g) | <0.001 | 0.0387 | 0.00212 |
| IR | 0.1320 | 0.7252 | 0.7084 |
| HSE (cm) | <0.001 | 0.013548 | 0.001711 |
| DSF (JAS) | <0.001 | 0.7722 | 0.1167 |
| NTP | 0.6866 | <0.001 | 0.36277 |
| TCF | 0.101112 | <0.001 | 0.394219 |

RH: régime hydrique, **Rdt**: rendement, **PMG**: poids 1000 grains, **BA**: biomasse aérienne, **IR**: indice de récolte, **PG**: poids des graines, **PE**: poids des épis, **HSE**: hauteur de plante, **DSF**: durée semi-floraison, **NTP**: nombre de talles productives, **TCF**: taux de chlorophylle en fin de stress.

Une variabilité considérable des composantes du rendement est observée pour les 3 génotypes de mil dans des conditions non stressantes et en stress hydrique. Des effets significatifs sur les génotypes (P <0.001) et le régime hydrique (P =0.0046107) sont notés pour le rendement en grains (tableaux 8 et 9). Le rendement en grains dans l'environnement sans stress hydrique varie également d'un génotype à l'autre. Comme attendu, la variété de mil à double usage (SL28) a un rendement très important par rapport aux lignées génétiquement fixées (LCICMB1 et ICMB98222) (tableau 9). Le rendement minimal dans ce milieu était de 974 kg/ha⁻¹ pour le génotype LCICMB1 et le

rendement maximal était de 4819 kg/ha⁻¹ pour la variété SL28 (tableau 9). En condition de stress hydrique, une tendance similaire est observée pour le génotype LCICMB1 qui a présenté le plus faible rendement (679.4 kg/ha⁻¹), cependant le rendement le plus élevé est observé chez ICMB98222, 1543 kg/ha⁻¹. Dans l'ensemble, le stress hydrique appliqué au stade végétatif a entraîné une réduction importante du rendement céréalier et de ses composantes chez les trois génotypes avec une réduction plus importante notée chez la variété SL28 (tableau 9). De même, l'effet de l'interaction entre le régime hydrique et le génotype sur ces paramètres est globalement significatif (Tableau 8). Aucun effet significatif du stress hydrique n'a cependant été révélé sur l'indice de récolte (Tableau 9). De même, il n'y a pas eu d'effet sur les génotypes et l'interaction entre le génotype et le régime hydrique n'est pas significative (Tableau 9). Le régime hydrique a également eu un effet significatif sur le nombre de talles productives (P<0.001) et la teneur en chlorophylle mesurée en fin de stress (P<0.001) (tableau 8) mais n'a pas eu un effet significatif sur la durée semi-floraison (P=0.7722). Cette dernière est cependant fortement influencée par le facteur génotype (P<0.001). L'interaction du génotype et du régime hydrique n'a pas d'effet significatif sur la variation de ces paramètres (tableau 9). La comparaison des génotypes sous la même condition hydrique montre des tendances similaires entre les génotypes LCIMB1 et ICMB98222 qui sont significativement différentes de celle du génotype SL28. Ce dernier a subi une réduction plus importante de ses paramètres agromorphologiques et physiologiques sous l'effet du stress hydrique (tableau 10, Figure 17).

Tableau 10: Variation des paramètres agromorphologiques et physiologiques mesurés sous conditions contrôlées (ETM) et stressées (STR) des trois génotypes de mil.

Les valeurs représentent les moyennes de 4 mesures, différentes lettres expriment une différence significative entre régime hydrique au sein d'une variété (a, b), et entre variétés pour le même régime hydrique (A, B, C).

| Génotypes | RH | Rdt (kg.ha ⁻¹) | PMG (g) | BA(g) | PG (g) | PE (g) | IR | HSE (cm) | DSF (JAS) | NTP | TCF |
|-----------|-----|----------------------------|------------------------|----------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------|-----------------------|
| SL28 | ETM | 481±61.8 ^{aA} | 5.95±0.7 ^{aB} | 1840.9±650.7 ^{aA} | 308.4±79.1 ^{aA} | 610.5±154.5 ^{aA} | 0.22±0.1 ^{aA} | 326.9±13.7 ^{aA} | 78.2±3.2 ^{aA} | 9±4 ^{aAB} | 71.1±6 ^{aA} |
| | STR | 181±30.7 ^{bA} | 4.73±4.7 ^{bA} | 739.9±311.4 ^{bA} | 138.6±61.8 ^{bA} | 253.2±125.9 ^{bA} | 0.21±0.05 ^{aB} | 241.1±29.5 ^{bA} | 75.2±1.6 ^{aA} | 4±1 ^{bA} | 45.3±5 ^{bA} |
| LCICMB1 | ETM | 154±56.2 ^{aB} | 7.32±0.9 ^{aA} | 408.9±131.6 ^{aB} | 98.7±48.8 ^{aB} | 195.2±69.5 ^{aB} | 0.24±0.1 ^{aA} | 142.1±18.6 ^{aB} | 67±1.4 ^{aB} | 11±5 ^{aA} | 62.4±4 ^{aAB} |
| | STR | 90.3±24.8 ^{bAB} | 5.6±0.5 ^{bA} | 306.2±88.7 ^{aAB} | 57.8±15.9 ^{bB} | 172.9±95.1 ^{aAB} | 0.19±0.04 ^{aAB} | 130.7±8.7 ^{aB} | 66±2 ^{aB} | 7±2 ^{bA} | 46±4.2 ^{bA} |
| ICMB98222 | ETM | 71.6±20.2 ^{aB} | 7.3±1.3 ^{aA} | 192.1±68.8 ^{aB} | 45.8±12.9 ^{aB} | 112.9±41.7 ^{aB} | 0.26±0.1 ^{aA} | 99.4±2.03 ^{aC} | 65.5±4.2 ^{aB} | 6±4 ^{aB} | 55±17 ^{aB} |
| | STR | 67.9±31.6 ^{aB} | 5.6±0.7 ^{bA} | 172.6±61.9 ^{aB} | 43.5±20.3 ^{aB} | 75.8±21.7 ^{aB} | 0.24±0.04 ^{aA} | 86.3±14.4 ^{aC} | 63±4 ^{bC} | 5±1 ^{aA} | 41±2.2 ^{bA} |

RH: régime hydrique, **Rdt**: rendement en grains, **PMG**: poids 1000 graines, **BA**: biomasse aérienne d'un plant, **IR**: indice de récolte, **PG**: poids des graines d'un plant, **PE**: poids des épis d'un plant, **HSE**: hauteur de plante, **DSF**: durée semi-floraison, **NTP**: nombre de talles productives d'un plant, **TCF**: taux de chlorophylle en fin de stress.

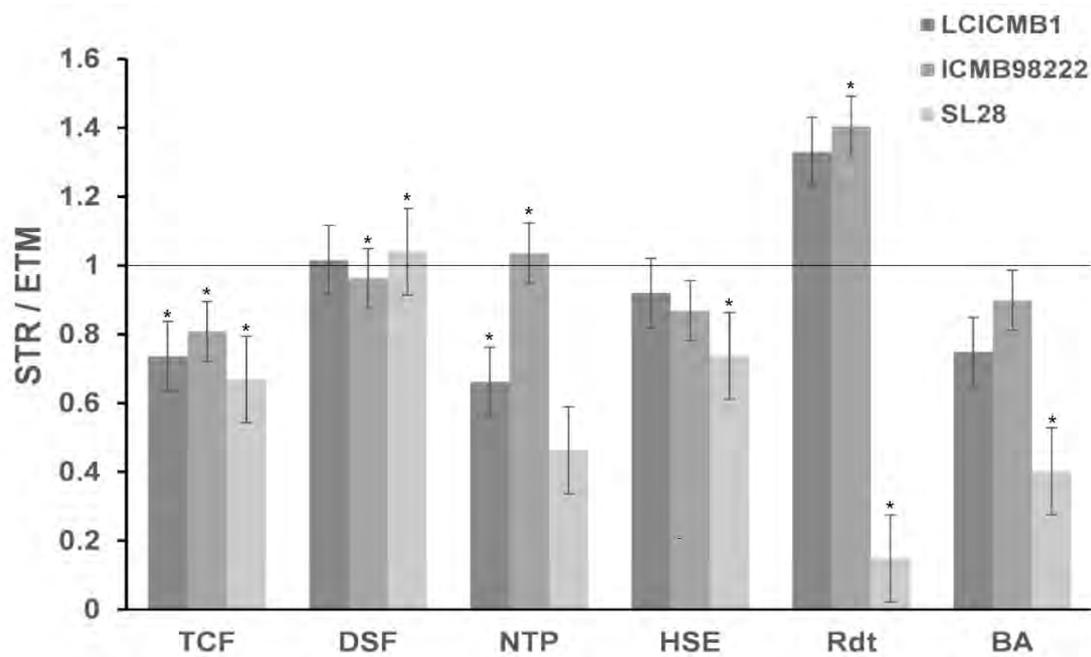


Figure 17: Variation de la réponse des paramètres agro-morphologiques et physiologiques du mil au stress hydrique

Effet du stress sur la teneur en chlorophylle (TCF), sur la durée semi floraison (DSF), le nombre de talles productives (NTP), la hauteur de la plante (HSE), le rendement en grains (Rdt) et la biomasse aérienne (BA). Les valeurs de réponse pour chaque paramètre sont le rapport de la moyenne en conditions de stress et en conditions sans stress. Les barres sont des moyennes ± 1 de l'erreur-standard. Si une valeur est inférieure à 1, cela indique que la variable mesurée a été réduite par le stress hydrique. Si elle est supérieure à 1, le génotype obtient de meilleurs résultats sous stress. Les étoiles au-dessus des barres signifient une différence significative entre la moyenne du paramètre obtenue sans contrainte et celle obtenue en condition de stress hydrique.

Les indices de sensibilité des paramètres agromorphologiques et physiologiques (S%) et les indices de sensibilité des génotypes au stress hydrique (ISV) sont présentés respectivement dans les tableaux 11 et 12. Dans le tableau 11 ci-dessous, un pourcentage négatif signifie une augmentation par rapport au témoin (ETM).

Tableau 11: Indices moyens de sensibilité au stress hydrique (S%) des paramètres agromorphologiques et physiologiques des géotypes testés.

| Paramètres | LCICMB1 | ICMB98222 | SL28 |
|------------|-------------|-------------|------------|
| HSE | 8.00 | 13.17 | 26.26 |
| BA | 25.11360626 | 10.11 | 59.81 |
| PG | 41.40646762 | 5.116735763 | 55.0535142 |
| PE | 11.40051238 | 32.82 | 58.52 |
| PMG | 23.67012188 | 21.07414557 | 20.4481793 |
| NTP | 33.82352941 | -3.51 | 53.70 |
| NG | 22.71416756 | -18.9223932 | 37.5980958 |
| TCF | 26.37832065 | 25.53 | 36.23 |

HSE : hauteur de plante, **BA** : biomasse aérienne, **PG** : poids des graines, **PE** : poids des épis, **PMG** : poids 1000 graines, **NTP** : nombre de talles productives, **NG** nombre moyen de grains, **TCF** : taux de chlorophylle en fin de stress.

Le Tableau 11 montre que la hauteur des plantes a été plus fortement affectée chez SL28 (26.26% de réduction par rapport au témoin) que chez les lignées ICMB98222 (13.17% de diminution) et LCICMB1 (8% de réduction) ; cette réduction a d'ailleurs été constatée au niveau de la plupart des paramètres (BA, PG, PE, NTP, NG et TCF). En revanche, le nombre de talles productives et le nombre moyen de grains ont connu une augmentation par rapport aux témoins non stressés chez la variété ICMB98222. Au regard de ces constats, on peut dire que le stress hydrique a plus affecté la variété SL28 que les deux autres lignées LCIMB1 et ICMB98222.

De plus, le résultat obtenu avec l'indice de sensibilité variétal (ISV) montre que sous l'effet du stress hydrique, les géotypes ICMB98222 et LCICMB1 fournissent respectivement 95% et près de 60% de leur rendement par rapport à leurs témoins respectifs tandis que la variété SL28 voit son rendement baisser et ne fournit que 45% du rendement de son témoin (Tableau 12). Ces résultats montrent une résistance plus grande de 50% (95%-45%) et de 35% (95%-60%) de la variété ICMB98222 par rapport aux géotypes SL28 et LCIMB1, respectivement. Ainsi, on peut dire que la variété SL28 est moins résistante au stress hydrique par rapport aux lignées LCICMB1 et ICMB98222. La lignée ICMB98222 est la moins sensible au stress hydrique (tableaux 11 et 12).

Tableau 12: Indice de sensibilité variétal au stress hydrique (ISV).

| Géotypes | LCICMB1 | ICMB98222 | SL28 |
|----------|------------|------------|------------|
| ISV | 0.58593532 | 0.94883264 | 0.44946486 |

III.2.2. Impact du stress hydrique sur l'enracinement du mil

Le modèle géométrique pour toutes les racines, développé dans le chapitre précédent, a été utilisé pour estimer le RLD des trois génotypes de mil afin d'évaluer l'impact du stress hydrique sur leur croissance racinaire. Des mesures racinaires ont été effectuées dans des conditions de stress hydrique (STR) et de non stress (ETM) pour les trois génotypes à 44 et 72 JAS, c'est-à-dire au début et à la fin de la période d'application du stress hydrique.

III.2.2.1. Effet des facteurs étudiés sur la densité de longueur racinaire (RLD)

Les résultats obtenus montrent que quatre jours après l'application du stress (44 JAS), les profils RLD n'étaient pas significativement différents entre plantes STR et ETM pour les trois génotypes (figure 18A, B & C) indiquant que le changement dans la disponibilité en eau n'a pas eu d'impact significatif sur l'architecture racinaire à ce stade. Ce résultat est cohérent avec la diminution progressive de la teneur en eau du sol (figure 16). Cependant, quatre semaines après l'application du stress (72 JAS), des changements importants et significatifs ont été observés dans les profils RLD entre les plantes non stressées et celles qui sont soumises au stress hydrique (figure 18D, E & F). Pour les variétés SL28 et LCICMB1, le stress hydrique a entraîné une réduction significative du RLD dans les horizons de surface (0 à 20 cm) et une augmentation significative du RLD dans les couches profondes du sol (> 60 cm ; figure 18D, E). Cette même tendance est observée chez la lignée ICMB98222. Cependant, aucune conclusion ne peut être émise pour cette lignée vu le nombre limité d'échantillons à la deuxième date de mesure racinaire (1 seule plante) qui est due à l'absence de plantes à échantillonner sur le carré de rendement. Par conséquent, les analyses suivantes ont été limitées aux deux lignées SL28 et LCICMB1 pour lesquelles le nombre d'échantillons était satisfaisant (quatre plantes par variété et par régime hydrique).

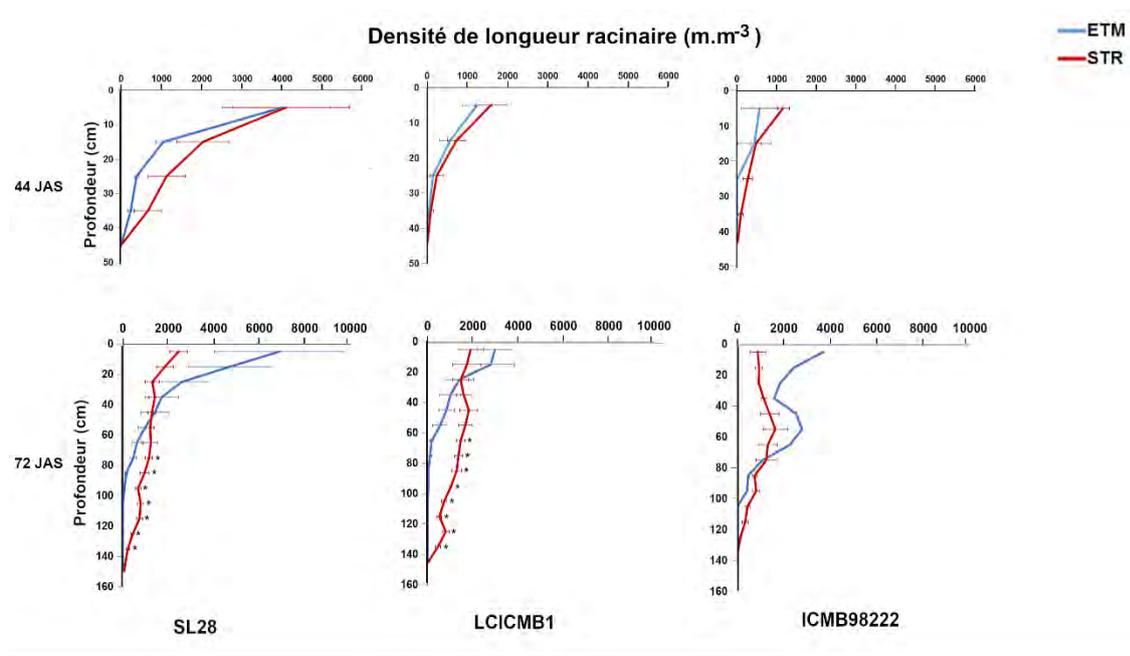


Figure 18: Impact du stress hydrique sur la distribution de la RLD suivant la profondeur du sol chez les géotypes de mil étudiés

SL28 à 44 JAS (A), et 72 JAS (D), LCICMB1 à 44 JAS (B), et 72 JAS (E), ICMB98222 à 44 JAS (C) et 72 JAS (F). La moyenne de RLD de quatre plantes par variété a été prise en compte pour chaque variété à l'exception de la variété ICMB98222 dont une seule plante non stressée a été échantillonnée à 72 JAS.

L'application Racine 2.2 (Chopart *et al.*, 2008) a été utilisée pour générer des cartes 2D de RLD à partir des données recueillies. Ces cartes indiquent clairement un changement radical dans le développement racinaire des deux géotypes avec une réduction des RLD dans les couches superficielles et une colonisation des couches plus profondes du sol sous l'effet du stress hydrique par rapport aux conditions non stressées (figure 19). Par conséquent, en stress hydrique, les deux géotypes de mil ont réduit la croissance des racines dans les couches supérieures sèches du sol et augmenté leur croissance racinaire dans les horizons pédologiques plus profonds.

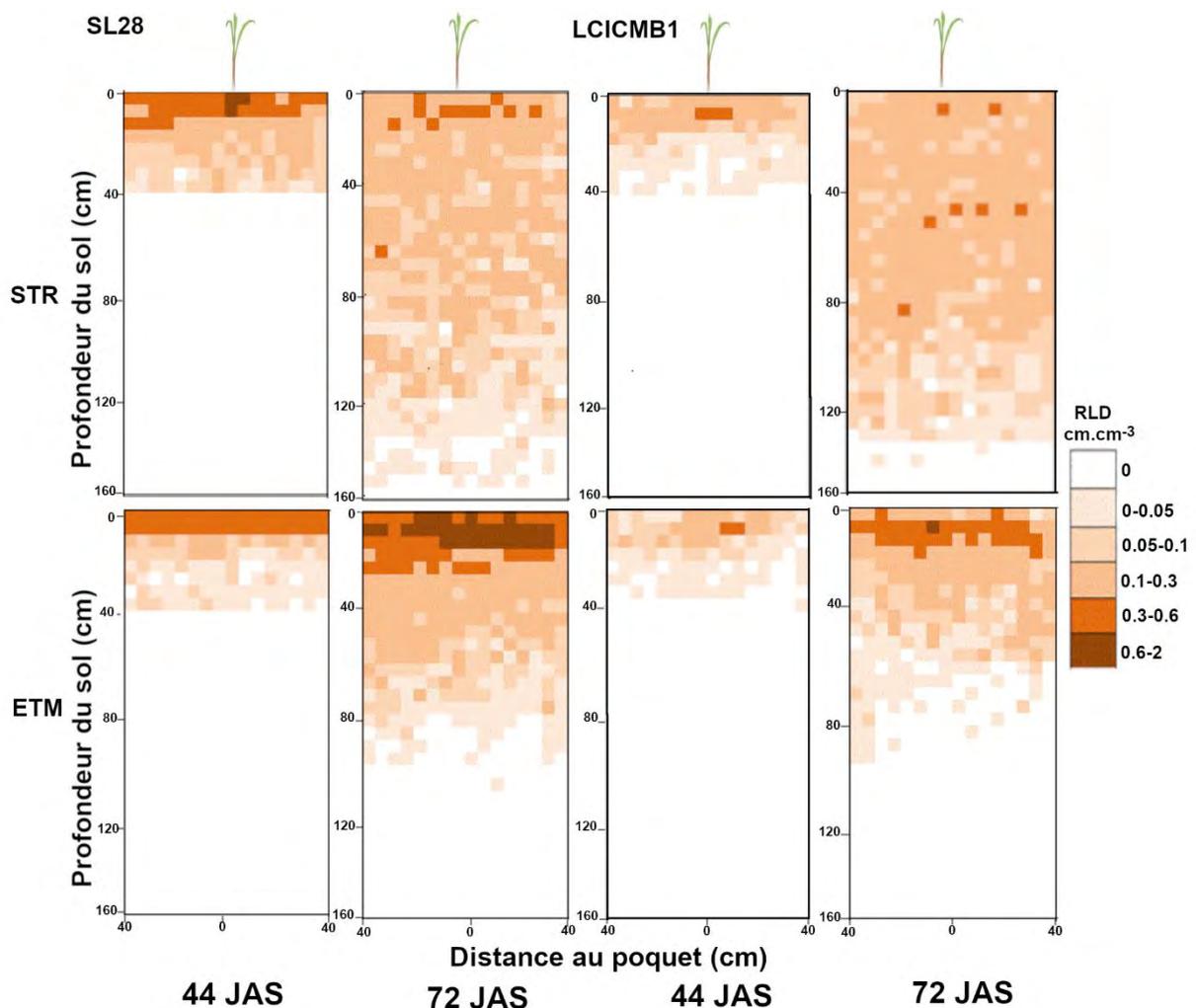


Figure 19: Visualisation 2D de l'impact du stress hydrique sur la distribution racinaire moyenne dans les profils de sol

Données cartographiées sur une grille de $0,05 \times 0,05$ m comme dans le champ et exprimées en densité de longueur de racine (RLD) en ETM et en STR pour SL28 en (A) et la lignée LCICMB1 en (B).

III.2.2.2. Effet du stress hydrique sur la longueur racinaire totale

Les données de RLD ont ensuite été utilisées pour estimer la longueur totale du système racinaire par surface de parcelle ($m \cdot m^{-2}$). Les résultats obtenus montrent que le stress hydrique a eu un impact contrasté sur la longueur totale des racines par m^2 chez les deux génotypes. Une augmentation forte et significative de la longueur totale du système racinaire a été observée chez la lignée LCICMB1 tandis qu'une réduction non significative de cette longueur totale des racines a été observée chez la lignée SL28 (figure 20A). Dans le traitement du stress hydrique, le rapport entre la longueur totale des racines ($m \cdot m^{-2}$) et la biomasse arienne ($g \cdot m^{-2}$) a augmenté chez les deux lignées, ce qui indique une plus forte allocation des ressources à la croissance des racines (figure 20B). Cependant, cette augmentation était limitée et non significative chez la variété SL28 alors qu'elle était importante (> 4 fois) et significative chez la lignée LCICMB1 (figure 20B). Ainsi, en cas de stress hydrique, les

deux géotypes de mil semblent réaffecter les ressources à la croissance des racines pour coloniser les horizons profonds, mais cette réaffectation a été plus forte chez la lignée LCICMB1.

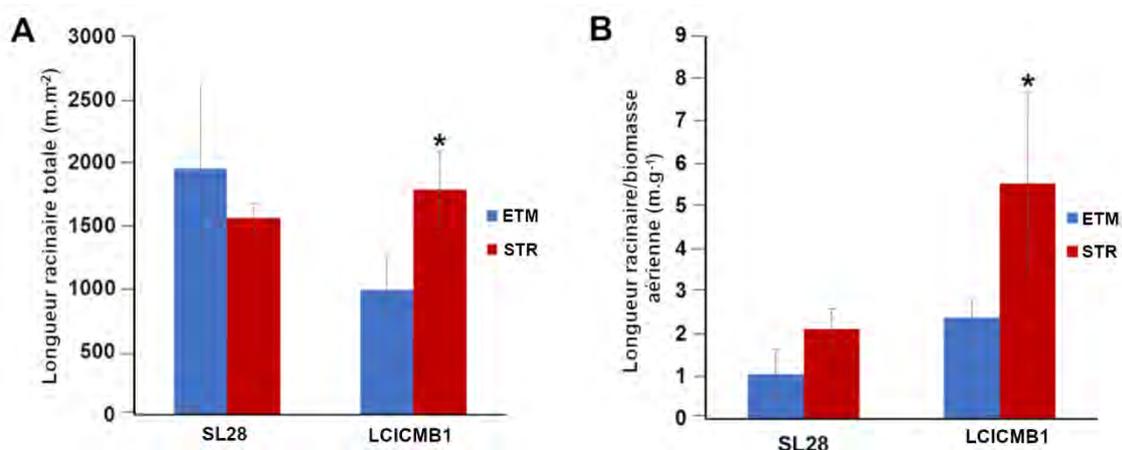


Figure 20: Effet du stress hydrique sur la longueur totale des racines des géotypes SL28 et LCICMB1

(A) : Longueur totale des racines (m.m⁻²) mesurée à 72 DAP à la fin du traitement du stress hydrique, et (B) : rapport entre la longueur totale des racines (m.m⁻²) et la biomasse aérienne.

Le tableau 13 ci-dessous indique que les indices de tolérances au stress hydrique des paramètres racinaires suivent les mêmes tendances que ceux des parties aériennes. Le résultat obtenu montre une augmentation des paramètres racinaires du géotype LCICMB1 sous l'effet du stress tandis qu'une réduction de ces paramètres est observée chez le géotype SL28. Cela confirme que le géotype LCICMB1 a un système de protection contre le déficit d'eau plus efficace que celui de SL28, ce qui se traduit par une stabilité de sa production sous l'effet du stress hydrique.

Tableau 13: Indices moyens de sensibilité au stress hydrique (S%) des paramètres racinaires des géotypes SL28 et LCICMB1.

| Paramètres | LCICMB1 | SL28 |
|------------|-------------|------------|
| RLD | -80.2294984 | 19.4085635 |
| LR | -81.0256459 | 20.0308704 |

RLD : Densité de longueur racinaire (m.m⁻³) et LR : Longueur Totale du système racinaire (m.m⁻²). Les pourcentages négatifs indiquent une augmentation par rapport au témoin (ETM).

III.3. Relation entre les caractéristiques racinaires et les composantes du rendement

La matrice de corrélation de Pearson entre les caractéristiques racinaires et aériennes sous conditions de stress hydrique montre une corrélation forte et significative entre la longueur totale du système racinaire et le rendement en grains (tableau 14). Cependant, aucune corrélation

significative n'a été observée entre la densité de longueur (RLD) et les paramètres de rendement à l'exception du nombre de talles productives (tableau 13). De plus, des coefficients de détermination faibles ($r < 5$) sont obtenus pour la plupart des paramètres.

Tableau 14: Corrélations entre les moyennes des paramètres de rendement et des paramètres racinaires mesurés sous condition de stress hydrique.

Les données des deux génotypes (SL28 et LCICMB1) sont considérées ensemble.

| Variables | Rdt | HSE | BA | NTP | TCF | PE | PMG | NG | RLD | RL |
|------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------|---------------|---------------|--------|---------------|----|
| Rdt | | | | | | | | | | |
| HSE | 0.8609 | | | | | | | | | |
| BA | 0.9579 | 0.8754 | | | | | | | | |
| NTP | 0.1878 | 0.3146 | 0.2911 | | | | | | | |
| TCF | 0.3671 | 0.4051 | 0.3279 | 0.3632 | | | | | | |
| PE | 0.7226 | 0.7043 | 0.7182 | 0.1862 | 0.6142 | | | | | |
| PMG | 0.7977 | 0.7110 | 0.7402 | 0.2138 | 0.4312 | 0.7908 | | | | |
| NG | 0.5152 | 0.7782 | 0.6052 | 0.3994 | 0.0569 | 0.5041 | 0.4776 | | | |
| RLD | 0.2115 | 0.0409 | 0.0457 | 0.6755 | 0.2902 | 0.2145 | 0.5695 | 0.1299 | | |
| RL | 0.7407 | 0.7447 | 0.6124 | 0.1132 | 0.4490 | 0.5931 | 0.8327 | 0.4844 | 0.6599 | |

Les corrélations significatives (p -value < 0.05) sont mises en gras.

PE : poids des épis, **PG** : poids des graines, **PMG** : poids de 1000 graines, **NG** nombre moyen de grains, **HSE** : hauteur de plante, **BA** : biomasse aérienne, **NTP** : nombre de talles productives, **TCF** : taux de chlorophylle en fin de stress, **RLD** : densité de longueur racinaire et **LR** : longueur totale de système racinaire.

IV. Discussion

La sécheresse est l'un des principaux facteurs limitant le rendement du mil et les épisodes de sécheresse devraient augmenter en nombre et en durée à l'avenir en Afrique de l'Ouest (Mohamed *et al.*, 2002; Singh *et al.*, 2017). Nos résultats montrent que le stress hydrique survenu durant la phase végétative a eu un impact significatif sur les paramètres de rendement du mil, ceci contrairement aux observations faites dans des études précédentes (Bidinger *et al.*, 1987; Mahalakshmi *et al.*, 1987; Mahalakshmi et Bidinger, 1986, 1985). Ces études ont indiqué que le mil était peu sensible au déficit en eau jusqu'au stade de remplissage des graines. La différence de rendement entre les génotypes est en partie attribuable à leur processus de sélection car ces génotypes proviennent de parents différents et que les sélectionneurs augmentent la masse de grain individuelle pour atteindre un rendement plus élevé pour certains génotypes (Bidinger et Raju, 2000). Le poids des graines est un critère de sélection pour le mil parce que les grosses graines sont plus désirables pour les agriculteurs. Le rendement moyen en grains plus élevé dans l'environnement non soumis à des contraintes était lié à plusieurs autres facteurs qui sont entre autres : Le nombre de talles productives, le poids individuel des graines et le poids des graines par panicule qui étaient plus élevés dans un environnement sans stress. Des résultats similaires à ceux obtenus dans la présente

étude ont été rapportés par (Debieu *et al.*, 2018; Winkel *et al.*, 1997) qui ont montré qu'un stress hydrique précoce peut affecter négativement le rendement en grains en réduisant les composantes du rendement de même que l'utilisation efficace de l'eau ainsi que l'indice de la récolte. De même, Seghatoleslami *et al.* (2008) ont rapporté qu'un stress hydrique précoce avait entraîné une réduction importante du rendement en grains en raison de la sensibilité de la pollinisation au stress hydrique. Yadav et Bhatnagar (2001), dans une étude sur le mil, ont indiqué que les rendements en grains dans les environnements stressants et non stressants étaient respectivement de 828 à 1136 kg.ha⁻¹ et 3123 à 3942 kg.ha⁻¹, montrant ainsi une réduction forte du rendement sous l'effet du stress hydrique. En revanche, nos résultats ont indiqué que le stress hydrique n'a pas eu d'effet significatif sur la date de floraison du mil. Winkel *et al.* (1997) ont fait la même observation. Cela peut être lié à la grande capacité du mil à résister au stress hydrique. Le stress hydrique favorise le passage du stade végétatif à celui de la reproduction, ce qui réduit la durée de passage à la floraison chez les plantes sensibles (Fukai *et al.*, 1999). Cependant, des études ont rapporté qu'un stress hydrique survenu au stade pré-floral conduisait à un retard de la floraison chez le mil (Debieu *et al.*, 2018; Mohamed *et al.*, 2002).

L'indice de récolte dépend principalement de la biomasse aérienne totale et du poids grain. Dans l'ensemble, les indices de récolte obtenus dans cette étude étaient faibles en raison d'un rendement en grains inférieur à celui de la biomasse aérienne totale. Même si la biomasse était plus élevée dans l'environnement sans stress, il n'y avait pas de différence significative dans l'indice de récolte entre les traitements stressants et non stressants. L'absence de différence de traitement pour l'indice de récolte peut suggérer que le rapport entre le rendement économique (grains) et le rendement biologique (production totale de matières sèches des parties aériennes) ne change pas en raison du stress hydrique survenu au stade végétatif.

Des études antérieures ont suggéré que la tolérance du mil aux milieux secs pourrait être due à des mécanismes régulant l'efficacité de l'utilisation de l'eau et limitant la perte d'eau plutôt qu'à une meilleure acquisition d'eau (Vincent Vadez *et al.*, 2013). Il est intéressant de noter qu'une expansion des familles de gènes impliqués dans la biosynthèse de la cutine, de la subérine et de la cire a été observée chez le mil (Vincent Vadez *et al.*, 2013). De même, un QTL potentiel pour la production de biomasse en cas de sécheresse a été trouvé co-localisé avec un gène codant la 3 cétoacyl-CoA synthase qui catalyse l'élongation des acides gras C24 pendant la biosynthèse de la cire et de la subérine, renforçant ainsi le lien entre les barrières à transpirer et la résistance du mil à la sécheresse (Vincent Vadez *et al.*, 2013).

Dans nos expérimentations, la méthode de phénotypage de (Chopart, 1989) a été utilisée pour analyser la réponse du système racinaire du mil au stress hydrique pendant la phase végétative au champ. Ces expériences ont été réalisées pendant la saison sèche sur des génotypes aux

caractéristiques contrastées : une variété de mil à double usage qui développe une biomasse aérienne importante et deux lignées endogames avec une biomasse plus limitée.

Nos résultats montrent clairement que le stress hydrique conduit à une réallocation du carbone pour la croissance racinaire combinée à une réduction des RLD dans les couches superficielles et à une augmentation de la profondeur du système racinaire.

Il est généralement admis qu'un système racinaire bien développé constitue un caractère important pour l'amélioration de l'absorption des ressources hydriques du sol et par conséquent permet d'éviter la sécheresse. En effet, les cultures ayant un système racinaire dense et profond présenteraient par rapport aux autres une plus grande aptitude à tolérer le stress hydrique (Tuberosa *et al.*, 2002). Ceci s'explique par le fait que ces cultures ont accès à un plus grand volume de sol, leur permettant ainsi de pouvoir bénéficier du contenu hydrique du sol afin d'assurer une bonne nutrition hydro-minérale. Chopart *et al.* (2008), dans une étude réalisée chez le sorgho, ont montré qu'une longueur ainsi qu'une densité racinaire suffisante constitueraient un critère de tolérance pertinent pour le stress hydrique. De même, Jordan *et al.* (1983) avaient montré chez le sorgho, qu'un enracinement profond peut augmenter jusqu'à 20 % le rendement au cours des années sèches. En cas de stress hydrique, les racines des plantes (premiers organes végétaux qui interviennent dans la perception du stress) ajustent de façon continue leur croissance et l'absorption de l'eau afin de maintenir le statut hydrique de la plante (mécanisme d'évitement). Cette absorption de l'eau est déterminée par différents facteurs qui sont les conditions environnementales (disponibilité de l'eau), l'architecture racinaire et les caractéristiques anatomiques (barrières endodermiques, taille des vaisseaux du xylème) et l'activité des aquaporines (Shahzad *et al.*, 2016). Les systèmes racinaires adoptent des architectures différentes en fonction de la disponibilité de l'eau dans la rhizosphère (Lynch, 2013 ; Trachsel *et al.*, 2011).

Les plantes développent divers mécanismes pour réagir au manque. Elles peuvent réagir plus rapidement par des mécanismes de régulation comme la fermeture stomatique, l'ajustement osmotique ou le contrôle de la conductivité hydraulique tissulaire. Elles peuvent aussi réorienter la croissance des racines pour augmenter leur absorption d'eau ou produire moins de stomates pour diminuer la perte d'eau par transpiration (Scharwies et Dinneny, 2019).

L'hydropatterning (Bao *et al.*, 2014; Robbins et Dinneny, 2018) permet aux plantes de répondre à la disponibilité spatiale de l'eau pour initier des racines latérales du côté de la racine qui est en contact avec le plus d'humidité.

Tout comme l'hydropatterning, le xérobranching correspond à la suppression de l'initiation des racines latérales lorsque les racines poussent dans une zone très sèche dans le sol (Orman-Ligeza *et al.*, 2018). Ces travaux suggèrent que les différences dans la disponibilité de l'eau autour de l'extrémité de la racine jouent un rôle important dans l'établissement de l'architecture du système

racinaire. Ces réactions de la plante face à la variation de la disponibilité de l'eau peuvent être divisées en réactions à court terme et à long terme (Scharwies et Dinneny, 2019). En cas de stress hydrique, la conductance hydraulique de la racine est réduite à moitié après environ 5 min par l'action des aquaporines (Vandeleur *et al.*, 2014). Chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, Shkolnik *et al.* (2018) ont montré que la réorientation de la croissance racinaire induite par les gradients de potentiel hydrique, appelé hydrotropisme, est observée après seulement 1 h. En revanche, la formation des architectures racinaires peut prendre des jours, voire des semaines (Rellán-Álvarez *et al.*, 2015).

V. Conclusion et perspectives

Dans cette étude, les génotypes de mil testés ont pu adopter différentes stratégies d'adaptation à la sécheresse liées aux racines. Cette étude a mis en évidence les variations des caractéristiques racinaires et aériennes entre les trois génotypes de mil sous l'effet du stress hydrique survenu au stade végétatif. Dans l'ensemble, la plupart des composantes du rendement ont été considérablement réduites en condition de stress hydrique. De même, une extension du système racinaire du génotype LCICMB1 et une réduction de celui du génotype SL28 ont été observées en cas de stress. Sur la base des résultats, nous pouvons dire que les deux génotypes LCICMB1 et SL28 développent des mécanismes différents en réponse au stress hydrique. Le génotype LCICMB1, moins sensible au stress hydrique, a une longueur racinaire plus importante en condition de stress hydrique. Ainsi l'évitement de la sécheresse par le maintien du potentiel hydrique à un niveau élevé durant le stress hydrique par extension du système racinaire vers les zones humides du sol serait plus prévisible. Bien qu'il ne soit pas possible de conclure à partir d'un si petit échantillon, nous pouvons émettre l'hypothèse que l'extension du système racinaire du mil en cas de stress hydrique est une réponse adaptative (mécanisme d'évitement), c'est-à-dire qu'elle contribue, avec d'autres stratégies comme la réduction de la perte d'eau et la régulation temporelle de l'absorption d'eau, à la tolérance du mil au stress hydrique. D'autres travaux seront nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

Chapitre 4

Étude de l'impact de la densité de semis et de la fertilisation sur le développement racinaire du mil

CHAPITRE 4 : ÉTUDE DE L'IMPACT DE LA DENSITE DE SEMIS ET DE LA FERTILISATION SUR LE DEVELOPPEMENT RACINAIRE DU MIL

I. Introduction

Les racines sont des organes d'une importance vitale pour les plantes. Elles assurent plusieurs fonctions dont notamment l'ancrage, le soutien mécanique des plantes, l'absorption d'eau et de nutriments. Il existe une relation étroite entre les organes souterrains et aériens des plantes. Ainsi, un dysfonctionnement dans cette relation peut avoir des effets directs sur la croissance et le rendement des plantes. Les plantes dont les racines ne se développent pas suffisamment auront du mal à croître normalement même si toutes les autres conditions sont réunies.

Des études ont montré que le développement des organes souterrains des plantes peut être influencé par les caractéristiques du sol (niveau de fertilité, humidité, texture, structure, etc ;(Chopart, 1999; Schenk et Jackson, 2005)), les pratiques culturales (labour, densité de plantation, système de culture, etc ; (Azam-Ali *et al.*, 1984; Chopart, 1983)) et le génotype de la plante (White *et al.*, 2013).

Plusieurs pistes existent pour augmenter le rendement du mil. L'une d'elle consiste à augmenter la densité de semis. En effet, le mil est traditionnellement semé à une très faible densité (12346 poquets/ha) comparé à d'autres céréales comme le maïs (plus de 55 000 plants/ha). Chez cette dernière, l'augmentation de la densité de semis associée à une amélioration variétale ciblée et à des changements de pratiques culturales a permis d'atteindre des rendements à l'hectare très élevés. Des études antérieures suggèrent que l'augmentation de densité de semis chez le mil pourrait permettre d'augmenter significativement les rendements (Bationo *et al.*, 1990; Faramarzi *et al.*, 2011). Cependant, l'augmentation de densité s'accompagne également d'une augmentation de la compétition intra-spécifique pour l'eau, la lumière et les nutriments qui peut être compensée par un changement de fertilisation. La présente étude vise à étudier l'impact combiné (i) de la fertilisation et (ii) de la densité des plantes sur l'enracinement du mil pour évaluer la compétition intra-spécifique.

Pour se faire, la méthode dite de profil cultural a été utilisée pour l'échantillonnage des racines qui ont ensuite servi à estimer certains paramètres du système racinaire comme la RLD, la longueur totale du système racinaire par plante (LR.plant⁻¹) et par m² (LR.m⁻²) ainsi que le taux d'exploration racinaire (TE) dans les différents traitements.

II. Matériels et méthode

II.1. Matériel végétal

Ce travail a été réalisé sur la variété de mil Thialack2, variété composite originaire du Sénégal et dont le cycle de vie est d'environ 95 jours. Les caractéristiques de cette variété ont déjà été décrites dans la partie « matériel et méthodes » du Chapitre 2.

II.2. Conditions expérimentales

Pour étudier l'effet de la densité de semis et de la fertilisation sur la croissance du système racinaire du mil, une expérience au champ a été menée dans un sol sablonneux au Centre National de Recherche Agronomique (CNRA) à Bambey (450-600 mm), Sénégal (14,42°N, 16,28°W) pendant la saison des pluies en 2018 (de juillet à octobre). Les caractéristiques du sol sont données dans le tableau 14.

Tableau 15: Caractéristiques du sol du site d'étude

| Caractéristiques | Teneurs/Valeurs |
|----------------------------|-----------------|
| Argile | 2.70% |
| limon | 3% |
| Sable | 94.50% |
| pH H ₂ O | 7.7 |
| pH KCl | 7.6 |
| NI(NO ₃) mg/kg | 2.55 |
| NI(NH ₄) mg/kg | 5.66 |
| Total N | 0.04% |
| Total C | 0.69% |
| C/N | 16 |
| P total mg/kg | 138 |
| P assimilable mg/kg | 18 |
| CA ²⁺ mé/100 g | 3.65 |
| Mg ²⁺ mé/100 g | 1.44 |
| NA ⁺ mé/100 g | 0.1 |
| K ⁺ mé/100 g | 0.22 |
| mé / 100 g | 4.3 |

Deux densités de semis ont été testées : une densité faible (12346 poquets/ha), soit écartement de 0,9 m entre les lignes et entre les poquets, qui correspond à la densité actuellement utilisée pour la culture du mil au Sénégal et une densité forte (22222 poquets/ha), soit un écartement de 0,9 m x 0,45 m. Des engrais simples : urée (46% N), DSP (25% P) et KCL (61,3%) ont été utilisés. Pour la suite, fd et FD représentent respectivement la faible densité et la forte densité de semis. Deux

niveaux de fertilisation ont été étudiés : le niveau sans fertilisation noté (f) et le niveau avec fertilisation (dose recommandée soit 150 kg ha⁻¹ de NPK (15-10-10) noté (F).

Pour une utilisation efficace des éléments nutritifs, l'azote a été apporté en 3 doses égales : 10 jours après le semis (JAS) puis à 4 et 6 semaines après le semis. Le K a été fourni en 2 doses égales : à 10 JAS et 4 semaines après le semis tandis que le P été apporté une fois à 10 JAS.

II.3. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est un split-plot en blocs complets randomisés avec comme facteur principal la fertilisation avec deux niveaux (sans et avec apport de fertilisants, f et F) et comme facteur secondaire la densité de semis avec deux niveaux (forte densité(FD) et faible densité (fd)). Ainsi, un total de 12 parcelles élémentaires avec quatre traitements effectués répétés trois fois a été évalué (figure 21).

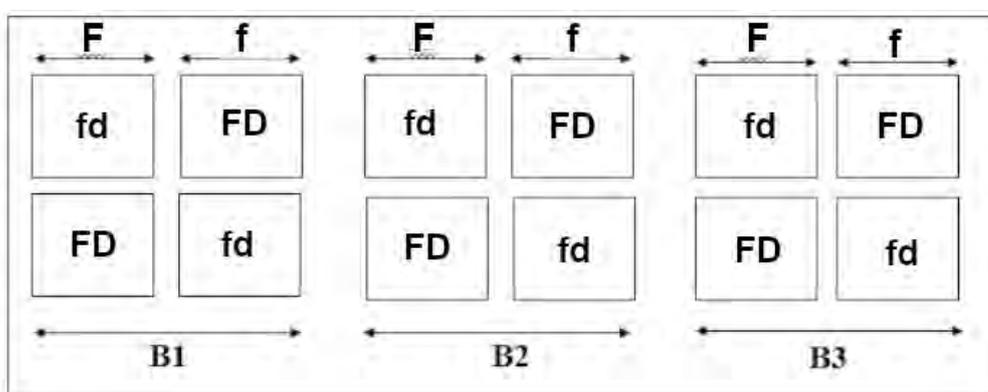


Figure 21: Dispositif expérimental

II.4. Mesures racinaires

Des mesures d'impacts racinaires (NI) ont été effectuées sur les 12 parcelles élémentaires de mil de la variété Thialack2. Pour chaque parcelle élémentaire, une plante a été choisie, ce qui fait un total de 12 plantes. L'échantillonnage a été fait en utilisant la méthode dite de profil cultural décrite dans le Chapitre 3. Ces mesures ont été effectuées au stade de maturité de la plante (90-95 JAS). Pour cela, des tranchées ont été creusées pour réaliser une cartographie des impacts racinaires sur un profil de sol à l'aide d'une grille et à des distances au poquet dépendant de la densité de semis considérée. Pour la faible densité de semis, les profils ont été réalisés à 30 cm puis à 10 cm de la plante. Pour la forte densité de semis, les profils ont été réalisés à 15 cm puis à 5 cm de la plante. Les racines ont été suivies jusqu'à ne plus voir de racines en profondeur après deux grilles consécutives. Le désherbage a été fait à chaque fois que nécessaire une semaine avant observations racinaires.

II.5. Analyse statistique

Les données d'impacts racinaires obtenues sont ensuite rentrées dans l'application *Racine 2.2* (Faye et Chopart, 2019) pour déterminer :

- La densité de longueur racinaire (RLD cm/cm³) grâce au modèle « toutes les racines » développé dans le premier chapitre : $RLD_t = (0.471*Z+1.87)*RID_t$. Les RLD ont ensuite été utilisées pour estimer la longueur du système racinaire par m² en procédant comme suit :

1) on transforme la valeur initiale RLD (m/m³) en mètre par couche de 1 cm donc en la divisant par 100 ;

2) puis on calcule la valeur par couche de mesure (z) ici 10 cm donc on multiplie par 10 ;

3) le calcul est donc la longueur par 10 cm de profondeur sur 1m² (LR en m/m²),

Equation 13: Longueur totale du système racinaire par m²:

$$LR(m.m^{-2}) = RLD*10/100 \quad (Eq15)$$

4) on fait ensuite la somme des longueurs (LR en m/m²) par profil de 10 cm sur tout le profil jusqu' aux dernières racines en profondeur, ce qui donne la longueur totale des racines par m² de culture (en m/m²). A partir de cette valeur, la longueur totale du système racinaire est estimée en m par plante (LR, m/plante) :

Equation 14: Longueur totale du système racinaire par plante.

$$LR(m.plante^{-1}) = LR(m.m^{-2}) * ecartement_semis \quad (Eq16)$$

- La distance moyenne entre les racines (EMR) en cm (Newman, 1966) :

Equation 15: Distance moyenne entre les racines:

$$EMR = \sqrt{(4/\pi * RLD)} \quad (Eq16)$$

- La fraction du volume de sol potentiellement utile pour l'alimentation de la plante par rapport au volume total ou taux d'exploration ou, en anglais PRER (Potential Root Extraction Ratio, TE, compris entre 0 et 1 ; (Chopart *et al.*, 2012; Nodichao *et al.*, 2011). Le TE se calcul comme suit :

Si $Emr/2 \geq ra$ alors

Equation 16: Taux d'exploration racinaire:

$$TE = 1.33(ra/EMR)*(ra/EMR)$$

$$\text{Sinon : } TE = 1 - (EMR/(3*ra))$$

Avec ra : rayon d'action de la racine en cm.

Des tests Student (à 95%) ont été réalisés pour comparer les moyennes des traitements deux à deux. Ensuite une ANOVA multifactorielle a été spécifiquement réalisée pour comparer la longueur racinaire totale/plante dans les différents traitements. Ces analyses ont été réalisées grâce au logiciel R (R Development Core Team (2008), URL <http://www.R-project.org>).

III. Résultats

III.1. Effet sur la densité de longueur racinaire (RLD)

L'impact de la densité de semis et de la fertilisation sur la densité de longueur racinaire (RLD) a été mesuré sur 3 plantes par traitement.

L'augmentation de la densité de semis entraîne une augmentation de RLD en surface avec ou sans fertilisation (figure 22A & B). Cette augmentation de la RLD observée pour l'horizon 0-10 cm est significative avec l'augmentation de la densité de semis sans apport de fertilisant (FD-f; figure 22A). La RLD n'a pas variée de façon significative d'une densité de semis à l'autre en présence de fertilisation (figure 22A). Néanmoins, on note dans ces conditions une augmentation non significative de la RLD en surface pour la forte densité et en profondeur avec la faible densité (figure 22B).

En condition de faible densité de semis, la fertilisation n'a pas eu d'effet sur la variation de la RLD sur tout le profil du sol (figure 22C). Cependant, elle conduit à une réduction significative de la RLD en surface (0-10 cm) pour la forte densité de semis (figure 22D). Il faut cependant noter que la fertilisation réduit la croissance en profondeur du système racinaire quel que soit la densité de semis considérée (figure 22).

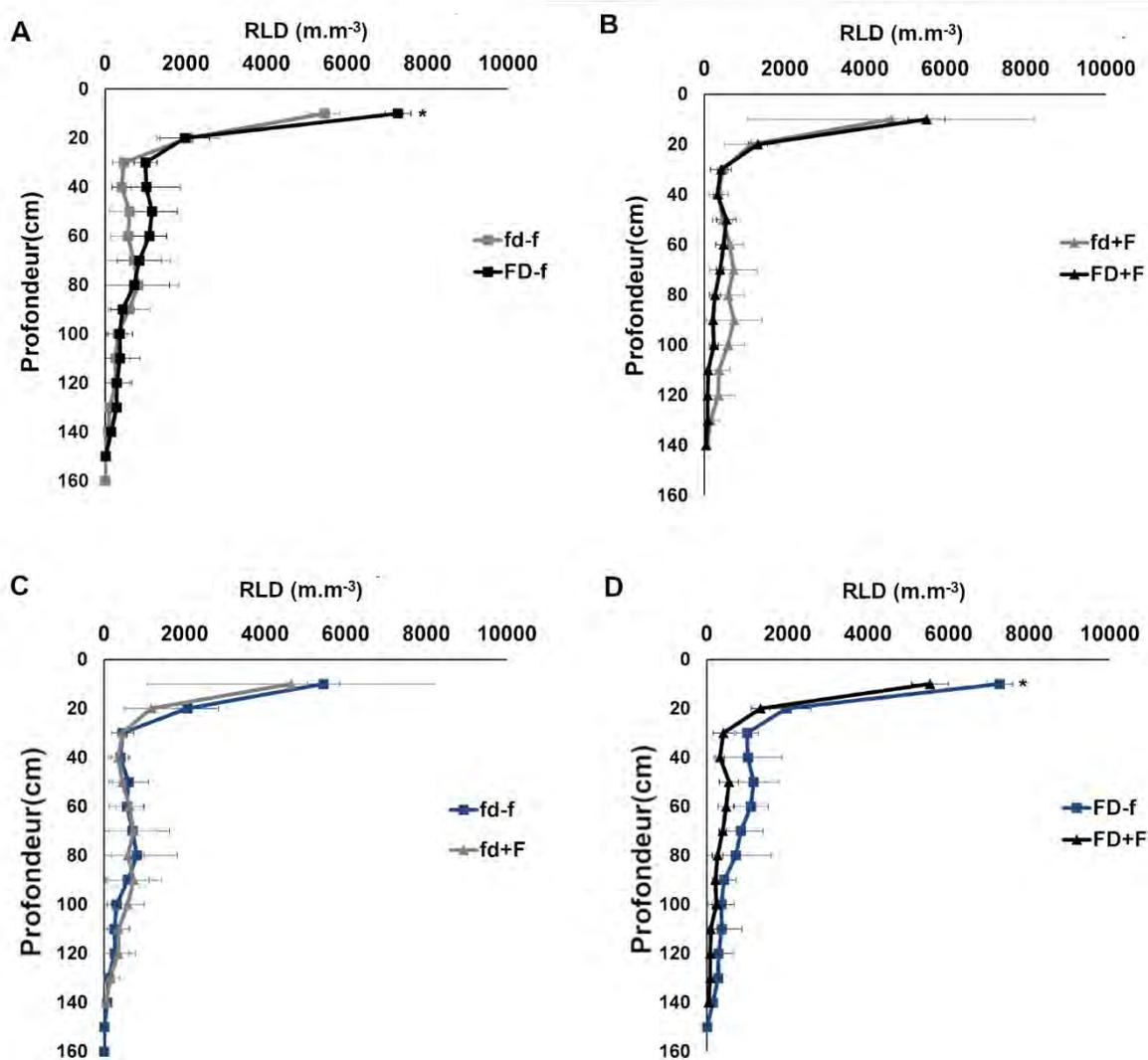


Figure 22: Variation de la RLD du mil en fonction des conditions de culture

(A) et (B) : effet de la densité de semis avec (+F) ou sans fertilisation (-F). (C et D) : Effet de la fertilisation dans les deux conditions de densité (fd et FD). fd+F : faible densité de semis + fertilisation, fd-F: faible densité sans fertilisation, FD+F et FD-F forte densité avec ou sans fertilisation, respectivement. Les moyennes des trois répétitions ont été considérées dans chaque condition.

III.2. Effet sur la longueur du système racinaire du mil

Une analyse de l'impact des facteurs étudiés (densité et fertilisation) sur la longueur du système racinaire des plantes a ensuite été réalisée. Pour cela, les valeurs de RLD ont été utilisées pour estimer la longueur racinaire totale pour une surface élémentaire (c.à.d. la surface de champ occupée par une plante).

L'analyse de variance globale effectuée pour la comparaison de la longueur du système racinaire (LR) n'a montré aucune différence significative entre les traitements. Cependant, des tendances similaires ont été observées dans les deux densités de semis considérées. On note globalement que la longueur totale du système racinaire par plante diminue avec l'augmentation de

la densité de semis. On observe aussi que la fertilisation entraîne une réduction significative de la LR en forte densité. (figure 23).

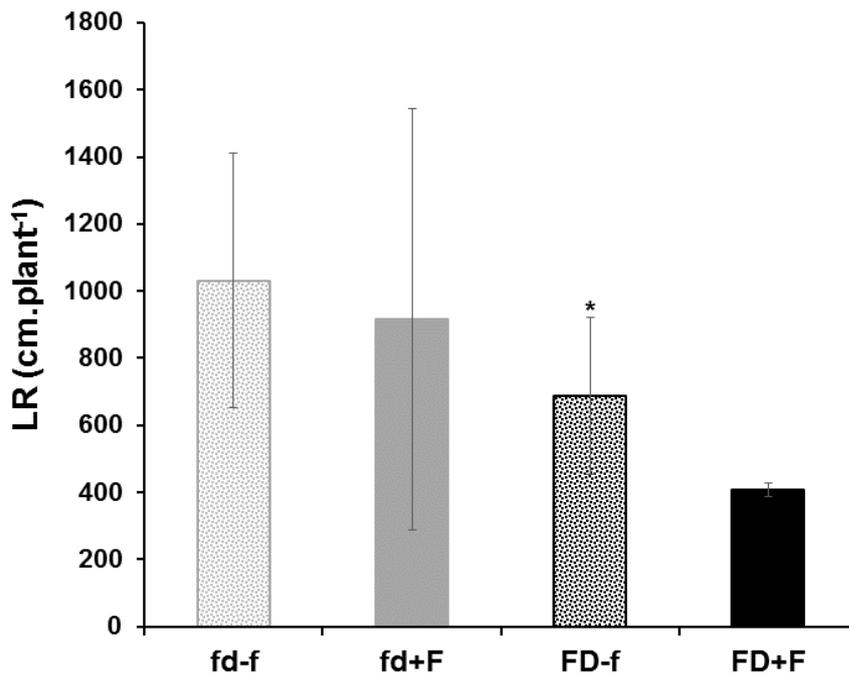


Figure 23: Effet de la fertilisation et de la densité de semis sur la LR

fd-f, faible densité de semis sans fertilisation, **fd+F**, faible densité de semis avec fertilisation, **FD-f**, forte densité de semis sans fertilisation, et **FD+F**, forte densité de semis avec fertilisation. Les bars représentent les écart-types et l'astérisque indique une différence significative de la LR à forte densité avec ou sans fertilisation (test de Student, p -value<0.05). Les moyennes des trois répétitions ont été considérées dans chaque condition.

Les LR calculés au m² par horizon de sol ont également été comparées. Des tendances similaires de la réponse à la fertilisation ont été observées si on considère le système racinaire global par plante. La fertilisation entraîne une réduction de la LR par m² sur toute la profondeur du sol quel que soit la densité considérée (figure 24A & B). Cette augmentation est significative dans la couche superficielle du sol (0-10cm) pour la forte densité (figure 24B).

La LR par m² est plus importante pour la forte densité dans toute la profondeur du sol (figure 24C & D). Cette différence est significative uniquement en surface (0-10 cm) en absence de fertilisation (figure 24C). Avec la fertilisation, on a également une augmentation non significative de la LR par m² avec la forte densité en surface mais pas en profondeur (à partir de 70 cm) où la LR est plus grande en faible densité (figure 24D).

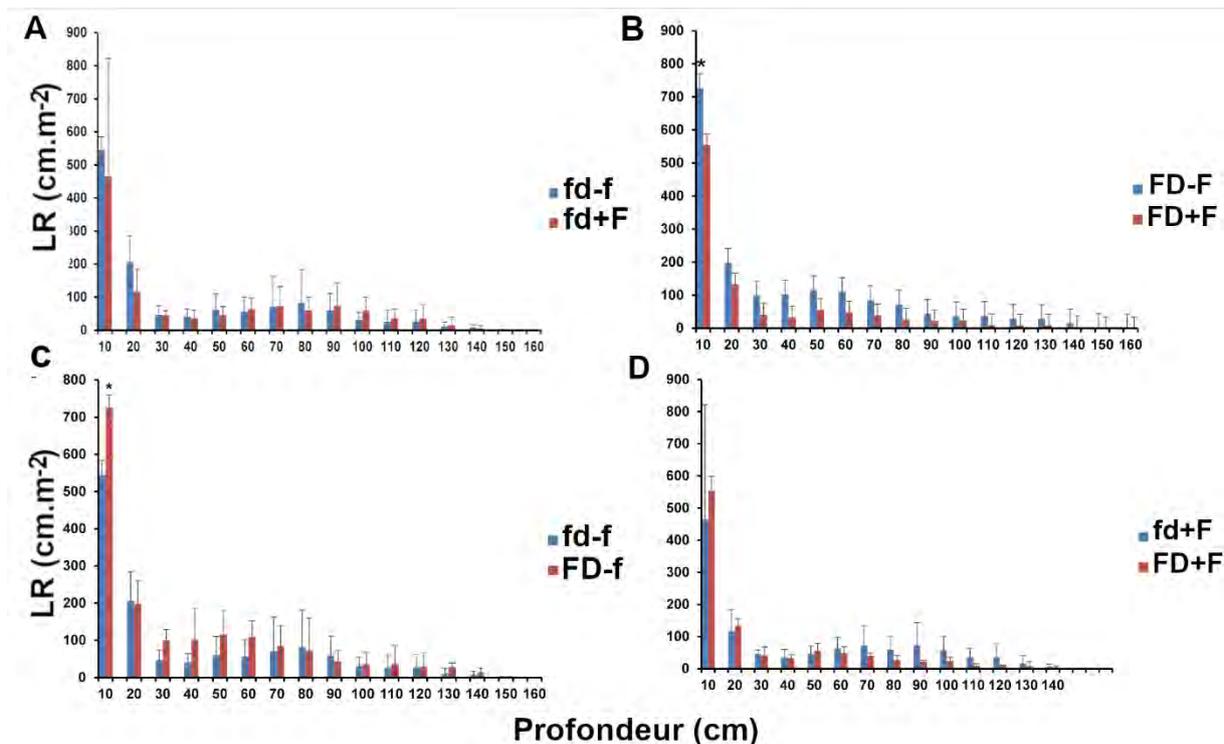


Figure 24: Effet de la fertilisation et de la densité de semis sur al LR par m² selon la profondeur du sol

Des niveaux de 10 cm ont été considérés. **fd-f**, faible densité de semis sans fertilisation, **fd+F**, faible densité de semis avec fertilisation, **FD-f**, forte densité de semis sans fertilisation, et **FD+F**, forte densité de semis avec fertilisation. Les bars représentent les écart-types et l'astérisque indique une différence significative des valeurs moyennes de LR qui sont comparées (test de Student, $p\text{-value} < 0.05$). Les moyennes des trois répétitions ont été considérées dans chaque condition.

III.3. Effet sur le taux d'exploration racinaire (TE)

Le Taux d'Exploration racinaire (TE ou PRER en anglais) est une variable importante du point de vue agronomique car elle renseigne sur la capacité de la racine à extraire l'eau et ou les éléments minéraux du sol dont la plante a besoin pour se développer. Les valeurs de RLD ont été utilisées pour calculer et réaliser des cartes de TE avec Racine 2.

En faible densité de semis, la fertilisation entraîne une légère augmentation du TE sur tout le profil du sol (figure 25AB). Au contraire, en forte densité, la fertilisation se traduit par une diminution du TE (figure 25B & D).

En forte densité de semis, le TE est plus important en particulier pour les horizons profonds du sol en condition non fertilisée (figure 25AC). Cette tendance est complètement inversée avec la fertilisation (figure 25BD).

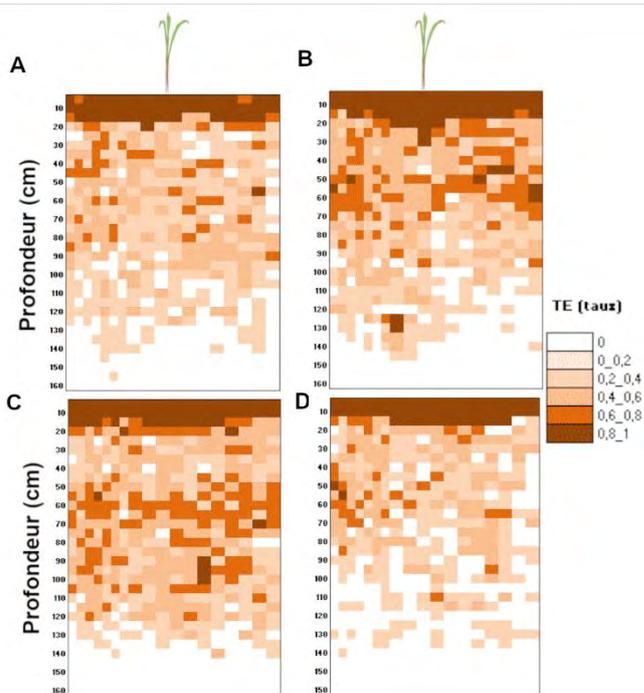


Figure 25: Variation du TE en fonction de la fertilisation et de la densité de semis

(A) Faible densité sans fertilisation (**fd-f**), (B) faible densité avec fertilisation (**fd+F**), (C) forte densité sans fertilisation (**FD-f**) et (D) forte densité avec fertilisation (**FD+F**). Les moyennes des trois répétitions ont été considérées.

Au regard de l'ensemble de nos résultats (figures 22-25), nous pouvons dire que :

- sans fertilisation, l'augmentation de la densité de semis entraîne une augmentation significative de la RLD et de la LR/m² en surface (0-10cm; figures 22A & 24C). De même le TE augmente sur toute la profondeur du sol (figure 25C). Cependant, la fertilisation conduit à une réduction non significative de la LR totale/ plante (figure 23) ;
- avec la fertilisation, aucun effet significatif de la densité de semis n'a été observé sur les différents paramètres racinaires. On note cependant une réduction non significative de la RLD et de la LR/m² en profondeur avec l'augmentation de la densité de semis (figures 22B & 22D). La LR totale/plante et le TE ont par contre été réduit de façon significative avec la forte densité de semis (figures 23 & 25D).
- considérant la même densité de semis, la fertilisation n'a pas eu d'effet significatif sur les paramètres racinaires à faible densité de semis (figures 22-24). Elle augmente cependant le TE (figure 25B). Avec l'augmentation de la densité de semis, un effet significatif de la fertilisation a été observé sur les caractéristiques racinaires avec une réduction de la RLD et la LR/m² en surface (0-10 cm) en condition de fertilisation (figures 22D, & 24B). De même la LR totale/plante et le TE diminuent significativement avec la forte densité de semis (figures 23 & 25).

IV. Discussion

Nous avons analysé l'effet de la densité de semis et de la fertilisation sur le système racinaire du mil au champ. Nos résultats indiquent une interaction complexe entre ces deux variables.

Nos données suggèrent que sans la fertilisation, l'augmentation de la densité de semis entraîne une augmentation significative de la RLD et de la LR/m² essentiellement dans la couche superficielle du sol. Cette augmentation de la RLD et de la LR pourrait être causée par une plus grande proportion de racines fines dans la couche arable. Plusieurs études ont suggéré en effet que la compétition intra-spécifique peut conduire à une prolifération accrue des racines et en particulier des racines latérales (Mommer *et al.*, 2010). Cette compétition serait d'autant plus forte en absence de fertilisation et donc en conditions de faible présence d'éléments minéraux et en particulier de P. Cette hypothèse peut également être confirmée par le fort taux d'exploration TE observé surtout dans la couche superficielle du sol avec l'augmentation de la densité de semis en absence de fertilisation comparée à la faible densité de semis. L'exploration des couches superficielles du sol est importante pour l'acquisition d'éléments nutritifs immobiles comme le phosphore (Dunbabina *et al.*, 2011; Lynch, 2013, 2007; Lynch et Brown, 2012; Postma *et al.*, 2014). D'autres éléments minéraux immobiles sont concentrés dans la couche arable, comme le manganèse, le cuivre et le nickel (White *et al.*, 2013).

Avec la fertilisation, aucune différence significative de RLD ou de LR/m² n'a été observée entre faible et forte densité de semis.

Par contre, l'augmentation de la densité de semis a entraîné une réduction importante de la LR par plante que ce soit en présence ou absence de fertilisation. Cette diminution pourrait traduire une diminution globale de la biomasse des plantes en forte densité. L'augmentation de la densité des plantes entraîne en effet une réduction de la disponibilité des ressources par plante (eau, minéraux, lumière, etc) et un changement de développement de la plante. Cependant, l'absence des valeurs des traits agromorphologiques (en particulier biomasses aériennes) pour cette expérience ne permet pas de vérifier cette hypothèse. Cette expérience préliminaire devra donc être répétée en incluant une caractérisation complète des caractères agromorphologiques. Une croissance racinaire plus rapide et plus profonde a été rapportée pour le mil avec l'augmentation de la densité (Azam-Ali *et al.*, 1984). Cette même observation a été faite dans la présente étude en absence de fertilisation.

Il faut noter que l'échantillonnage des racines n'a pas été effectué à la même distance au pied de la plante en condition de forte et faible densité. Pour la faible densité de semis, l'échantillonnage a été réalisé à 30 cm puis à 10 cm de la plante. Pour la forte densité de semis, les racines ont été échantillonnées à 15 puis à 5 cm de la plante donc plus proche de la plante. Ceci peut influencer les résultats obtenus dans la comparaison des deux densités de semis car plus de racines peuvent être observées avec la FD où les profils étaient plus proches du pied de la plante.

Nos résultats montrent qu'à faible densité de semis, la fertilisation n'a pas eu d'effet significatif sur la densité et la longueur du système racinaire par plante ou mesurée par horizons de sol mais elle augmente le TE racinaire surtout dans les horizons de surface du sol. Les pratiques agricoles (faible densité de semis, la fertilisation) permettraient d'augmenter la capacité des racines à mieux explorer le sol pour le développement de sa partie aérienne étant donné qu'aucun changement important n'a été observé sur la densité et la longueur totale du système racinaire dans ces conditions. Cette hypothèse pourrait être vérifiée par le calcul du rapport shoot/root. Des études de simulation suggèrent que, dans les conditions agricoles, la compétition racinaire pour les nutriments immobiles est relativement faible (Postma et Lynch, 2012) et que par conséquent la longueur du système racinaire de la plante n'augmenterait.

Cependant avec l'augmentation de la densité de semis, la fertilisation a conduit à une réduction des différents paramètres racinaires. Une réduction significative de la RLD et de la LR/m² a été notée dans la couche arable (0-10cm). La LR/plante et le TE ont également été significativement réduites avec la fertilisation, ce qui pourrait traduire un plus faible investissement de la plante dans le système racinaire du fait d'une nutrition hydrominérale suffisante. Là encore, des mesures de caractéristiques aériennes de plantes seront nécessaires pour tester cette hypothèse.

V. Conclusion et perspectives

Nos résultats préliminaires indiquent que la densité de semis et la fertilisation ont un impact sur le développement racinaire. Cette étude devra être reconduite avec plus de répétitions et de traits mesurés (en particulier aériens) pour mieux comprendre les mécanismes mis en jeu.

Discussion générale

DISCUSSION GENERALE

Le mil est une culture céréalière importante dans les régions arides et semi arides d'Afrique et d'Asie et pourrait être utilisé dans les contextes de changements climatiques globaux et assurer la sécurité alimentaire dans ces régions grâce à sa forte capacité d'adaptation au climat tropical sec et aux sols à faible fertilité. Cette adaptation du mil est en grande partie liée à son système racinaire.

La densité de longueur racinaire (RLD) est la variable la plus pertinente et actuellement la plus utilisée pour étudier le système racinaire en tant que capteur d'eau et d'éléments nutritifs (Barley, 1970; Tardieu, 1988; Taylor et Klepper, 1978) et pourrait servir à la sélection de variétés résistantes à la sécheresse (Chopart *et al.*, 2008b). Plusieurs méthodes ont été décrites pour la mesure de la RLD (Box, 1996), mais leur utilisation au champ est souvent techniquement difficile et coûteuse. L'objectif général de cette étude a été d'établir un modèle générique permettant d'estimer la RLD du mil au champ. Ceci devrait ouvrir la voie à la caractérisation de l'impact des facteurs environnementaux et génétiques ainsi que des pratiques culturales sur le développement racinaire du mil et sur sa capacité d'absorption de l'eau et des nutriments.

De manière spécifique, l'objectif de ce travail était de mettre au point une technique simplifiée de phénotypage racinaire du mil au champ et d'établir une relation mathématique reliant les RID et la RLD et enfin d'utiliser ce modèle pour caractériser l'impact de certains facteurs environnementaux (stress hydrique) et pratiques culturales (densité de semis et fertilisation) sur l'enracinement du mil.

Pourquoi le système racinaire ?

Les racines des plantes jouent un rôle important dans la croissance des plantes en exploitant les ressources du sol par l'absorption d'eau et de nutriments. Des études ont montré qu'il existe une relation étroite entre les caractéristiques racinaires et la productivité des cultures (Hufnagel *et al.*, 2014; Kell, 2011), y compris la performance en période de sécheresse (Uga *et al.*, 2013) et le rendement en grains (Narayanan *et al.*, 2014). Cependant, le développement du système racinaire peut être influencé par plusieurs facteurs, notamment les caractéristiques du sol (Chopart, 1999), les pratiques culturales (Azam-Ali *et al.*, 1984; Chopart, 1983) et le génotype de la plante (White *et al.*, 2013). La compréhension de la variabilité et de la contribution de caractères racinaires spécifiques en réponse aux changements des conditions environnementales, pourrait permettre d'identifier les idéotypes capables d'améliorer l'efficacité du système racinaire, ce qui se traduira par une productivité végétale accrue (Lynch et Brown, 2012).

Les caractères racinaires tels que le diamètre, la longueur spécifique, la surface spécifique, l'angle et la densité de la longueur de la racine sont considérés comme des caractères utiles pour améliorer la productivité des plantes en conditions de sécheresse (Wasaya *et al.*, 2018). Par conséquent, il est important de comprendre les interactions entre les racines et l'environnement du sol environnant, ce qui peut être réalisé par le phénotypage racinaire. C'est ainsi qu'au cours de cette dernière décennie, le phénotypage racinaire est de plus en plus considéré dans les programmes de sélection végétale, qui depuis longtemps, étaient axés uniquement sur les parties aériennes de la plante (production de fourrage, de semences ou de céréales ; (Paez-Garcia *et al.*, 2015)).

Comment étudier les racines?

Différentes stratégies de phénotypage racinaire existent aujourd'hui allant du laboratoire au champ. Ces stratégies permettent de caractériser l'architecture du système racinaire des plantes et d'identifier les idéotypes racinaires corrélés avec des cibles de sélection agronomiques pertinentes (Kuijken *et al.*, 2015). Le choix d'une méthode de phénotypage par rapport à l'autre dépend de plusieurs facteurs dont, l'espèce végétale étudiée (annuelle vs vivace), des caractères d'intérêt qui sont ciblés (racines primaires vs racines coronaires), la phase de développement de la plante étudiée (précoce vs terminale), la nécessité de recueillir des données 2D ou 3D, la possibilité de sacrifier la plante (mesures destructives vs non destructives), le délai souhaité pour l'échantillonnage (heures vs jours/mois), et les coûts (Paez-Garcia *et al.*, 2015). Bien que la plupart des méthodes de phénotypage développées au laboratoire ou en serre fournissent des environnements contrôlés et répétables, permettent d'augmenter le débit et nécessitent moins de ressources, elles ne permettent pas cependant une véritable représentation de la croissance des racines dans un contexte agricole pertinent contrairement aux méthodes développées au champ (Paez-Garcia *et al.*, 2015; Zhu *et al.*, 2011). Par conséquent, le phénotypage du système racinaire au champ est nécessaire pour compléter et valider les études en laboratoire ou en serre.

Il n'existe actuellement aucune méthode standard pour l'étude des racines dans le champ à haut débit. Les méthodes conventionnelles de phénotypage racinaire au champ (ou « soil-coring ») sont basées sur des prélèvements de sol autour du système racinaire. Elles permettent de mesurer un certain nombre de paramètres racinaires comme la longueur, le poids, le diamètre, les distances entre les racines, etc. Cependant, elles sont difficiles à contrôler, consomment beaucoup de temps et la prise en compte de façon précise des effets de l'environnement sur le développement racinaire est souvent difficile.

La méthode de cartographie des impacts racinaires visualisés sur un profil de sol ou la méthode dite de profil cultural (« trench-profil method », (Chopart, 1989)), permet de contourner les inconvénients des méthodes classiques. Azevedo *et al.*, (2011) dans une étude comparative entre la méthode classique (« soil-coring ») et la méthode de profil cultural, ont montré que ce dernier

présentait plus d'avantage que la méthode conventionnellement utilisée. Ces auteurs ont mis en évidence que le temps requis pour obtenir des RLD à l'aide des deux méthodes différait considérablement. La méthode classique était la plus longue, car les opérations d'extraction et de préparation des racines pour les mesures de la longueur racinaire étaient effectuées manuellement. Par contre, la méthode de profil cultural consommait moins de temps estimé globalement à environ quatre heures par profil de sol, soit dix fois moins que la méthode classique. Au-delà du travail de terrain, l'introduction des données de densité d'impacts racinaires (RID) dans l'application RACINE2 est la seule opération à effectuer pour calculer les RLD à partir des RID à l'aide du modèle. Cependant, on considère généralement qu'il s'agit davantage d'une technique qualitative que quantitative car ne donne pas accès directement aux variables quantitatives telle que la RLD et la biomasse racinaire. Néanmoins, elle facilite l'estimation de ces variables si elle est associée à la méthode conventionnelle pour une estimation complète du système racinaire (de la RLD).

Ainsi dans la présente étude, nous avons adopté ces deux méthodes de phénotypage pour estimer la RLD du mil au champ. La méthode classique (« soil-coring ») a permis de mettre au point un modèle d'estimation de la RLD à partir des RID tout en prenant en compte l'orientation des racines dans le sol et la profondeur d'échantillonnage racinaire. A partir de ce modèle, la méthode de profil cultural a ensuite été utilisée pour caractériser la réponse du mil face à la sécheresse et aux changements des conditions de culture (fertilisation et densité de semis).

Orientation des racines du mil dans le sol ?

Les résultats obtenus au cours de cette modélisation ont montré que dans nos conditions expérimentales, les racines du mil ont des orientations différentes selon le diamètre considéré et que l'orientation était fortement dépendante de la profondeur du sol. La dépendance de l'orientation des racines du mil à la profondeur du sol avait été précédemment observée chez d'autres espèces comme la canne à sucre (Chopart et al., 2008a) et le sorgho (Chopart *et al.*, 2008b). Les racines latérales fines ($d < 1$ mm) étaient relativement isotropes quel que soit la profondeur. Par contre, les racines coronaires ($d > 1$ mm) avaient une orientation plus ou moins horizontale en surface qui devenait de plus en plus verticale avec la profondeur, ce qui confirme la dynamique du système racinaire adventif telle que proposée par (Chopart, 1980).

L'orientation verticale des racines grosses en profondeur permet une évolution rapide du front racinaire vers les couches profondes du sol où l'eau est stockée en cas de stress hydrique. Ceci permet au système racinaire d'assurer une bonne alimentation hydrique et pourrait être à l'origine de la tolérance du mil à la sécheresse. De même l'orientation horizontale en surface de ces racines permet une colonisation rapide et sur une longue distance du profil de sol permettant d'assurer une

bonne alimentation en nutriments immobiles (phosphore et en potassium) dans les horizons de surface (Chopart, 1980).

En plus de l'orientation des racines dans le sol, la profondeur du sol a été prise en compte dans l'élaboration du modèle d'estimation de la RLD à partir des RID.

Utilisation du modèle pour étudier la réponse du système racinaire du mil à l'environnement

L'étude de l'impact du stress hydrique appliqué au stade végétatif de la plante sur la distribution du système racinaire de génotypes de mil à port aérien contrasté a été effectuée en utilisant le modèle « toutes les racines ». Cette étude a révélé que les génotypes de mil testés ont développé des mécanismes différents d'adaptation à la sécheresse liés aux racines. Il a été noté une forte extension du système racinaire chez le génotype LCICMB1 qui a un rendement plus stable en condition de stress hydrique, moins sensible au stress hydrique et un ratio parties aériennes/racines plus élevé. Par contre chez le génotype SL28 dont le développement de la partie aérienne était plus affecté par le stress, une réduction du système racinaire a été observée. Ces résultats nous ont conduit à émettre l'hypothèse que l'extension du système racinaire du mil en cas de stress hydrique serait une réponse adaptative du mil au stress hydrique. Cependant, une étude plus approfondie incluant plus de génotypes de mil avec plus de répétitions est nécessaire pour vérifier cette hypothèse. Ces résultats concordent avec ceux des études réalisées chez d'autres espèces. Ces études ont mis en évidence l'importance d'un système racinaire profond pour l'absorption de l'eau dans les couches profondes du sol sous l'effet du stress hydrique dans diverses cultures comme le riz (Abd Allah *et al.*, 2010), le maïs (Hund *et al.*, 2011), l'arachide (Vadez *et al.*, 2013) et le blé (Wasson *et al.*, 2012). Chez le blé par exemple, il a été montré que les génotypes ayant des racines plus profondes associées à une densité racinaire plus élevée en profondeur et plus faible en surface avaient un rendement plus élevé dans des conditions de culture pluviale (Wasson *et al.*, 2012).

La durée de la floraison n'a pas été affectée par le stress hydrique chez tous les génotypes de mil, elle reste similaire à celle observée en condition non limitant indiquant les variétés de mil étudiées sont tolérantes au stress hydrique.

Nos résultats ont également indiqué que les pratiques culturales telles que la fertilisation et la densité de semis ont un impact sur le développement racinaire du mil. Dans les conditions agricoles de faible densité de semis, les paramètres racinaires n'ont pas varié en présence de fertilisation. Ceci pourrait s'expliquer par la faible compétition racinaire pour les nutriments immobiles notée dans ces conditions (Postma et Lynch, 2012). Par contre, dans les conditions de forte densité de semis, la fertilisation a induit une réduction importante de la densité et de la longueur des racines dans la couche arable (0-10 cm) ainsi que le taux d'exploration racinaire, ce qui pourrait traduire un

plus faible investissement de la plante dans le système racinaire du fait d'une nutrition hydrominérale suffisante. Cette étude a été réalisée sur un seul génotype de mil (Thialack2) et sur une seule année d'étude. Elle nécessite d'être répétée et de disposer des données sur les parties aériennes des plantes pour mieux comprendre les mécanismes mis en jeu.

Conclusion générale et perspectives

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

La présente étude avait pour ambition de contribuer à l'amélioration de la production du mil dans les zones arides en mettant au point un outils de phénotypage racinaire au champ qui pourrait être utilisé pour l'identification de traits racinaires pouvant être inclus dans les programmes de sélection variétale.

La mise au point d'un modèle d'estimation de la densité de longueur racinaire (RLD) des plants de mil à partir des densités d'impacts des racines (RID) comptées sur des profils de sol tenant compte de l'orientation des racines dans le sol a d'abord permis d'observer des orientations différentes des racines du mil suivant le type de racines considéré. Les racines latérales fines (diamètre <1mm) sont relativement isotropes quelle que soit la profondeur du sol tandis que les racines grosses (ou racines coronaires, diamètre >1mm) ont une orientation plus ou moins horizontale en surface qui devient de plus en plus verticale avec la profondeur. Cette dynamique de croissance du système racinaire du mil lui permet de coloniser plus rapidement et intensément les différents horizons du sol et d'assurer une bonne alimentation hydro-minérale à la plante. A partir de cette première observation, l'orientation des racines et la profondeur ont été considérées comme des variables pertinentes à inclure dans le modèle d'estimation de la densité de longueur racinaire du mil en plus des impacts racinaires obtenus par phénotypage racinaire (méthode Chopart de 1989). Le modèle que nous avons développé est adapté aux conditions de sol de Bambey. Ce sol présentant des caractéristiques typiques des sols sur lesquels le mil est cultivé en Afrique de l'Ouest (zone sahélienne), nous pensons qu'il peut être utilisé dans cette zone. Pour d'autres contextes pédologiques, le modèle devra sans doute être re-calibré.

Le modèle ainsi développé a été ensuite utilisé pour caractériser la réponse du système racinaire du mil à la sécheresse et aux pratiques culturales (fertilisation et densité de semis).

L'analyse de l'impact de la sécheresse sur le développement racinaire du mil a montré que face au déficit hydrique survenu à la phase végétative les différentes accessions testées limitent leur développement racinaire en surface et augmentent leur développement racinaire en profondeur. Une extension du système racinaire plus importante a été observée chez le génotype le moins affecté par le stress et ayant présenté un rendement plus stable en condition de stress hydrique (LCICMB1). Par ailleurs, une réduction de la longueur racinaire du mil a été observée chez le génotype SL28 le plus affecté par le stress hydrique et dont le rendement en grain et ses différentes composantes ont été fortement réduits sous l'effet du stress hydrique. A l'issue de cette étude, nous émettons l'hypothèse que l'extension du système racinaire du mil en cas de stress hydrique est une réponse adaptative car elle permet d'exploiter l'eau dans des horizons de sols profonds qui maintiennent un potentiel

hydrique faible. Ce développement différentiel du système racinaire pourrait contribuer, avec d'autres stratégies comme la réduction de la perte d'eau et la régulation temporelle de l'absorption d'eau, à la tolérance du mil au stress hydrique.

L'analyse de l'impact des pratiques culturales telles que la fertilisation et l'augmentation de densité de semis sur le développement racinaire du mil, a également permis de voir que la densité de semis et la fertilisation ont un impact sur le développement racinaire du mil. Dans les conditions agricoles de faible densité de semis (densité recommandée), les paramètres racinaires tels que la densité de longueur racinaire, la longueur totale du système racinaire par plante ainsi que le taux d'exploration du système racinaire, n'ont pas varié en présence de fertilisation en raison de la faible compétition intra-spécifique notée dans ces conditions. Par contre, dans les conditions de forte densité de semis, la fertilisation a induit une réduction importante de la densité et de la longueur des racines dans la couche arable (0-10 cm) ainsi que le taux d'exploration racinaire, ce qui pourrait traduire un plus faible investissement de la plante dans le système racinaire du fait d'une meilleure nutrition hydrominérale.

Enfin, ce travail met à la disposition de la communauté scientifique en général et des sélectionneurs du mil, en particulier, un modèle mathématique simple et robuste permettant d'estimer facilement la densité de longueur racinaire chez le mil au champ. À terme, il devrait permettre d'évaluer l'impact d'un certain nombre de facteurs environnementaux, génétiques et de pratiques culturales sur le développement du système racinaire du mil cultivé au champ. La compréhension de l'interaction entre les racines et leur environnement permettra d'améliorer la tolérance au stress abiotique du mil.

En perspectives, l'hypothèse de l'extension du système racinaire du mil en cas de stress hydrique comme réponse devra être vérifiée par d'autres travaux. L'étude de l'impact des pratiques culturales (densité de semis, fertilisation) a été réalisée sur une variété de mil (Thialack2) et en une seule année et devra donc être reconduite avec plus de répétitions et de traits mesurés (en particulier aériens) pour mieux comprendre les mécanismes qui sont mis en jeu. Ce dernier point est important pour mieux caractériser l'investissement de la plante dans son système racinaire par rapport à sa biomasse totale. L'augmentation de la densité de semis du mil, qui est actuellement très faible, est l'une des pistes qui pourrait être poursuivie pour augmenter le rendement de cette culture. Il sera cependant important de vérifier que l'augmentation de densité ne conduit pas à une augmentation de la compétition intraspécifique qui entraînerait une baisse de rendement ou de résilience de la culture. Plus d'étude sont nécessaire pour tester ces hypothèses.

Références bibliographiques

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abd Allah, A.A., Shimma, A.B., Zayed, B.A., Gohary, A.A.EL., 2010.** "The role of root system traits in the drought tolerance of rice (*Oryza sativa L.*)". World Academy of Science, Engineering and Technology, vol.4, pp. 1142-1146.
- Anuradha, N., Satyavathi, C.T., Bharadwaj, C., Sankar, M., Pathy, L., 2018.** Association of agronomic traits and micronutrients in pearl millet. Int. J. Chem. Stud. 2018;6:181-184..
- Araus, J.L., Cairns, J.E., 2014.** Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. Trends Plant Sci. 19, 52–61. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.09.008>
- Aslam, M., Khan, I.A., Saleem, M., Ali, Z., 2006.** Assessment of water stress tolerance in different maize accessions at germination and early growth stage. Pakistan journal of Botany. ISSN: 0556-3321.
- Azam-Ali, S.N., Gregory, P.J., Monteith, J.L., 1984.** Effects of planting density on water use and productivity of pearl millet (*Pennisetum Typhoides*) grown on stored water. I. Growth of roots and shoots. Exp. Agric. 20, 203–214. <https://doi.org/10.1017/S0014479700017774>
- Bao, Y., Aggarwal, P., Robbins, N.E., Sturrock, C.J., Thompson, M.C., Tan, H.Q., Tham, C., Duan, L., Rodriguez, P.L., Vernoux, T., Mooney, S.J., Bennett, M.J., Dinneny, J.R., 2014.** Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. Proc. Natl. Acad. Sci. 111, 9319–9324. <https://doi.org/10.1073/pnas.1400966111>
- Barber, S.A., 1971.** Effect of Tillage Practice on Corn (*Zea mays L.*) Root distribution and morphology 1. Agron. J. 63, 724–726. <https://doi.org/10.2134/agronj1971.00021962006300050020x>
- Barley, K.P., 1970.** The configuration of the root system in relation to nutrient uptake, in: Brady, N.C. (Ed.), Advances in Agronomy. Academic Press, pp. 159–201. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60268-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60268-0)
- Bar-Yosef, B., Lambert, J.R., 1981.** Corn and cotton root growth in response to soil impedance and water potential. Soil Sci. Soc. Am. J.45:930-935
- Bationo, A., Christianson, C.B., Baethgen, W.E., 1990.** Plant Density and Nitrogen Fertilizer Effects on Pearl Millet Production in Niger. Agron. J. 82, 290–295. <https://doi.org/10.2134/agronj1990.00021962008200020023x>
- Ben Mohamed, A., van Duivenbooden, N., Abdoussallam, S., 2002.** Impact of climate change on agricultural production in the Sahel – Part 1. Methodological approach and case study for millet in Niger. Clim. Change 54, 327–348. <https://doi.org/10.1023/A:1016189605188>

- Berger, B., de Regt, B., Tester, M., 2012.** High-throughput phenotyping of plant shoots. *Methods Mol. Biol.* Clifton NJ 918, 9–20. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-995-2_2
- Bezançon, G., Pham, J.-L. (Eds.), 2004.** Ressources génétiques des mils en Afrique de l’Ouest : diversité, conservation et valorisation : actes de l’atelier –diversité, conservation, et valorisation des ressources génétiques des mils,” Colloques et Séminaires. IRD, Paris.
- Bezançon, G, Renno, J., Anand, K. k!;, 1997.** Le mil. Amélioration Plants Trop. André Charrier MJ Hamon Nicolas D eds Paris CIRAD ORSTOM 457-482.
- Bhuva, H., Detroja, A., 2018.** Requirement of nutrients for pearl millet (*Pennisetum glaucum L.*) production under Saurashtra conditions. *Int. J. Environ. Sci. Nat Res.* 2018.09.555770
- Bidinger, F., Mahalakshmi, V., Rao, G., 1987.** Assessment of drought resistance in pearl millet [*Pennisetum americanum (L.) Leake*]. I. Factors affecting yields under stress. *Aust. J. Agric. Res.* 38, 37. <https://doi.org/10.1071/AR9870037>
- Bidinger, F.R., Hash, C.T., 2004.** Pearl millet. In Nguyen HT, Blum A (eds) *Physiology and biotechnology integration in plant breeding.* Marcel Dekker, New York, pp 225-270
- Bidinger, F.R., Raju, D.S., 2000.** Response to Selection for Increased Individual Grain Mass in Pearl Millet. *Crop Sci.* 40, 68. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.40168x>
- Böhm, W., 1979.** *Methods of Studying Root Systems, Ecological Studies No. 33.* Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York. 188pp.
- Böhm, W., 1976.** In situ estimation of root length at natural soil profiles. *J. Agric. Sci.* 87, 365–368. <https://doi.org/10.1017/S0021859600027660>
- Boncompagni, E., Orozco-Arroyo, G., Cominelli, E., Gangashetty, P.I., Grando, S., Kwaku Zu, T.T., Daminati, M.G., Nielsen, E., Sparvoli, F., 2018.** Antinutritional factors in pearl millet grains: Phytate and goitrogens content variability and molecular characterization of genes involved in their pathways. *PloS One* 13, e0198394. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198394>
- Bragg, P.L., Govi, G., Cannell, R.Q., 1983.** A comparison of methods, including angled and vertical minirhizotrons, for studying root growth and distribution in a spring oat crop. *Plant Soil* 73, 435–440. <https://doi.org/10.1007/BF02184322>
- Brink, M., Belay, G., 2006.** *Céréales et légumes secs.* Fondation PROTA, 327p.
- Brunken, J.N., 1977.** A systematic study of *Pennisetum* sect. *Pennisetum* (Gramineae). *Am. J. Bot.* 64, 161–176. <https://doi.org/10.2307/2442104>
- Burgarella, C., Cubry, P., Kane, N.A., Varshney, R.K., Mariac, C., Liu, X., Shi, C., Thudi, M., Couderc, M., Xu, X., Chitikineni, A., Scarcelli, N., Barnaud, A., Rhoné, B., Dupuy, C., François, O., Berthouly-Salazar, C., Vigouroux, Y., 2018.** A western Sahara center of

domestication inferred from pearl millet genomes. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 1377–1380.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0643-y>

- Callot, G., Chamamy, H., Maerstens, C., 1982.** Les interactions sol-racines incidence sur la nutrition minérale. Institut Nationale de Recherche Agronomique. Paris, France. Pp 193-231
- Chaudhuri, U.N., Kanemasu, E.T., 1985.** Growth and water use of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) moench) and pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) leeke). *Field Crops Res.* 10, 113–124. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(85\)90019-X](https://doi.org/10.1016/0378-4290(85)90019-X)
- Chien, S.H., Sale, P.W.G., Friesen, D.K., 1990.** A discussion of the methods for comparing the relative effectiveness of phosphate fertilizers varying in solubility. *Fertil. Res.* 24, 149–157. <https://doi.org/10.1007/BF01073583>.
- Chopart, J.-L., 2004.** Les systèmes racinaires des cultures tropicales : rôle, méthodes d'étude in situ, développement, fonctionnement. Document de synthèse. CIRAD-CA, La Réunion, France, 43p.
- Chopart, J.-L., 1999.** Relations entre état physique du sol, systèmes racinaires et fonctionnement hydrique du peuplement végétal : outils d'analyse in situ et exemples d'études en milieu tropical à risque climatique élevé (thesis). Université Joseph Fourier Grenoble 1.
- Chopart, J.-L., 1989.** Scruter les racines à travers des grilles. Une méthode fort utile. Article dans "Info R3S": n°2, p 5.(Lettre du réseau CORAF R3S).
- Chopart, J.-L., 1983.** Etude du système racinaire du mil (*Pennisetum typhoides*) dans un sol sableux du Sénégal. *Agron. Trop.* 1975.
- Chopart, J.L., 1980.** Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal (Arachide, mil, sorgho, riz pluvial). Thèse de Doctorat. Institut National Polytechnique de Toulouse, Toulouse, France, 160p.
- Chopart, J.L., Le Mezo, L., Vauclin, M., 2012.** Modelling the potential root water extraction in soil: application for sugar cane on the Island fo Réunion [WWW Document]. URL https://agritrop.cirad.fr/566840/2/document_566840.pdf (accessed 7.12.19).
- Chopart, J.-L., Rodrigues, S.R., Carvalho de Azevedo, M., de Conti Medina, C., 2008a.** Estimating sugarcane root length density through root mapping and orientation modelling. *Plant Soil* 313, 101–112. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9683-4>
- Chopart, J.L., Siband, P., 1999.** Development and validation of a model to describe root length density of maize from root counts on soil profiles. *Plant Soil.* 214, 61-74.
- Chopart, J.-L., Sine, B., Dao, A., Muller, B., 2008b.** Root orientation of four sorghum cultivars: application to estimate root length density from root counts in soil profiles. *Plant Root* 2, 67–75. <https://doi.org/10.3117/plantroot.2.67>

- Chopart, J.L., Vauclin, M., 1990.** Water Balance Estimation Model: Field Test and Sensitivity Analysis. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54, 1377–1384. <https://doi.org/10.2136/sssaj1990.03615995005400050029x>
- Dancette, C., Hamon, G., Vachaud, G., 1979.** Etude comparée de la dynamique de l'eau en sol sableux nu et cultivé : modalité d'alimentation hydrique du mil et de l'arachide en conditions pluviales déficitaires, au Sénégal. *At. Energy Rev.*
- Daouda Ousmane, S., Emmanuel, R., Marini, P., 1993.** Rôle du système racinaire dans la résistance à la sécheresse chez le mil : analyse de la rhizogenèse post-florale, in: Hamon, S. (Ed.), *Le mil en Afrique : diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration et la culture*, Colloques et Séminaires. ORSTOM, Paris, pp. 205–218.
- de Wet, J.M.J., 1977.** Domestication of African Cereals. *Afr. Econ. Hist.* 15–32. <https://doi.org/10.2307/3601137>
- de Wet, J.M.J., Bidinger, F., Peacock, J.M., 1992.** "Pearl millet (*Pennisetum glaucum*) -a cereal of the Sahel", in *Desertified Grasslands, their Biology, and Management* ed G.P. Chapman (London: Academic Press), 259-267.
- Debieu, M., Sine, B., Passot, S., Grondin, A., Akata, E., Gangashetty, P., Vadez, V., Gantet, P., Fonceka, D., Cournac, L., Hash, C.T., Kane, N., Vigouroux, Y., Laplaze, L., 2018.** Response to early drought stress and identification of QTLs controlling biomass production under drought in pearl millet. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/373233>
- Diouf, O., 2000.** Reponses agrophysiologiques du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) r. br.) à la sécheresse : influence de la nutrition azotée. Thèse de Doctorat, Univ. Libre de Bruxelles, Belgique. 160p.
- Do, F., Daouda, O.S., Marini, P., 1989.** Etude agrophysiologique des mécanismes de résistance du mil à la sécheresse (cas d'un stress hydrique terminal). *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Airde*; 1989, I. 57-74.
- Dunbabina, V.M., Aireyb, M., Digglec, A.J., Rentonb, M., Rengelb, Z., Armstrongd, R., Chenb, Y., Siddiquee, K., 2011.** Simulating the interaction between plant roots , soil water and nutrient flows , and barriers and objects in soil using ROOTMAP.
- Dusserre, J., Audebert, A., Radanielson, A., Chopart, J.-L., 2009.** Towards a simple generic model for upland rice root length density estimation from root intersections on soil profile. *Plant Soil* 325, 277–288. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9978-0>
- Dussert, Y., Snirc, A., Robert, T., 2015.** Inference of domestication history and differentiation between early- and late-flowering varieties in pearl millet. *Mol. Ecol.* 24, 1387–1402. <https://doi.org/10.1111/mec.13119>

- Eldin, M., 1993.** Analyse de l'effet des déficits hydriques sur la récolte du mil au Niger : conséquences agronomiques, in *Le mil en Afrique, diversité génétique et agro-physiologique: Potentialités et contraintes pour l'amélioration de la culture*. ed. S. Hamon (Paris), 149-160. Available at: <http://www.documentation.ird.fr/hot/fdi:38958>.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nation) (2017).** World Total Population 184.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nation) (1997).** Les différentes espèces de mil. Document de synthèses. Available at: <http://www.fao.org>
- Faramarzi, A., Jamshidi, S., Siami, K., 2011.** Plant Density Effect on Yield and Yield Components of Common Millet Cultivars as Second Crop in Miyaneh Region. International Conference on Biology, Environment and Chemistry At: United Arab Emirates, Dubai.
- Faye, A., Chopart, J.L., 2019.** RACINE2.2: Application de gestion de données racinaires obtenues à partir de comptages sur profils de sol. Version 2.1 (2019) Notice d'utilisation 15.
- Faye, I., Diouf, O., Guisse, A., Sene, M., Diallo, N., 2006.** Characterizing Root Responses to Low Phosphorus in Pearl Millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.]. *Agron. J.*
- Fischer, R., Maurer, R., 1978.** Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.* 29, 897. <https://doi.org/10.1071/AR9780897>
- Fitter, A., 2002.** Characteristics and Functions of Root Systems. *Plant Roots*. <https://doi.org/10.1201/9780203909423-11>
- Foehse, D., Jungk, A., 1983.** Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. *Plant Soil* 74, 359–368.
- Fukai, S., Pantuwan, G., Jongdee, B., Cooper, M., 1999.** Screening for drought resistance in rainfed lowland rice. *Field Crops Res.* 64, 61–74. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(99\)00051-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(99)00051-9)
- Fussell, L.K., Bidinger, F.R., Bieler, P., 1991.** Crop physiology and breeding for drought tolerance: research and development. *Field Crops Res.* 27, 183–199. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(91\)90061-Y](https://doi.org/10.1016/0378-4290(91)90061-Y)
- Gardner, W.R., 1964.** Relation of Root Distribution to Water Uptake and Availability 1. *Agron. J.* 56, 41–45. <https://doi.org/10.2134/agronj1964.00021962005600010013x>
- Gardner, W.R., 1960.** Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci.* 89, 63.
- Garg, B.K., Kathju, S., Lahiri, A.N., 1993.** Effect of plant density and soil fertility on pearl millet under drought and good rainfall situations. *Ann Arid Zone.* 32: 13-20.
- Govindaraj, M., Shanmugasundaram, P., Sumathi, P., Muthiah, A., 2010.** Simple, Rapid And Cost Effective Screening Method For Drought Resistant Breeding In Pearl Millet. *Electron. J. Plant Breed.* 10.

- Gowing, D.J., Davies, W.J., 1989.** Root growth when water supply is limited. *Asp. Appl. Biol.*
- Granier, C., Vile, D., 2014.** Phenotyping and beyond: modelling the relationships between traits. *Curr. Opin. Plant Biol.* 18, 96–102. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.02.009>
- Guigaz, M., 2002.** *Memento de l'Agronome*. Quae, eds. CIRAD-GRET and Ministères des Affaires Etrangères.
- Gupta, S.K., Nepolean, T., Sankar, S.M., Rathore, A., Das, R.R., Rai, K.N., Hash, C.T., 2015.** Patterns of Molecular Diversity in Current and Previously Developed Hybrid Parents of Pearl Millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.]. *Am. J. Plant Sci.* 6, 1697–1712.
- Gurney, A.L., Slate, J., Press, M.C., Scholes, J.D., 2006.** A novel form of resistance in rice to the angiosperm parasite *Striga hermonthica*. *New Phytol.* 169, 199–208. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01560.x>
- Harlan, J.R., 1975.** *Crop and Man*. Am. Soc. Agron. Crop Sci. Soc. Am. Madison Wisconsin 295 34, 295. <https://doi.org/10.3406/jatba.1987.3964>
- Henin, S., Feodoroff, A., Gras, R., Momnier, G., 1960.** Le profil cultural : Principes de physique du sol. Soc. Ed. ing. Agric. ed., Paris, 320p.
- Hidding, A.P., Berg, C. van den, 1961.** The relation between pore volume and the formation of root systems in soils with sandy layers. *Proc. 7th Int. Cong. Soil Sci.*, 1: 366-373.
- Hodge, A., 2009.** Root decisions. *Plant Cell Environ.* 32, 628–640. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01891.x>
- Horst, W.J., Schmohl, N., Kollmeier, M., Balu ka, F. ek, Sivaguru, M., 1999.** Does aluminium affect root growth of maize through interaction with the cell wall – plasma membrane – cytoskeleton continuum? *Plant Soil* 215, 163–174. <https://doi.org/10.1023/A:1004439725283>
- Hufnagel, B., Sousa, S.M. de, Assis, L., Guimaraes, C.T., Leiser, W., Azevedo, G.C., Negri, B., Larson, B.G., Shaff, J.E., Pastina, M.M., Barros, B.A., Weltzien, E., Rattunde, H.F.W., Viana, J.H., Clark, R.T., Falcão, A., Gazaffi, R., Garcia, A.A.F., Schaffert, R.E., Kochian, L.V., Magalhaes, J.V., 2014.** Duplicate and conquer: multiple homologs of PHOSPHORUS-STARVATION TOLERANCE1 enhance phosphorus acquisition and sorghum performance on low-phosphorus soils. *Plant Physiol.* 166, 659–677. <https://doi.org/10.1104/pp.114.243949>
- Hund, A., Reimer, R., Messmer, R., 2011.** A consensus map of QTLs controlling the root length of maize. *Plant Soil* 344, 143–158. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0735-9>
- Jadhav, R.P., Khafi, H.R., Raj, A.D., 2011.** Effect of nitrogen and vermicompost on protein content and nutrients uptake in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. BR. EMEND STUNTZ]. *Agric. Sci. Dig.* 31, 319–321.

- Jauhar, P.P., 1981.** Cytogenetics and breeding of pearl millet and related species. *Cytogenet. Breed. Pearl Millet Relat. Species*.
- Jordan, W.R., Monk, R.L., Miller, F.R., Rosenow, D.T., Clark, L.E., Shouse, P.J., 1983.** Environmental physiology of sorghum. I. Environmental and genetic control of epicuticular wax load.
- Jukanti, A.K., Gowda, C.L.L., Rai, K.N., Manga, V.K., Bhatt, R.K., 2016.** Crops that feed the world 11. Pearl Millet (*Pennisetum glaucum L.*): an important source of food security, nutrition and health in the arid and semi-arid tropics. *Food Secur.* 8, 307–329. <https://doi.org/10.1007/s12571-016-0557-y>
- Kell, D.B., 2011.** Breeding crop plants with deep roots: their role in sustainable carbon, nutrient and water sequestration. *Ann. Bot.* 108, 407–418. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr175>
- Kidd, P.S., Llugany, M., Poschenrieder, C., Gunsé, B., Barceló, J., 2001.** The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays L.*). *J. Exp. Bot.* 52, 1339–1352.
- Kouakou, T.H., Waffo-Téguo, P., Kouadio, Y.J., Valls, J., Richard, T., Decendit, A., Mérillon, J.-M., 2007.** Phenolic compounds and somatic embryogenesis in cotton (*Gossypium hirsutum L.*). *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 90, 25–29. <https://doi.org/10.1007/s11240-007-9243-2>
- Kuijken, R.C.P., van Eeuwijk, F.A., Marcelis, L.F.M., Bouwmeester, H.J., 2015.** Root phenotyping: from component trait in the lab to breeding. *J. Exp. Bot.* 66, 5389–5401. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv239>
- Laboski, C.A.M., Dowdy, R.H., Allmaras, R.R., Lamb, J.A., 1998.** Soil strength and water content influences on corn root distribution in a sandy soil. *Plant Soil* 203, 239–247. <https://doi.org/10.1023/A:1004391104778>
- Lang, A.R.G., Melhuish, F.M., 1970.** Lengths and Diameters of Plant Roots in Non-Random Populations by Analysis of Plane Surfaces. *Biometrics* 26, 421. <https://doi.org/10.2307/2529099>
- Le Bourgeois T., Merlier H. 1995.** Adventrop. *Les adventices d'Afrique soudano-sahélienne*. Montpellier, France, CIRAD-CA éd., 640P.
- Le Bourgeois T., Marnotte P. 2002.** Modifier les intréaires technique: la lutte contre les mauvaises herbes. In *Mémento de l'agronomie*. Montpellier, France, CIRAD, Pp. 663-684.
- Loague, K., Green, R.E., 1991.** Statistical and graphical methods for evaluating solute transport models: Overview and application. *J. Contam. Hydrol. Validation of Flow and Transport Models for the Unsaturated Zone* 7, 51–73. [https://doi.org/10.1016/0169-7722\(91\)90038-3](https://doi.org/10.1016/0169-7722(91)90038-3)

- Loumerem, M., 2004.** Etude de la variabilité des populations de mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) cultivées dans les régions arides Tunisiennes et sélection de variétés plus performantes.
- Lynch, J., 1995.** Root Architecture and Plant Productivity. *Plant Physiol.* 109, 7–13. <https://doi.org/10.1104/pp.109.1.7>
- Lynch, J.P., 2013.** Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Ann. Bot.* 112, 347–357. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs293>
- Lynch, J.P., 2007.** Roots of the Second Green Revolution.
- Lynch, J.P., Brown, K.M., 2012.** New roots for agriculture: exploiting the root phenome. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 367, 1598–1604. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0243>
- Mbaye M.S. 2013.** Association mil [*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br] et niébé [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]: arrangement et proposition d'un itinéraire technique. Thèse de Doctorat d'état, Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Sénégal. 236p.
- Mahalakshmi, V., Bidinger, F.R., 1986.** Water deficit during panicle development in pearl millet: yield compensation by tillers. *J. Agric. Sci.* 106, 113. <https://doi.org/10.1017/S0021859600061815>
- Mahalakshmi, V., Bidinger, F.R., 1985.** Flowering response of pearl millet to water stress during panicle development*. *Ann. Appl. Biol.* 106, 571–578. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1985.tb03148.x>
- Mahalakshmi, V., Bidinger, F.R., Raju, D.S., 1987.** Effect of timing of water deficit on pearl millet (*Pennisetum americanum*). *Field Crops Res.* 15, 327–339. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(87\)90020-7](https://doi.org/10.1016/0378-4290(87)90020-7)
- Maiti, R.K., Bidinger, F.R., 1981.** Growth and Development of the Pearl Millet Plant. Research Bulletin no. 6. Res. Bull. No 6. URL <http://oar.icrisat.org/1073>
- Marchais, L., Tostain, S., Amakou, I., 1993.** Signification taxonomique et évolutive de la structure génétique des mils pénicillaires 9.
- Mariac, C., Luong, V., Kapran, I., Mamadou, A., Sagnard, F., Deu, M., Chantereau, J., Gerard, B., Ndjeunga, J., Bezançon, G., Pham, J.-L., Vigouroux, Y., 2006.** Diversity of wild and cultivated pearl millet accessions (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br.) in Niger assessed by microsatellite markers. *TAG Theor. Appl. Genet. Theor. Angew. Genet.* 114, 49–58. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0409-9>
- Melhuish, F.M., Lang, A.R.G., 1968.** Quantitative studies of roots in soil. i. length and diameters of cotton roots in a clay-loam soil by analysis of surface-ground blocks of resin-impregnated soil. *Soil Sci.* 106, 16.
- Merlier H., Montégut J. 1982.** *Adeventices Topicales*. ORSTOM, CIRAD-GERDAT, ENSH, Montpellier, Franc, 490p.

- Mohamed, A.B., Duivenbooden, N.V., Abdoussallam, S., 2002.** Impact of climate change on agricultural production in the sahel – part 1. Methodological approach and case study for millet in Niger 22.
- Mohamed, H.A., Clark, J.A., Ong, C.K., 1988.** Genotypic Differences in the Temperature Responses of Tropical CropsII. Seedling emergence and leaf growth of groundnut (*arachis hypogaea* l.) and pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). J. Exp. Bot. 39, 1129–1135. <https://doi.org/10.1093/jxb/39.8.1129>
- Mommer, L., Ruijven, J.V., Caluwe, H.D., Smit-Tiekstra, A.E., Wagemaker, C.A.M., Ouborg, N.J., Bögemann, G.M., Weerden, G.M.V.D., Berendse, F., Kroon, H.D., 2010.** Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species. J. Ecol. 98, 1117–1127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01702.x>
- Mooney, S.J., Pridmore, T.P., Helliwell, J., Bennett, M.J., 2012.** Developing X-ray Computed Tomography to non-invasively image 3-D root systems architecture in soil. Plant Soil 352, 1–22. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1039-9>
- Munns, D.N., 1968.** Nodulation of *Medicago sativa* in solution culture. Plant Soil 29, 33–47. <https://doi.org/10.1007/BF01393910>
- Murty, M., Singh, P., Wani, S., Khairwal, I., Srinivas, K., 2007.** Yield Gap Analysis of Sorghum and Pearl millet in India Using Simulation Modeling. Int. Crop Res. Inst. Semi-Arid Trop., Global Therme on Agroecosystems Report 82.
- Narayanan, S., Mohan, A., Gill, K.S., Prasad, P.V.V., 2014.** Variability of root traits in Spring Wheat germplasm. PLOS ONE 9, e100317. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100317>
- Nash, J.E., Sutcliffe, J.V., 1970.** River flow forecasting through conceptual models part I — A discussion of principles. J. Hydrol. 10, 282–290. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(70\)90255-6](https://doi.org/10.1016/0022-1694(70)90255-6)
- Ndour, A., Vadez, V., Pradal, C., Lucas, M., 2017.** Virtual Plants Need Water Too: Functional-Structural Root System Models in the Context of Drought Tolerance Breeding. Front. Plant Sci. 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01577>
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, Dr., Chan, K.M., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., Shaw, Mr., 2009.** Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. Front. Ecol. Environ. 7, 4–11. <https://doi.org/10.1890/080023>
- Newman, E.I., 1966.** A Method of Estimating the Total Length of Root in a Sample on JSTOR. <https://www.jstor.org/stable/2401670>.

- Nicou, R., 1975.** Le problème de la prise en masse à la dessiccation des sols sableux et sablo-argileux de la zone tropicale sèche. *Agron. Trop.* 1975.
- NOBA, K., 2002.** La flore adventice dans le Bassin arachidier (Sénégal) : structure, dynamique et impact sur la production du mil et de l'arachide. Thèse de Doctorat d'état ès sciences naturelles. Univ. Cheikh Anta Diop Dakar 137p.
- Nodichao, L., Chopart, J.L., Rounsard, O., Vauclin, M., Aké, S., Jourdan, C., 2011.** Genotypic variability of oil palm root system distribution in the field. Consequences for water uptake. *Plant Soil*.
- Orman-Ligeza, B., Morris, E.C., Parizot, B., Lavigne, T., Babé, A., Ligeza, A., Klein, S., Sturrock, C., Xuan, W., Novák, O., Ljung, K., Fernandez, M.A., Rodriguez, P.L., Dodd, I.C., De Smet, I., Chaumont, F., Batoko, H., Périlleux, C., Lynch, J.P., Bennett, M.J., Beeckman, T., Draye, X., 2018.** The Xerobranching Response Represses Lateral Root Formation When Roots Are Not in Contact with Water. *Curr. Biol.* CB 28, 3165-3173.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.074>
- Oumar, I., Mariac, C., Pham, J.-L., Vigouroux, Y., 2008.** Phylogeny and origin of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br) as revealed by microsatellite loci. *Theor. Appl. Genet.* 117, 489–497. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0793-4>
- Paez-Garcia, A., Motes, C., Scheible, W.-R., Chen, R., Blancaflor, E., Monteros, M., 2015.** Root Traits and Phenotyping Strategies for Plant Improvement. *Plants* 4, 334–355. <https://doi.org/10.3390/plants4020334>
- Passot, S., Gnacko, F., Moukouanga, D., Lucas, M., Guyomarc'h, S., Ortega, B.M., Atkinson, J.A., Belko, M.N., Bennett, M.J., Gantet, P., Wells, D.M., Guédon, Y., Vigouroux, Y., Verdeil, J.-L., Muller, B., Laplaze, L., 2016.** Characterization of pearl millet root architecture and anatomy reveals three types of lateral roots. *Front. Plant Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00829>
- Passot, S., Moreno-Ortega, B., Moukouanga, D., Balsera, C., Guyomarc'h, S., Lucas, M., Lobet, G., Laplaze, L., Muller, B., Guédon, Y., 2018.** A new phenotyping pipeline reveals three types of lateral roots and a random branching pattern in two cereals. *Plant Physiol.* 177, 896–910. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01648>
- Pieri, C., 1986.** Fertilité des terres de savanes. Bilan de trente ans de recherche et de développement agricoles au Sud du Sahara. CIRAD-IRAT, Montpellier.
- Poncet, V., Lamy, F., Enjalbert, J., Joly, H., Sarr, A., Robert, T., 1998.** Genetic analysis of the domestication syndrome in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L., Poaceae): inheritance of the major characters. *Heredity* 81, 648–658. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1998.00445.x>

- Postma, J.A., Lynch, J.P., 2012.** Complementarity in root architecture for nutrient uptake in ancient maize/bean and maize/bean/squash polycultures. *Ann. Bot.* 110, 521–534. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs082>
- Postma, J.A., Schurr, U., Fiorani, F., 2014.** Dynamic root growth and architecture responses to limiting nutrient availability: linking physiological models and experimentation. *Biotechnol. Adv., Plant Biotechnology 2013: –Green for Good II*. 32, 53–65. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.08.019>
- Rai, K.N., Murty, D.S., Andrews, D.J., Bramel-Cox, P.J., 1999.** Genetic enhancement of pearl millet and sorghum for the semi-arid tropics of Asia and Africa. *Genome* 42, 617–628. <https://doi.org/10.1139/g99-040>
- Ramond, C., 1968.** Pour une meilleure connaissance de la croissance et du développement des mils *Pennisetum*. *Agron. Trop. Sér. 1 Riz Rizic. Cult. Vivrières Trop.*
- Ray, D.K., Mueller, N.D., West, P.C., Foley, J.A., 2013.** Yield Trends Are Insufficient to Double Global Crop Production by 2050. *PLOS ONE* 8, e66428. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428>
- Rellán-Álvarez, R., Lobet, G., Lindner, H., Pradier, P.-L., Sebastian, J., Yee, M.-C., Geng, Y., Trontin, C., LaRue, T., Schragger-Lavelle, A., Haney, C.H., Nieu, R., Maloof, J., Vogel, J.P., Dinneny, J.R., 2015.** GLO-Roots: an imaging platform enabling multidimensional characterization of soil-grown root systems. *eLife* 4. <https://doi.org/10.7554/eLife.07597>
- Robbins, N.E., Dinneny, J.R., 2018.** Growth is required for perception of water availability to pattern root branches in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, E822–E831. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710709115>
- Saïdou, A.-A., Mariac, C., Luong, V., Pham, J.-L., Bezançon, G., Vigouroux, Y., 2009.** Association studies identify natural variation at PHYC linked to flowering time and morphological variation in pearl millet. *Genetics* 182, 899–910. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.102756>
- Scharwies, J.D., Dinneny, J.R., 2019.** Water transport, perception, and response in plants. *J. Plant Res.* 132, 311–324. <https://doi.org/10.1007/s10265-019-01089-8>
- Schenk, H.J., Jackson, R.B., 2005.** Mapping the global distribution of deep roots in relation to climate and soil characteristics. *Geoderma* 126, 129–140. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.11.018>
- Scott-Wendt, J., Chase, R.G., Hossner, L.R., 1988.** Soil chemical variability in sandy ustalfs in semiarid niger, west africa. *Soil Sci.* 145, 414.
- Seago, J.L., Fernando, D.D., 2013.** Anatomical aspects of angiosperm root evolution. *Ann. Bot.* 112, 223–238. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs266>

- Seghatoleslami, M.J., Kafi, M., Majidi, E., 2008.** Effect of drought stress at different growth stages on yield and water use efficiency of five proso millet (*Panicum miliaceum* L.) genotypes 6.
- Serba, D.D., Yadav, R.S., 2016.** Genomic Tools in Pearl Millet Breeding for Drought Tolerance: Status and Prospects. *Front. Plant Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01724>
- Shahzad, Z., Canut, M., Tournaire-Roux, C., Martinière, A., Boursiac, Y., Loudet, O., Maurel, C., 2016.** A Potassium-Dependent Oxygen Sensing Pathway Regulates Plant Root Hydraulics. *Cell* 167, 87-98.e14. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.068>
- Shkolnik, D., Nuriel, R., Bonza, M.C., Costa, A., Fromm, H., 2018.** MIZ1 regulates ECA1 to generate a slow, long-distance phloem-transmitted Ca²⁺ signal essential for root water tracking in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 8031–8036. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804130115>
- Siband, P., 1981.** Croissance, nutrition et production du mil (*Pennisetum typhoides*, Hubbard et Stapf), essai d'analyse du fonctionnement du mil en zone sahélienne.
- Sinclair, T., Ludlow, M., 1986.** Influence of Soil Water Supply on the Plant Water Balance of Four Tropical Grain Legumes. *Funct. Plant Biol.* 13, 329. <https://doi.org/10.1071/PP9860329>
- Singh, P., Boote, K.J., Kadiyala, M.D.M., Nedumaran, S., Gupta, S.K., Srinivas, K., Bantilan, M.C.S., 2017.** An assessment of yield gains under climate change due to genetic modification of pearl millet. *Sci. Total Environ.* 601–602, 1226–1237. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.002>
- Smith, F.A., 2007.** Plant roots. Growth, activity and interaction with soils. *Ann. Bot.* 100, 151–152. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm099>
- Tardieu, F., 1988.** Analysis of the spatial variability in maize root density: III. Effect of a wheel compaction on water extraction. *Plant Soil* 109, 257–262. <https://doi.org/10.1007/BF02202092>
- Tardieu, F., Manichon, H., 1986.** Caractérisation en tant que capteur d'eau de l'enracinement du maïs en parcelle cultivée. II. - Une méthode d'étude de la répartition verticale et horizontale des racines. *Agronomie* 6, 415–425.
- Taylor, H.M., Böhm, W., 1976.** Use of acrylic plastic as rhizotron windows 1. *Agron. J.* 68, 693–694. <https://doi.org/10.2134/agronj1976.00021962006800040042x>
- Tennant, D., 1975.** A Test of a Modified Line Intersect Method of Estimating Root Length. *J. Ecol.* 63, 995–1001. <https://doi.org/10.2307/2258617>
- Tostain, S., 1998.** Le mil, une longue histoire : hypothèses sur sa domestication et ses migrations, in: Chastanet, M. (Ed.), *Plantes et paysages d'Afrique : une histoire à explorer, Hommes et Sociétés*. Karthala, Paris, pp. 461–490.

- Tostain, S., 1992.** Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.): 3. Wild millet. TAG Theor. Appl. Genet. Theor. Angew. Genet. 83, 733–742. <https://doi.org/10.1007/BF00226692>
- Tostain, S., Marchais, L., 1993.** Evaluation de la diversité génétique des mils (*Pennisetum glaucum* (L.)R. BR.) au moyen de marqueurs enzymatiques et relations entre formes sauvages et cultivées, in: Hamon, S. (Ed.), Le mil en Afrique : diversité génétique et agrophysiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration et la culture, Colloques et Séminaires. ORSTOM, Paris, pp. 33–56.
- Trachsel, S., Kaeppler, S.M., Brown, K.M., Lynch, J.P., 2011.** Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. Plant Soil 341, 75–87. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0623-8>
- Tuberosa, R., Salvi, S., Sanguineti, M.C., Landi, P., Maccferri, M., Conti, S., 2002.** Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. Ann. Bot. 89, 941–963. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf134>
- Uga, Y., Sugimoto, K., Ogawa, S., Rane, J., Ishitani, M., Hara, N., Kitomi, Y., Inukai, Y., Ono, K., Kanno, N., Inoue, H., Takehisa, H., Motoyama, R., Nagamura, Y., Wu, J., Matsumoto, T., Takai, T., Okuno, K., Yano, M., 2013.** Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. Nat. Genet. 45, 1097–1102. <https://doi.org/10.1038/ng.2725>
- Vadez, V., Hash, T., Bidinger, F.R., Kholova, J., 2012.** II.1.5 Phenotyping pearl millet for adaptation to drought. Front. Physiol. 3. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00386>
- Vadez, Vincent, Kholová, J., Yadav, R.S., Hash, C.T., 2013.** Small temporal differences in water uptake among varieties of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) are critical for grain yield under terminal drought. Plant Soil 371, 447–462. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1706-0>
- Vadez, V., Rao, J.S., Bhatnagar-Mathur, P., Sharma, K.K., 2013.** DREB1A promotes root development in deep soil layers and increases water extraction under water stress in groundnut. Plant Biol. Stuttg. Ger. 15, 45–52. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00588.x>
- Van Noordwijk, M., 1987.** Method for quantification of root distribution patterns and root dynamics in the field. In: "20th Colloq. Int. Potash Institute", Bern, Int.potash Inst. Publishers Berne. 247-265.
- Vandeleur, R.K., Sullivan, W., Athman, A., Jordans, C., Gilliham, M., Kaiser, B.N., Tyerman, S.D., 2014.** Rapid shoot-to-root signalling regulates root hydraulic conductance via

aquaporins: Shoot signals regulate root aquaporins. *Plant Cell Environ.* 37, 520–538.
<https://doi.org/10.1111/pce.12175>

- Varshney, R.K., Shi, C., Thudi, M., Mariac, C., Wallace, J., Qi, P., Zhang, H., Zhao, Y., Wang, X., Rathore, A., Srivastava, R.K., Chitikineni, A., Fan, G., Bajaj, P., Punnuri, S., Gupta, S.K., Wang, H., Jiang, Y., Couderc, M., Katta, M.A.V.S.K., Paudel, D.R., Mungra, K.D., Chen, W., Harris-Shultz, K.R., Garg, V., Desai, N., Doddamani, D., Kane, N.A., Conner, J.A., Ghatak, A., Chaturvedi, P., Subramaniam, S., Yadav, O.P., Berthouly-Salazar, C., Hamidou, F., Wang, Jianping, Liang, X., Clotault, J., Upadhyaya, H.D., Cubry, P., Rhoné, B., Gueye, M.C., Sunkar, R., Dupuy, C., Sparvoli, F., Cheng, S., Mahala, R.S., Singh, B., Yadav, R.S., Lyons, E., Datta, S.K., Hash, C.T., Devos, K.M., Buckler, E., Bennetzen, J.L., Paterson, A.H., Ozias-Akins, P., Grando, S., Wang, Jun, Mohapatra, T., Weckwerth, W., Reif, J.C., Liu, X., Vigouroux, Y., Xu, X., 2017.** Pearl millet genome sequence provides a resource to improve agronomic traits in arid environments. *Nat. Biotechnol.* 35, 969–976. <https://doi.org/10.1038/nbt.3943>
- Vietmeyer N.D. 1996.** Lost crops of Africa. National Academy Press, Washington, D.C.
- Wasaya, A., Zhang, X., Fang, Q., Yan, Z., 2018.** Root Phenotyping for Drought Tolerance: A Review. *Agronomy* 8, 241. <https://doi.org/10.3390/agronomy8110241>
- Wasson, A.P., Richards, R.A., Chatrath, R., Misra, S.C., Prasad, S.V.S., Rebetzke, G.J., Kirkegaard, J.A., Christopher, J., Watt, M., 2012.** Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *J. Exp. Bot.* 63, 3485–3498. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers111>
- White, P.J., George, T.S., Gregory, P.J., Bengough, A.G., Hallett, P.D., McKenzie, B.M., 2013.** Matching roots to their environment. *Ann. Bot.* 112, 207–222. <https://doi.org/10.1093/aob/mct123>
- Willmott, C.J., Robeson, S.M., Matsuura, K., 2012.** A refined index of model performance. *Int. J. Climatol.* 32, 2088–2094. <https://doi.org/10.1002/joc.2419>
- Winkel, T., Do, F., 1992.** Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à la sécheresse. *Agron. Trop.* 46, 339–351.
- Winkel, T., Renno, J.-F., Payne, W.A., 1997.** 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, 1001–1009. <https://doi.org/10.1093/jxb/48.5.1001>.
- Yadav, O.P., Bhatnagar, S.K., 2001.** Evaluation of indices for identification of pearl millet cultivars adapted to stress and non-stress conditions. *Field Crops Res.* 8.

- Yadav, O.P., Rai, K.N., Rajpurohit, B.S., Hash, C.T., Mahala, R.S., Gupta, S.K., Shetty, H.S., Bishnoi, H.R., Rathore, M.S., Kumar, A., Sehgal, S., Raghvani, K.L., 2012.** Twenty-five Years of Pearl Millet Improvement in India. URL <http://oar.icrisat.org/10887>
- Yadav, O.P., Singh, D.V., Vadez, V., Gupta, S.K., Rajpurohit, B.S., Shekhawat, P.S., 2017.** Improving pearl millet for drought tolerance – Retrospect and prospects. *Indian J. Genet. Plant Breed.* 77, 464. <https://doi.org/10.5958/0975-6906.2017.00062.1>
- Yadav, R.S., Hash, C.T., Bidinger, F.R., Cavan, G.P., Howarth, C.J., 2002.** Quantitative trait loci associated with traits determining grain and stover yield in pearl millet under terminal drought-stress conditions. *TAG Theor. Appl. Genet. Theor. Angew. Genet.* 104, 67–83. <https://doi.org/10.1007/s001220200008>
- Zegada-Lizarazu, W., Iijima, M., 2005.** Deep root water uptake ability and water use efficiency of pearl millet in comparison to other millet species. *Plant Prod. Sci.* 8, 454–460. <https://doi.org/10.1626/pps.8.454>
- Zhu, J., Ingram, P.A., Benfey, P.N., Elich, T., 2011.** From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture. *Curr. Opin. Plant Biol.* 14, 310–317. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.020>
- Zombre, G., Zongo, J., 1994.** Réponse physiologique du niébé au déficit hydrique s'exerçant uniformément au cours du cycle de développement. *Afr Crop Sci J*; 2: 225-231.

Annexes

ANNEXES

Annexe 1 : Posters Poster 1.



Development of a root phenotyping in field conditions in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br): Application to measure the effect of water deficit on root architecture in field conditions



Faye A.^{1,2}, Sine B.³, Chopart J.L.⁴, Grondin A.^{1,2,3,5}, Min, D.⁷, Audebert A.^{1,3,8}, Kane A.^{1,2,6}, Laplace L.^{1,2,5}

¹Laboratoire Commun de Biologie BLU/IRATA/UGAR/USAR/ Senegal, ²Centre d'Etude et de Recherche pour l'Intensification de l'Agriculture à l'Échelle des CÉDESAO, Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA), Thiaroye, Senegal, ³AgroParisTech, Université Paris Saclay, Université de Montpellier, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Montpellier, France, ⁴AgroParisTech, Université de Montpellier, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Montpellier, France, ⁵Department of Agronomy, Kansas State University, Manhattan, Kansas, USA, ⁶INRAE, Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le Développement (CIRAD), Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Montpellier SupAgro, Université de Versailles Saint-Quentin, Versailles, France, ⁷Correspondence: EF388, a.a.faye@ird.fr



INTRODUCTION AND OBJECTIVES

Pearl millet, unlike other cereals, is able to withstand dry and hot conditions and plays an important role for food security in arid and semi-arid areas of Africa and India. However, low soil fertility and drought constrain pearl millet yield. One of the main targets for approaches aiming at addressing these constraints through agricultural practices or breeding is the root system architecture. In this study, we developed a method to easily phenotype root system development in field trials. Our model predicts root length density (RLD) of pearl millet plants from root intersection densities (RID) counted on a trench profile in field conditions. We used our model to study pearl millet root system response to drought and showed that pearl millet reorients its root growth toward deeper soil layers that retain more water in these conditions.

MATERIALS AND METHODS

Plant material:

Four millet varieties were used for model calibration : Souna3, Gawane, Thiack2 and SL28

Six varieties were tested : Souna3, IBV8004, GB8735, ISM19507, SL423, and SL28 (Model validation)

SL28 and LCICMB1 used to test the impact of water stress in Pearl millet root system.

Study site : CNRA/ISRA /Bambey/Senegal

Roots sampling process in field

We adapted a method previously described to estimate the RLD from root intersection density (RID; Chopart J.L., Siband P., 1999, Fig 1)

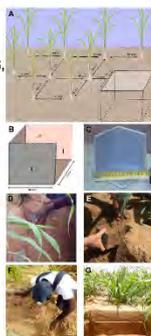


Fig 1. RID counting method used for RLD modeling from RID

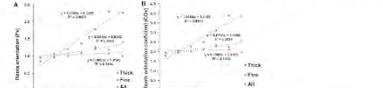


Fig 2. A. Relationship between soil depth and the main direction of root growth (P) and the root orientation coefficient (LCV)

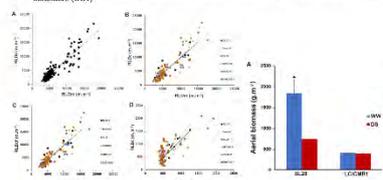


Fig 3. Relationship between RLDm and RLDc considering the proposed models.

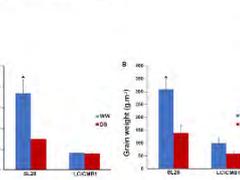


Fig 4. Agromorphological characteristics of SL28 and LCICMB1.

Effect of water stress on root system development

Both pearl millet lines reduced root growth in the dry topsoil layers and increased their root growth in deeper soil horizons, upon drought conditions (Fig 5 & 6). Both reallocated resources to root growth but this reallocation was stronger in LCICMB1 (Fig 7).

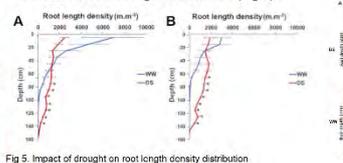


Fig 5. Impact of drought on root length density distribution according to depth in SL28 and LCICMB1.

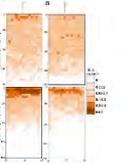


Fig 6. Impact of drought on mean root distribution for SL28 and LCICMB1 in the soil profile

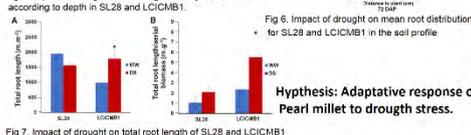


Fig 7. Impact of drought on total root length of SL28 and LCICMB1

RESULTS AND DISCUSSION

Pearl millet roots orientation

We observed that pearl millet root orientation depends on soil depth. Thick roots orientation is more sensitive to this than fine roots. (Fig 2)

Model construction & validation

Validated models:

- ✓ All roots (a): $RLDa = (0.471 \cdot Z + 1.87) \cdot RIDa$
- ✓ Fine roots ($d < 1 \text{ mm}$): $RLDf = 2.08 \cdot RIDf$
- ✓ Thick roots ($d > 1 \text{ mm}$): $RLDt = (1.937 \cdot Z + 1.42) \cdot RIDt$

Response of pearl millet root system to water stress:

Effect of water stress on agronomical traits

SL28: a very strong and significant reduction in both biomass and grain production in response to water stress, while these traits were not significantly affected in LCICMB1 (Fig 4)

CONCLUSIONS

We developed a simple way to evaluate RLD in field conditions. Our method opens ways for the characterization of the impact of environmental and genetic factors as well as management practices on pearl millet root system development.

ACKNOWLEDGEMENTS

This poster is made possible by the support of the American People provided to the Feed the Future Innovation Lab for Sustainable Intensification through the United States Agency for International Development (USAID). The contents are the sole responsibility of the authors and do not necessarily reflect the views of USAID or the United States Government. Program activities are funded by USAID under Cooperative Agreement No. AID-OAA-L-14-00006.



Poster 2 : présenté aux doctoriales 2019

Doctoriales 2019, Ecole Doctorale Sciences de la Vie, de la Santé et de l' Environnement, Dakar, Senegal, July 03rd to 04th 2019

Development of model estimating Root length density in *Pennisetum glaucum* (L. R. Br) in field conditions : Application to measure the effect of water deficit, fertilization and planting density on root architecture

FAYE Awa^{1,2}, SINE Bassirou³, CHOPART Jean Louis⁴, LUCAS Mickael^{1,2,5}, GRONDIN Alexandre^{1,2,3,5}, MIN Doing⁶, AUDEBERT Alain^{1,3,7}, KANE Aboubacry^{1,2,8}, LAPLAZE Laurent^{1,2,5}

¹ Laboratoire Mixte International Adaptation des Plantes et microorganismes associés aux Stress Environnementaux, Centre de Recherche de Bel-Air, Dakar, Sénégal; ² Laboratoire Commun de Microbiologie IRD/ISRA/ UCAD, Dakar, Senegal; ³ Centre d'Etude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS), Institut Sénégalais des Recherches Agricoles (ISRA), Thiès, Senegal; ⁴ Agerconsult, Montpellier, France ;

⁵ UMR DIADE, Université de Montpellier, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Montpellier, France; ⁶ Department of Agronomy, Kansas State University, Manhattan, Kansas, USA ; ⁷ AGAP, Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Montpellier SupAgro, Université de Montpellier, Montpellier, France ; ⁸ Département de Biologie Végétale, Université Cheikh Anta Diop (UCAD), Dakar, Senegal

Correspondance: eval90@hotmail.fr



INTRODUCTION

Pearl millet *Pennisetum glaucum* (L. R. Br), unlike other cereals, is able to withstand dry and hot conditions and plays an important role for food security in arid and semi-arid areas of Africa and India. However, low soil fertility and drought constrain pearl millet yield. One of the main targets for approaches aiming at addressing these constraints through agricultural practices or breeding is the root system architecture. In this study, we developed a method to easily phenotype root system development in field trials. Our model predicts root length density (RLD) of pearl millet plants from root intersection densities (RID) counted on a trench profile in field conditions.

We used our model to study pearl millet root system response to drought and showed that pearl millet reorients its root growth toward deeper soil layers that retain more water in these conditions.

We also used our model to evaluate the effect of fertilization and planting density on pearl millet root development and showed that these factors affect pearl millet root growth in field conditions.

MATERIAL AND METHODS

Plant material:

- Souna3, Gawane, Thialack2 and SL87 (model calibration)
- Souna3, IBV8004, GB8735, ISM19507, SL423, and SL28 (model validation)
- SL28, LCICMB1 and ICMB88222 (test the impact of water stress)
- Thialack2: test of the effect of fertilization and planting density on pearl millet root growth

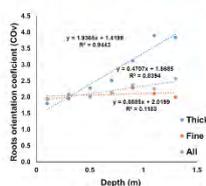
Root phenotyping method: the trench-profile method was used for root sampling (J.L. Chopart, 1989)

- Four field trials were conducted at CNRA/ISRA /Bambey/Senegal:
 - 1 for model calibration (in raining season of 2016)
 - 1 for model validation (in the dry season 2017)
 - 1 for response of PM to a water stress (dry season 2018)
 - 1 for test the effect of Fertilization and planting on PM (raining season 2018)
- Roots were sampled according to the different stages of development of the plant
- We adapted a method previously described to estimate the RLD from root intersection density (RID: Chopart JL, Siband P., 1999)



RESULTS

Pearl millet root orientation depends on root diameters and soil depth



- For thick roots (diameter > 1mm): CO was strongly dependent on soil depth ($R^2=0.1183$). CO varied from 1.6 at 0.10m to almost 4 at 1.3m

Crown roots tend to grow horizontally to the surface and becomes more and more vertical with soil depth

- For fine roots (diameter < 1mm) : CO had a low dependence on soil depth ($R^2=0.1183$) from 2.02 close to the surface to 2.18 at 1.3m

Lateral roots were relatively isotrope regardless of soil depth

Models estimation Pearl millet Root Length density in field conditions

Root orientation and soil depth were considered as important variables in the development of models for estimating the RLD from RIDs on the vertical plane

4 models estimating RLD from RID were built and validated with 8 Pearl millet varieties:

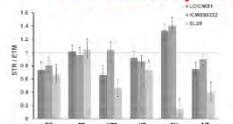
- an empirical model for all roots: $RLD = 1.83 * RID$
- a geometrical model for all roots: $RLD = (0.471 * Z + 1.87) * RID$
- a geometrical model for fine roots: $RLD = 2.08 * RID$
- a geometrical model for thick roots: $RLD = (1.937 * Z + 1.42) * RID$

With z = soil depth (m).

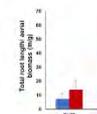
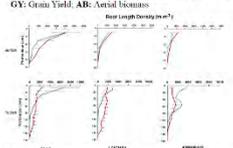
For fine roots, we just retain the average value of CO = 2.08

The geometrical model was then used to evaluate the response of pearl millet to drought stress, fertilization and high planting density

Pearl millet yield, yield components and root distribution were effected by water stress depending on the genotype



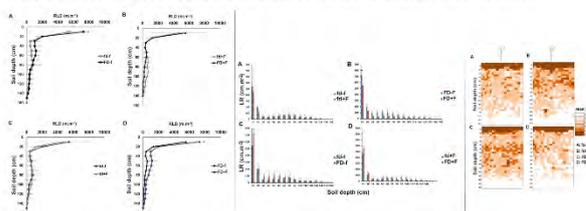
CC: Chlorophyll Content; FT: Flowering time; NTP: Number of productive tillers; GY: Grain Yield; AB: Aerial Biomass



- SL28 is more affected by water stress than the other genotypes (LCICMB1 and ICMB98222) : a very strong and significant reduction in yield and yield parameters in response to water stress
- All pearl millet lines reduced root growth in the dry topsoil layers and increased their root growth in deeper soil horizons, upon drought conditions
- Pearl millet lines reallocated resources to root growth but this reallocation was stronger in Lcicmb1

Fertilization and planting density affects Pearl millet root growth in field conditions

The effect of cultural practices on pearl millet root growth was study using the RLD, the total root length (LR) and the potential root water extraction in soil (PRER)



We showed that increasing seeding rate or fertilization application under low planting density results in a significant reduction of both RLD and LR in soil surface horizons (0-20 cm). The PRER was increased with fertilization in low density while it decreased significantly by fertilization in high planting density conditions.

ACKNOWLEDGEMENTS

This poster is made possible by the support of the American People provided to the Feed the Future Innovation Lab for Sustainable Intensification through the United States Agency for International Development (USAID). The contents are the sole responsibility of the authors and do not necessarily reflect the views of USAID or the United States Government. Program activities are funded by USAID under Cooperative Agreement No. AID-OAA-L-14-00006.



Annexe 3 : Communication Orale

Faye Awa, Chopart Jean Louis, Sine Bassirou, LAPLAZE Laurent, Diédhiou Abdala Gamby, Audebert Alain, Doong Min. Mise au point d'une technique de phénotypage racinaire du mil (*Pennisetum glaucum* L.Br) au champ. Journées du LAPSE 2018. Université Cheikh Anta DIOP de Dakar.

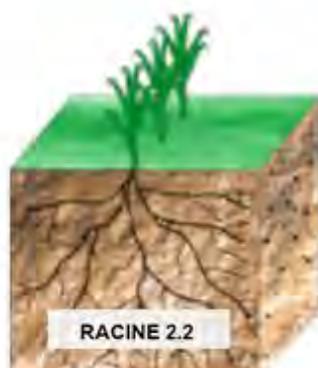
Annexe 4: Application Racine 2.2.



RACINE2.2: Gestion et cartographie de données racinaires obtenues à partir de comptages sur des profils de sol.

Notice d'utilisation

Faye A (IRD, UCAD)
Chopart JL (AGER consult)



Annexe 5 : Publication Scientifique

Faye A., Sine B., Chopart J.L., Grondin A., Lucas M., Diedhiou A. Gantet P., Cournac L., Min, D., Audebert A., Kane A., Laplaze L., 2019. Development of a model estimating root length density from root impacts on a soil profile in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br). Application to measure root system response to water stress in field conditions. PLOS ONE journal.

Awa Faye^{1, 2,3}, Laurent Laplaze^{1, 2,4}, Bassirou Sine^{1, 5}, Jean-Louis Chopart⁶. RACINE2.2: A software application for processing and mapping spatial distribution of root length density and potential root extraction ratio from root counts on trench profiles (en cours).

Development of a model estimating root length density from root impacts on a soil profile in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br). Application to measure root system response to water stress in field conditions

Awa Faye^{1,2}, Bassirou Sine^{1,3}, Jean-Louis Chopart⁴, Alexandre Grondin^{1,2,3,5}, Mikael Lucas^{1,2,5}, Abdala Gamby Diedhiou^{1,2,6}, Pascal Gantet⁵, Laurent Cournac^{7,8}, Doohong Min⁹, Alain Audebert^{1,3,10}, Aboubacry Kane^{1,2,6}, Laurent Laplaze^{1,2,5,*}

¹ Laboratoire mixte international Adaptation des Plantes et microorganismes associés aux Stress Environnementaux (LAPSE), Dakar, Senegal

² Laboratoire Commun de Microbiologie, Dakar, Senegal

³ Centre d'Etude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse, Institut Sénégalais de Recherches Agricoles, Thiès, Senegal

⁴ Agerconsult, Montpellier, France

⁵ UMR DIADE, Université de Montpellier, Institut de Recherche pour le Développement, Montpellier, France

⁶ Département de Biologie Végétale, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, Senegal

⁷ UMR Eco&Sols, Université de Montpellier, Institut de Recherche pour le Développement, Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, Institut National de la Recherche Agronomique, Montpellier Supagro, Montpellier, France

⁸ Laboratoire mixte international Intensification Ecologique des Sols Cultivés en Afrique de l'Ouest (IESOL), Dakar, Senegal

⁹ Department of Agronomy, Kansas State University, Manhattan, Kansas, USA

¹⁰ UMR AGAP, Université de Montpellier, Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, Institut National de la Recherche Agronomique, Montpellier SupAgro, Montpellier, France

*** Corresponding author** Email: laurent.laplaze@ird.fr

Abstract

Pearl millet is able to withstand dry and hot conditions and plays an important role for food security in arid and semi-arid areas of Africa and India. However, low soil fertility and drought constrain pearl millet yield. One target to address these constraints through agricultural practices or breeding is root system architecture. In this study, in order to easily phenotype the root system in field conditions, we developed a model to predict root length density (RLD) of pearl millet plants from root intersection densities (RID) counted on a trench profile in field conditions. We identified root orientation as an important parameter to improve the relationship between RID and RLD. Root orientation was notably found to depend on soil depth and to differ between thick roots (more anisotropic with depth) and fine roots (isotropic at all depths). We used our model to study pearl millet root system response to drought and showed that pearl millet reorients its root growth toward deeper soil layers that retain more water in these conditions. Overall, this model opens ways for the characterization of the impact of environmental factors and management practices on pearl millet root system development.

Introduction

Pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., syn. *Cenchrus americanus* (L.) Morrone) is a cereal crop domesticated in the Western part of Sahel about 5,000 years ago [1]. It is well adapted to dry tropical climate and low-fertility soils and therefore plays an important role for food security in arid and semi-arid regions of sub-Saharan Africa and India. In these areas, pearl millet is an important source of nutritious food [2, 3] and is the staple crop for nearly 100 million people [4, 1]. Its grain is rich in protein (8-19%), essential micronutrients and calories [4]. It is also gluten-free and has hypoallergenic properties [4]. In a context of climate change leading to unpredictable weather patterns and rising temperatures in West Africa [5, 6], pearl millet could play an even more important role for food security because it can withstand hot and dry conditions that would lead to the failure of other locally grown cereal crops such as maize [4, 7]. However, pearl millet lags far behind other cereals in terms of breeding and its yield is low [4]. The recent sequencing of a reference genome and about 1, 000 accessions [4] open the way for a new era of genomic-based breeding in pearl millet [8]. However, this will depend on the availability of phenotyping methods to characterize and exploit the available genetic diversity and identify interesting target traits.

Drought and low soil fertility are among the most important factors limiting pearl millet yield [9]. The root system is responsible for water and nutrient uptake, and root system architecture is therefore a potential target in pearl millet breeding program to address these constraints. It is also an important trait to consider when analyzing the impact of agricultural practices. However, despite tremendous progress in the genetic characterization of root development, root system architecture phenotyping remains challenging particularly in agronomically-relevant field conditions. The root length density (total length of roots per unit of soil volume; RLD) is a key factor to estimate the soil volume explored by a root system and consequently the amount of water and nutrients available to the plant [10-15]. Therefore, RLD could be used to screen drought-tolerant varieties.

The aim of this study was to develop a technique to map RLD in pearl millet plants from simple measurements in field conditions. In order to do so, we analyzed the relationship between RLD and root intersection densities (number of roots intersecting a vertical plane per unit of surface; RID) counted on trench profiles. From this, we computed and experimentally validated a simple mathematical model linking RLD to RID. We then used this model to study the effect of drought stress on pearl millet root system architecture in two pearl millet varieties.

Materials and methods

Plant material

Four millet varieties were used for model calibration (Exp. 1): Souna3, Gawane, Thialack2 and SL87 (Table 1). Six varieties were tested for model validation (Exp. 2): Souna3 (common between Exp. 1 and Exp. 2), IBV8004, GB8735, ISMI9507, SL423, and SL28 (Table 1). Seeds were provided by the Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA). The impact of water stress on pearl millet root system development was tested in a third experiment (Exp. 3) on SL28 (dual-purpose variety) and LCICMB1 (inbred line; [16]).

Table 1: Pearl millet varieties used in this study

| Varieties | Origin | Cycle (days) | Genetic nature | Maximum height (cm) |
|-----------|---------|--------------|---------------------|---------------------|
| Souna3 | Senegal | 85-95 | Synthetic | 240 |
| Gawane | Senegal | 85 | Composite | 250 |
| Thialack2 | Senegal | 95 | Composite | 250 |
| SL87 | Senegal | 56 | Landrace | 242 |
| SL423 | Senegal | 54 | Landrace | 253 |
| SL28 | Senegal | 56 | Landrace | 267 |
| IBV8004 | Senegal | 75-85 | Synthetic | 220 |
| GB8735 | Niger | 70 | Improved population | 150 |
| ISMI9507 | Senegal | 58 | Synthetic | 220 |
| LCICMB1 | Nigeria | 80 | Inbred line | 142 |

Field trials

Field trials were performed at the Centre National de Recherche Agronomique station (CNRA) of the ISRA in Bambey, Senegal (14.42°N, 16.28°W, altitude 17 m) in collaboration with and with the permission of the ISRA. Trials did not involve endangered or protected species.

Our objective was to develop a model that would be generic i.e. that can be used for all pearl millet varieties in different seasons and sites. We therefore designed our field trials to maximize the diversity of conditions (i.e. were performed on different seasons, with different varieties and in different plots) between calibration and validation as described thereafter. Exp. 1 was performed for model calibration during the rainy season 2016, Exp. 2 was performed in the dry season 2017 for model validation and Exp. 3 was performed in the dry season 2018 for response of pearl millet to a water stress. Exp. 2 and 3 were performed in the dry season in order to fully control the irrigation regime. Soil in the field trials was sandy and had the typical characteristics of the West Africa Sahelian soils in which pearl millet is grown (S1 Table). Each experiment was performed in a different location in the station. Tillage and chemical fertilization were applied as recommended for pearl millet [17]. Weeding was performed before planting and one week before root measurements. Shoot Agro-morphological characters were measured at the end of the cycle as previously described [17].

Exp. 1 and Exp. 2 were laid out in a randomized complete block design with four plots per variety, each with five rows of 4 m long with a spacing of 0.8 m between plants and rows. In Exp. 1, water was provided by rainfall and additional irrigation was provided when needed (S1 Fig). Water stress was quantified using the PROBE water balance model [18]. The water balance simulations showed a decrease in the daily actual evapotranspiration to maximum evapotranspiration (AET/MET) ratio at the end of the cycle (S1 Fig). In Exp. 2, field was irrigated twice a week until 70 days after sowing (DAS) and rainfall occurred at the end of the cycle (S1 Fig). The AET/MET ratio decreased only during the last days of cropping cycle (S1 Fig).

Exp. 3 was laid out in a randomized complete blocks design with split-plot into four blocks (corresponding to four replications), the whole plots were for the water regime and the split-plots were for the varieties. Plots consisted in four rows of 4 m long with 0.80 m between plants and rows. Thinning was done on eight days after emergence, at the rate of 2 plants per planting hole. In the well-watered plots (WW), irrigation was performed twice per week with 30 mm water per irrigation. This was calculated to cover the weekly average evapotranspiration of pearl millet (equivalent to 49 mm water / week in the dry season). In the drought stress plots (DS), a water stress was applied by withholding irrigation from 40 DAS for 32 days (S2 Fig) leading to a strong decrease in the AET/MET ratio (S2 Fig). At 72 DAS irrigation was resumed until the end of the growth cycle in addition with the first rain in June (S2 Fig). Field dry-down was monitored by

measuring volumetric soil moisture to evaluate the fraction of transpirable soil water (FTSW) using Diviner probes (Sentek Pty Ltd) as previously described [17,19].

Root phenotyping

We adapted a method previously described to estimate the RLD from intersections between roots and the face of a soil trench profile (root intersection density or RID; [13–15,20,21]). Trench profiles were dug perpendicularly to the sowing rows and at two distances (30 then 10 cm) from the plant stalk base (Fig 1A). Three-sided incomplete steel cubes with 0,1 m sharpened edges facilitating penetration into the soil were used to sample soil cubes (Fig 1BC). The sampling device was pressed into open soil profile (trench profile) until its rear plane was aligned with the soil profile (Fig 1D) and then cut out of the soil to obtain a cube of soil (Fig 1E). A second sample was taken at the same depth and distance from the plant but with the open sides oriented in the opposite direction. Hence, the two samples gave us measurements on open soil planes for the six sides of a cube. Sampling was made at six depth levels ranging from 0.1 to 1.1 m and at two different dates (60 and 80 days after sowing, DAS) corresponding to flowering and seed filling stages. For each soil cube, the number of impacts (number of roots intersecting a plane, NI) on each side (transversal, longitudinal and horizontal; Fig 1B) was counted in the field immediately after sampling (Fig 1F; [13–15]). NI was then used to calculate root intersection densities (RID, number of impacts per surface area) for the three open sides (horizontal, vertical-transversal, vertical-longitudinal) of each soil cube. Thereafter, roots were washed out of the sampled soil cubes using a sieving conventional technique. Root lengths were measured for thick ($d > 1$ mm) and fine roots ($d < 1$ mm) after scanning and analysis with WinRhizo (v 4, Regent Instruments, Inc, Quebec, Canada). Measurements were repeated four times per variety (384 cubes in total) and repeated measurements were averaged (i.e., same variety, same seeding rate, same date and same position).

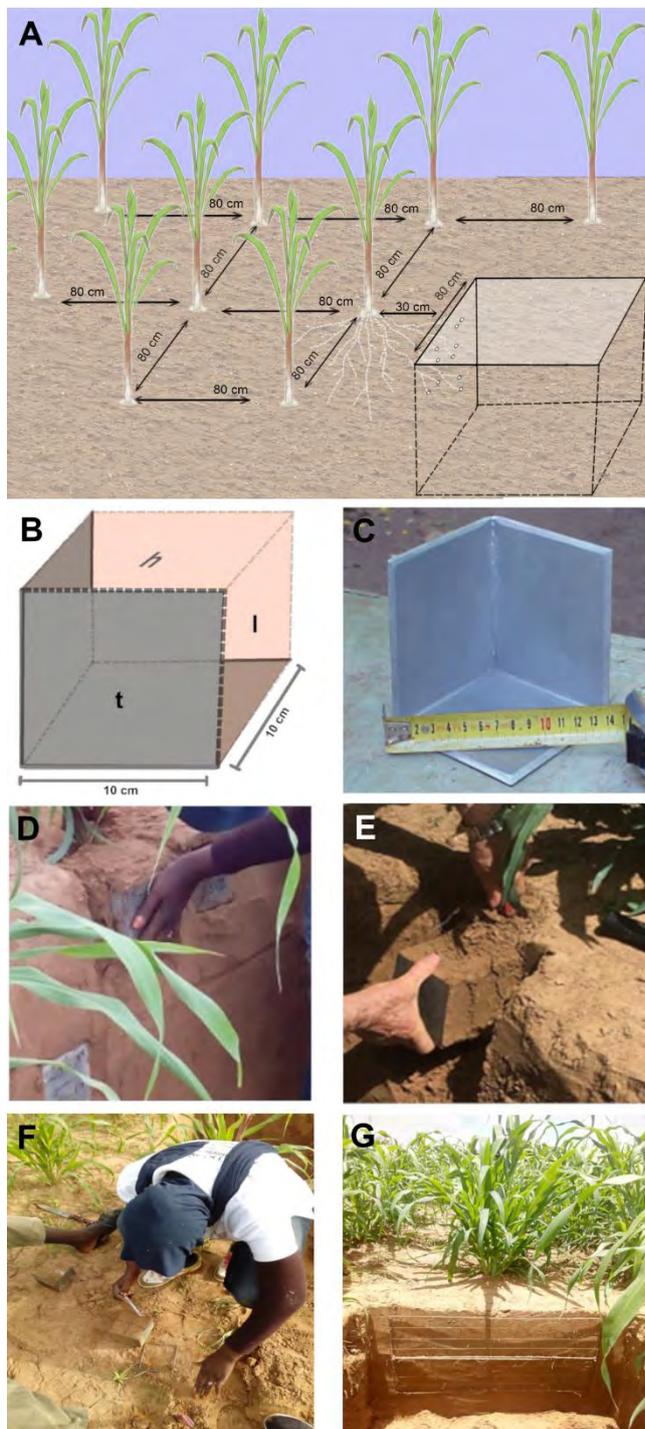


Fig 1. Root intersections density (RID) counting method used for root length density (RLD) modeling from RID. (A) Experimental design and trench profile for root sampling (at 30 cm from the plant in this example), (B) and (C) sampling device with sides oriented according to the soil surface and plant row (H: horizontal, L: longitudinal, T: transversal), (D) and (E) root sampling process, (F) Root impacts counting on all three sides of soil cubes extracted from the trench profile, and (G) grid (5x 5 cm mesh) on a soil profile for soil-roots intersections counting (RI).

The same protocol was used in the validation test, except that measurements were performed at four sampling dates (21, 40, 60 and 80 DAS) at eight soil depths ranging from 0.1 to 1.6 m. Measurements were repeated three times per variety (725 cubes in total). Soil samples containing less than three roots on one side of the cube were not considered as they did not permit the quantification of preferential root orientation [13].

Soil-root intersections (root impacts) on a trench profile were counted using a 5 cm mesh grid applied to the soil profile (Fig 1G; [22,23]). Root intersections were counted at two distances (30 then 10 cm) from the base of the stalks and until no more roots could be found on the vertical dimension of the trench-profile. Root counting was performed at two dates of the cropping cycle: at the beginning of a stress (44 DAS) and at the end of stress (72 DAS). At each date, four trench profiles were measured per variety.

Model construction and test

A model was developed to establish a relationship between root impacts (root intersection densities, RID) counted on the two vertical planes of the cubes (longitudinal, l , and transversal plane, t ; Fig 1B) and the measured root length density (RLD_{measured}) in the corresponding soil samples. RLD of fine and thick roots were calculated ($RLD_{\text{calculated}}$) on the basis of RID measured in a vertical soil plane using a direct empirical relationship first, and then considering the root distribution (anisotropy, root preferential orientation (P) as proposed by Lang and Melhuish [24]). A vertical index (P_v) was calculated for the two vertical planes (l and t) using root counted on three faces of a soil cube (l , t and horizontal, h) as follow:

$$P_v = \frac{2 * RID_h}{RID_t + RID_l} \quad (\text{Eq 1})$$

If $P_v < 1$ or > 1 , the roots have a parallel or perpendicular preferential orientation with respect to the reference vertical plane. Depending on whether the P_v is =, > or < to 1, three RLD equations can be considered (Equations 2-4) to calculate RLD from RID on a vertical plane as previously shown [13–15,21,25]. They can be combined in a general relationship using a synthetic root orientation coefficient (CO) dependent on P_v index values as described in Equation 3:

$$\text{For } P_v > 1: RLD = RID(16P_v^2 + 2P_v + 1)/(10P_v + 5) \quad (\text{Eq 2})$$

$$\text{For } P_v < 1: RLD = RID(3P_v^2 + 2P_v + 1)/(2P_v + 1) \quad (\text{Eq 3})$$

$$\text{For } P_v = 1 \text{ (isotropic distribution): } RLD = 2 * RID \quad (\text{Eq 4})$$

$$RLD = RID * CO \quad (\text{Eq 5})$$

with RID as number of impacts per m^2 and RLD expressed in m per m^3 .

Statistical analyses

Excel 2013 (Microsoft Corporation) was used for data cleaning and synthesis, to calculate anisotropy and preferential orientation indexes and to develop and test the obtained models. SPSS and R softwares (IBM Corp. Released 2016. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 24.0. Armonk, NY: IBM Corp and R Development Core Team (2008). URL <http://www.R-project.org>.) were used to study the relationships linking the direction indexes and the experimental factors through an analysis of variance and a Student's independence test at the 5% threshold.

The quality of the relationships between the RLD values measured in soil cubes (RLD_m) and those calculated using our models (RLD_c) were evaluated taking into account slope, intercept and regression (R^2). Four different statistical tests were used to further analyze the performance of our models:

- The Nash–Sutcliffe efficiency index NE is a widely used and reliable statistic for assessing the goodness of fit of models [26]. It ranges from $-\infty$ to 1 with $NE = 1$ being the optimal value. Values between 0.0 and 1.0 are generally viewed as acceptable levels of performance, whereas values <0.0 indicates that the mean observed value is a better predictor than the simulated value, which indicates unacceptable performance. For the case of regression procedures (i.e. when the total sum of squares can be partitioned into error and regression components), the Nash–Sutcliffe efficiency is equivalent to the coefficient of determination (R^2), thus ranging between 0 and 1. NE was calculated as follow:

$$NE = \frac{\sum_{i=1}^n (RLDm_i - Mean(RLDm))^2 - \sum_{i=1}^n (RLDc_i - RLDm_i)^2}{\sum_{i=1}^n (RLDm_i - Mean(RLDm))^2}$$

where $Mean(RLDm)$ and $Mean(RLDc)$ are the average measured and calculated root length densities and n , the size of the sample studied;

- The Root Mean Square Error (RMSE) is a measure of the relative difference between values predicted by a model and the values actually observed [27]. If the predicted and observed responses are very close the RMSE will be small. If the predicted and true responses differ substantially at least for some observations the RMSE will be large. A value of zero would indicate a perfect fit [26]. It is expressed as a % with values $< 10\%$ considered as very good and values $> 25\%$ considered as poor. Normalizing the RMSE facilitates the comparison between datasets or models with different scales. We calculated a Normalized RMSE (NRMSE) as follow:

$$NRMSE = \frac{100}{\max(RLDm) - \min(RLDm)} \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (RLDc_i - RLDm)^2}{n}}$$

Where $\max(\text{RLDm})$ and $\min(\text{RLDm})$ are the maximum and the minimum values of the observed values and n , the number of observations.

- **The mean absolute error** measures the average magnitude of the errors in a set of predictions, without considering their direction. *If the absolute value is not taken (the signs of the errors are not removed), the average error becomes the Mean Bias Error (MB) and is usually intended to measure average model bias.* MB can take negative values. Under these conditions, the models underestimate the expected values. We calculated a MB as follow:

$$MB = 100 \frac{\sum_{i=1}^n (\text{RLDc}_i - \text{RLDm}_i)}{n \text{Mean}(\text{RLDm})}$$

Both RMSE and MB range from 0 to ∞ , lower values are better and indicate a good estimation of expected values.

- The index of agreement (d) is the ratio of the mean square error and the potential error (PE) multiplied by n (number of observations) and then subtracted from one [28]. The index of agreement varies from -1 to 1 with index values closer to 1 indicating that the modeled values have better agreement with the observations. The d-index overcomes the insensitivity of Nash-Sutcliffe efficiency (NE) and coefficient of determination (R^2) to differences in the observed and model simulated means and variances. It was calculated as follow:

$$d = 1.0 - \frac{\sum_{i=1}^n (|\text{RLDc}_i - \text{RLDm}_i|)}{\sum_{i=1}^n (|\text{RLDm}_i - \text{Mean}(\text{RLDc})| + |\text{RLDc}_i - \text{Mean}(\text{RLDc})|)}$$

Results

Relation between RLD and RID in pearl millet varieties in field conditions

Four pearl millet varieties were selected to create a model estimating root length densities in field conditions. We first analyzed the diversity of these four pearl millet varieties for root and shoot characters. There were significant differences in root length densities (RLD) and root biomass densities (Fig 2A,B). Some varieties had deeper root systems than others. By contrast no significant differences were observed between varieties for shoot traits such as biomass (Fig 2C). Hence, these four varieties had contrasted root systems and were deemed suitable for model development.

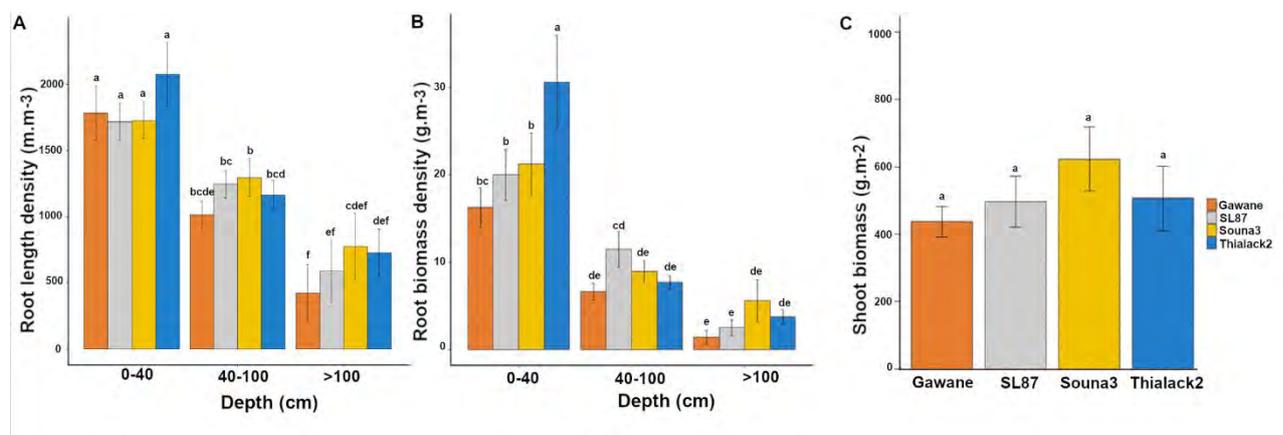


Fig 2. Characteristics of the varieties used for model calibration. (A) Root length density, **(B)** root biomass density and **(C)** shoot biomass. Data are mean +/- standard deviation. Significant differences (Tukey's HSD) are indicated by different letters. For root traits, the mean of the two observation dates (60 DAS and 80 DAS) was considered.

We then analyzed the relationships between measured RLD and root intersection densities (i.e. the number of root impacts on a soil surface per surface unit; RID) on the vertical sides of a soil cube. The simple linear regression between RID in a vertical plane and RLD_m for all roots showed unsatisfactory fit ($RLD = 1.83 RID$; $R^2 = 0.575$, $n = 70$; Fig 3) indicating that more parameters needed to be included to estimate RLD from RID.

Development and calibration of models to estimate RLD from RID

In order to generate mathematical models linking RLD to RID, we estimated the importance of different parameters on the relation between these two parameters. We therefore analyzed the impact of soil depth (seven soil depths between 10 and 130 cm), plant varieties and distance to the plant stalk base on root growth orientation. The root preferential orientation on a vertical plane (P_v) was estimated from three-sided counts of a cube and used to calculate a root orientation coefficient (CO). We observed that the main root growth direction estimated by the P_v coefficient were not significantly different between varieties, measuring dates (60 DAS and 80 DAS) or sampling distances (10 or 30 cm; S2 Table). The P_v index only depended on depth. As a consequence, the results from all varieties, measurement dates and sampling distances were pooled and we only analyzed the relationship between depth and root growth orientation. Considering all roots, we found a linear relationship between the root orientation index on a vertical plane (P_v) and depth (Z in meters; Fig 4A; $P_v = 0.3408 Z + 0.905$; $R^2 = 0.843$, $n = 70$). Similarly, the root orientation coefficient (CO) was closely dependent on root depth (Fig 4B; B; $CO = 0.471 Z + 1.869$; $R^2 = 0.839$, $n = 70$). CO values ranged from 1.92 at 0.10 m depth to 2.44 at 1.4 m depth. It was close to 2 close to the surface (0.10 m), indicating that roots had no preferential growth direction in the topsoil layers and that they gradually grew more in a vertical direction with depth.

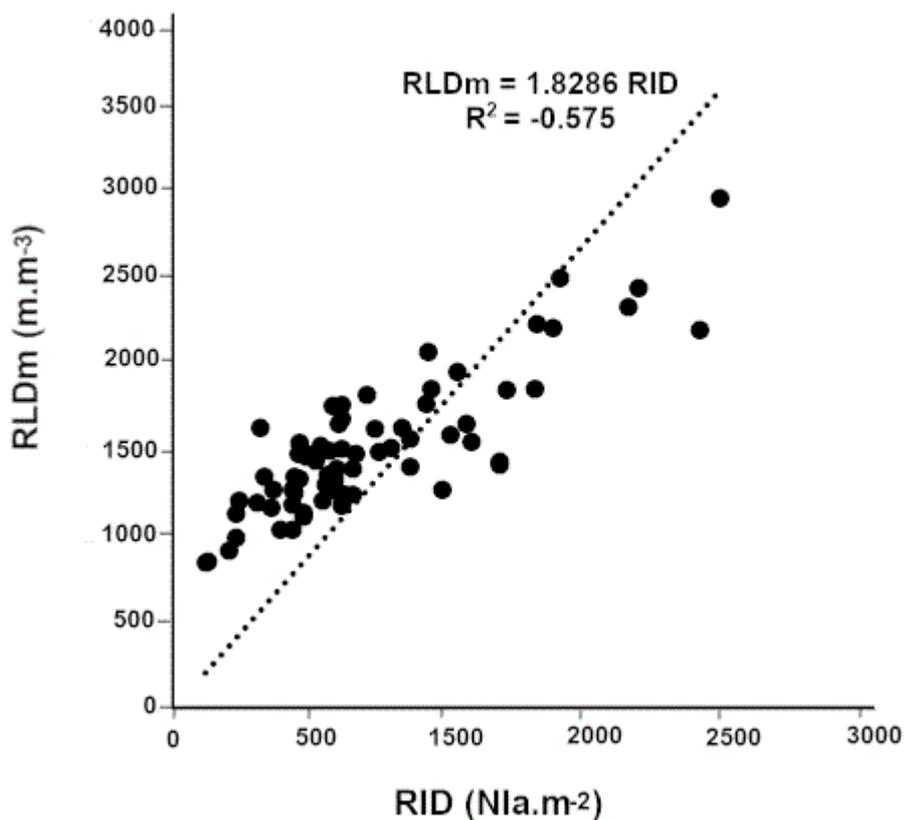


Fig 3. Fine and thick root growth orientation. Relationship between the number of measured root impacts on a vertical face and measured root length density.

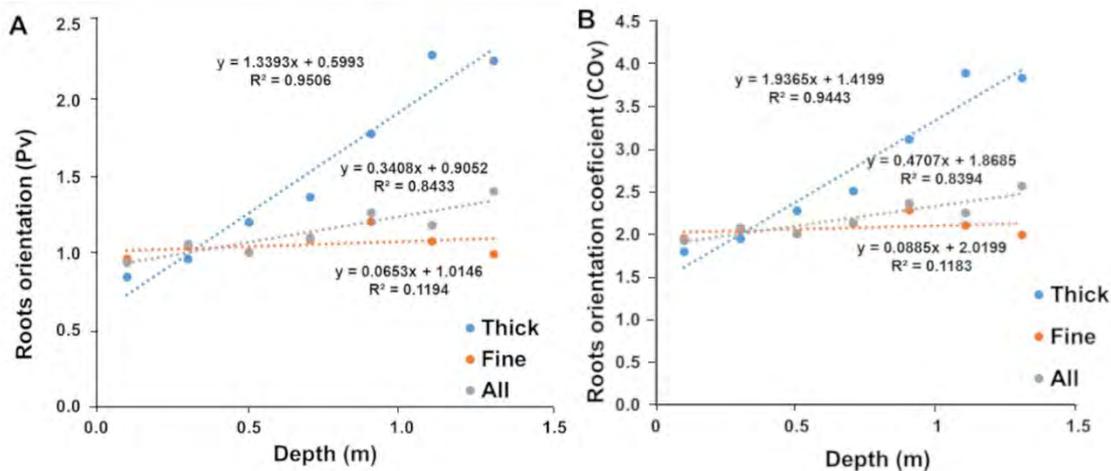


Fig 4. Elaboration of geometric models (all, thick and fine roots). Relationship between soil depth measurements (meters) and the main direction of root growth in relation to a vertical plane (P_v index).

The root direction coefficient of fine roots (CO) had a low dependence on soil depth (Fig 4A; $CO_v = 0.089 Z + 2.02$; $R^2 = 0.118$, $n = 70$). P_v was close to 1 indicating a weak preferential direction of the fine roots. Similarly, CO had a low dependence on soil depth from 2.02 close to the surface to 2.18 at 1.1 meters depth (Fig 4B). For fine roots, we thus retained a fixed constant value of 2.08 corresponding to the average value of CO.

For thick roots, root direction (P_v) and root orientation coefficients (CO) were strongly dependent on soil depth (Fig 4; $CO = 1.937 Z + 1.42$; $R^2 = 0.839$, $n = 70$). CO varied from 1.6 at 0.10 m depth to almost 4 at 1.3 m depth. This indicates that thick roots tend to grow horizontally close to the surface and that their growth becomes more and more vertical with soil depth.

Altogether, our results indicate that in field conditions pearl millet root orientation (and therefore the relation between RLD and RID) depends only on soil depth. Thick roots orientation is more sensitive to this than fine roots. We therefore included this information to build 4 models to estimate RLD from RID on the vertical plane taking soil depth (Z: depth in meter) into account:

- an empirical model for all roots: $RLD = 1.83 * RID$
- a geometrical model for all roots: $RLD = (0.471 * Z + 1.87) * RID$
- a geometrical model for fine roots: $RLD = 2.08 * RID$
- a geometrical model for thick roots: $RLD = (1.937 * Z + 1.42) * RID$

Models validation

Models developed from the data obtained on four varieties during the rainy season 2016 were tested during the dry season 2017 in another field location and with different varieties to maximize the differences between the calibration and validation tests. We used six varieties including five varieties different from those used for model calibration. The quality of the relationships obtained was studied taking into account slope, intercept and regression (R^2), Nash's Efficiency Ratio (NE; [26]), root mean square error (NRMSE; [27]), mean bias error (MB) and d-index [27]. The results of our statistical tests on the different models are summarized in Table 2

Table 2. Models validation analyses.

| Model | Root types | Variety | n | Slope | Intercept | R^2 | NRMSE (%) | MB(%) | NE | d |
|-------------|------------|----------|-----|-------|-----------|-------|-----------|-------|------|-------|
| Empirical | All | All var | 166 | 1.11 | -1915 | 0.82 | 13 | 24 | 0.58 | 0.914 |
| Geometrical | All | SL423 | 28 | 1.08 | -1259 | 0.83 | 12 | 12 | 0.77 | 0.932 |
| | | Souna3 | 28 | 1.06 | -1047 | 0.84 | 10 | 11 | 0.79 | 0.938 |
| | | SL28 | 29 | 1.08 | -1253 | 0.87 | 9 | 10 | 0.83 | 0.638 |
| | | IBV 8004 | 28 | 1.10 | -1619 | 0.76 | 12 | 14 | 0.70 | 0.904 |
| | | GB 8735 | 25 | 1.41 | -3345 | 0.88 | 13 | 11 | 0.78 | 0.918 |
| | | ISM 9507 | 28 | 1.07 | -1064 | 0.73 | 12 | 8 | 0.71 | 0.905 |
| | | All var | 166 | 1.11 | -1491 | 0.81 | 9 | 11 | 0.77 | 0.926 |
| Geometrical | Fine | SL423 | 28 | 1.12 | -1229 | 0.80 | 12 | 10 | 0.76 | 0.924 |
| | | Souna3 | 28 | 1.11 | -1228 | 0.84 | 11 | 11 | 0.80 | 0.973 |
| | | SL28 | 29 | 1.14 | -1401 | 0.83 | 10 | 9 | 0.81 | 0.938 |
| | | IBV 8004 | 28 | 1.16 | -1754 | 0.78 | 11 | 13 | 0.73 | 0.911 |
| | | GB 8735 | 25 | 1.52 | -3464 | 0.89 | 13 | 8 | 0.78 | 0.913 |
| | | ISM 9507 | 28 | 1.13 | -1282 | 0.72 | 13 | 7 | 0.70 | 0.897 |
| | | All var. | 166 | 1.18 | -1625 | 0.80 | 9 | 10 | 0.76 | 0.921 |
| Geometrical | Thick | SL423 | 23 | 1.38 | -223 | 0.64 | 16 | -0.1 | 0.60 | 0.833 |
| | | Souna3 | 26 | 1.59 | -269 | 0.75 | 17 | -13 | 0.61 | 0.831 |
| | | SL28 | 26 | 1.21 | -75 | 0.77 | 15 | -9 | 0.73 | 0.905 |
| | | IBV 8004 | 21 | 0.77 | 169 | 0.33 | 21 | -7 | 0.28 | 0.726 |
| | | GB 8735 | 18 | 0.97 | 60 | 0.32 | 26 | -7 | 0.30 | 0.674 |
| | | ISM 9507 | 24 | 0.94 | 165 | 0.51 | 17 | -22 | 0.41 | 0.811 |
| | | All var. | 138 | 1.15 | -30 | 0.59 | 13 | -10 | 0.55 | 0.830 |

Characteristics of linear regressions between measured and calculated RLD values. Statistical tests on deviations between measured and calculated RLD values (NRMSE: normalized root mean square error), mean bias (MB) and Nash efficiency (NE) and the index of agreement (d).

There were good relationships between measured and calculated values for the model estimating only the fine roots (diameter < 1mm) for all varieties except GB 8735 (Fig 5A, Table 2).

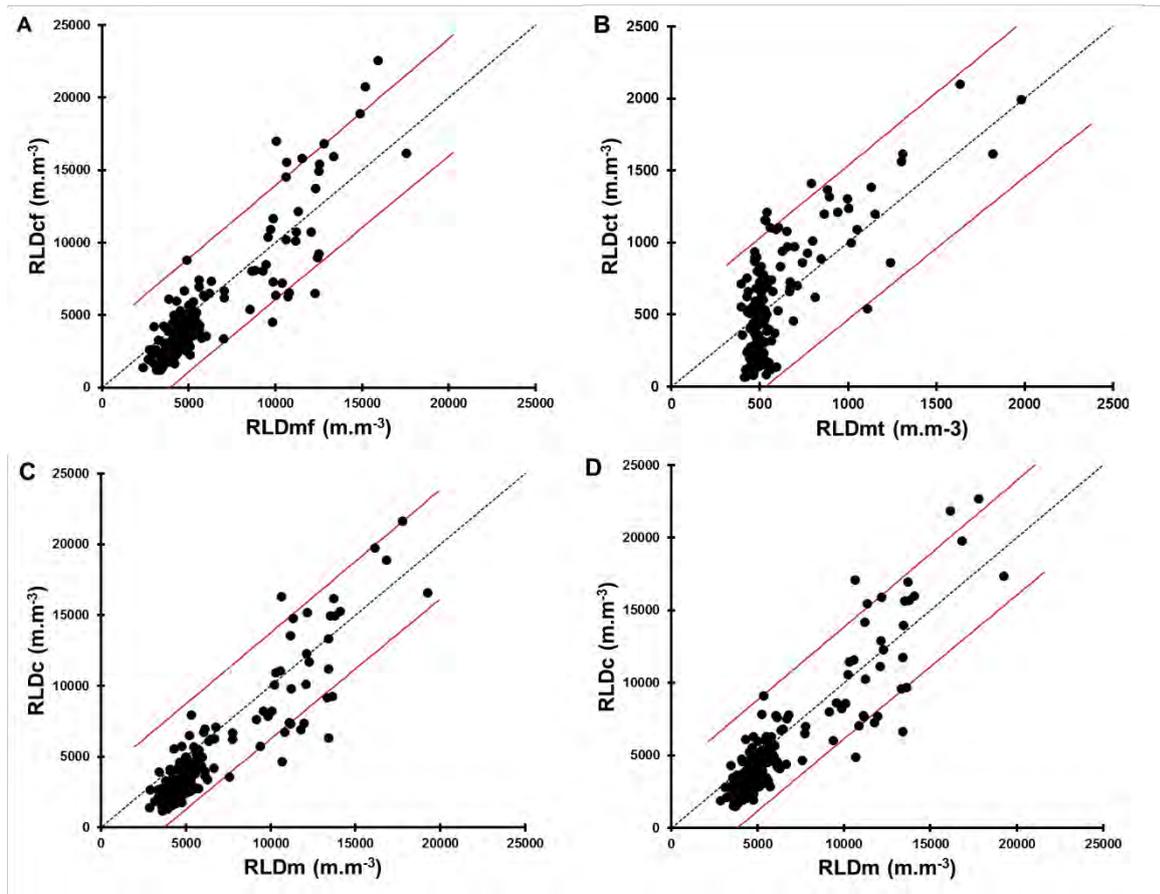


Fig 5. Test of the relationship between measured and calculated RLD for the four proposed models. (A) Geometrical models for fine roots (diameter < 1 mm) and (B), thick roots (diameter > 1 mm). (C) Empirical model with all varieties bulked and (D) geometrical model with all roots. For all models, a prediction interval of 95% is indicated by the green lines. It gives an estimate of the interval in which a future observation will fall with a certain confidence level (here 95%), given previous observations used to build the model.

RLD for thick roots (diameter > 1 mm) ranged from 0 to 2000 $\text{m}\cdot\text{m}^{-3}$, about ten times lower (Fig 5B) than those for fine roots (Fig 5A). The model construction showed that when the impact density is very low, the relationship between the measured values and those calculated by the thick roots model becomes irregular (higher spread of values around the average) but there is no significant bias since the average values per depth of measured and calculated RLD were close (Fig 5D). However, the use of this model is limited by the low number of thick roots and the higher noise generated by the model for low RID.

Considering all roots (fine and thick), statistical tests showed that the measured and calculated RLD values were significantly closer with the geometrical model than with the empirical model (Table 2; Fig 5C,D).

Altogether, our experiments validated the geometrical model for RLD estimation from RID for all roots as the best model.

Response of pearl millet root system to water stress

We next used this model to study the effect of water stress on root architecture in two different pearl millet germplasms, the dual-purpose SL28 variety and the inbred line LCICMB1 (Exp. 3). These two germplasms were grown under irrigated conditions for 40 D. Irrigation was then stopped in the drought stress treatment for 31 days while it was maintained in the well-watered treatment. Irrigation was then resumed till the end of the cycle.

Soil water content was followed using Diviner probes and used to compute the fraction of transpirable soil water (FTSW) as previously described [17,19]. FTSW values below 40% indicate here water-limiting conditions [19]. In the well-watered treatment, FTSW remained above 40% along the soil profile from 30 to 90 DAS (S3 Fig). In the drought stress treatment, water withholding at 31 DAS led to soil drying and induced a reduction in FTSW that fall under 40% between 50 DAS and 70 DAS in the 0-30 cm and 30-60 cm soil layers, respectively (S3 Fig). FTSW was also reduced in the 60-90 cm soil layer reaching 40% at 78 DAS, but remained above 40% below 90 cm throughout the drought stress treatment (S3 Fig). These results are consistent with the ETR / ETM crop ratio values calculated by water balance modeling that estimate ETR / ETM values below 0.3 between 60 and 75 DAS (S2 Fig). Altogether, these results indicate efficient field dry-down and imposition of water limited conditions from topsoil to a depth of around 90 cm in the drought stress treatment.

Agromorphological characteristics were then measured at the end of the cycle (99 DAS). SL28 is a dual-purpose pearl millet variety selected for both fodder and grain production. Accordingly, it shows a very large biomass and grain production compared to the inbred line LCICMB1 in well-watered conditions (Fig 6A,B). Moreover, these two lines showed contrasted responses to drought stress conditions. SL28 showed a very strong and significant reduction in both biomass and grain production in response to water stress while these traits were not significantly affected in LCICMB1 (Fig 6A,B).

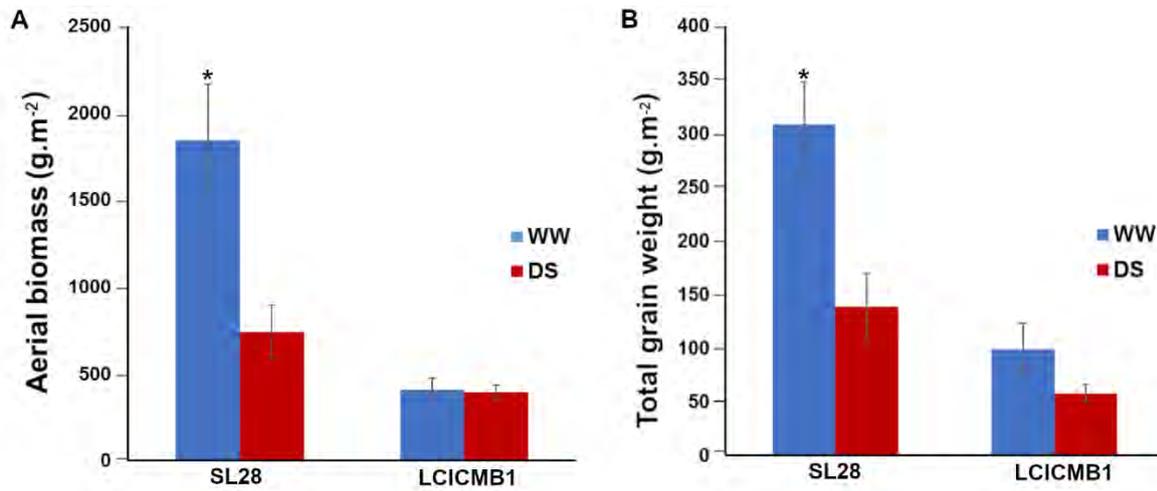


Fig 6. Agromorphological characteristics of SL28 and LCICMB1. (A) Shoot biomass (g.m^{-2}), and (B) total grain weight (g.m^{-2}) measured at the end of cycle for WW and DS conditions.

We used the geometrical model for all roots to estimate RLD from RID along soil profiles. Measurements were performed in both well-watered and drought stress conditions for both lines at 43 and 71 DAS, i.e. at the beginning and at the end of the water stress period. Three days after stress application (43 DAS), the RLD profiles were not significantly different for well-watered and drought stress conditions for both lines (Fig 7A,B) indicating that the change in water availability had not significantly impacted root architecture at this stage. However, 31 days after stress application (71 DAS), we observed strong and significant changes in RLD profiles between well-watered and drought stressed plants (Fig 7C,D). For both SL28 and LCICMB1, drought stress led to a significant reduction of RLD in the 0-20 cm soil horizon and to a significant increase in RLD in deep soil layers (> 60 cm; Fig 7C,D). We used the Racine 2.1 application [29] to generate 2D maps of RLD from our data. These maps clearly showed a drastic change in root development occurring both in SL28 and LCICMB1 with a reduction of RLD in topsoil layers and a colonization of deeper soil layer under drought as compared to well-watered conditions (Fig 8A,B). Hence, our data demonstrate that upon drought conditions, both pearl millet lines reduced root growth in the dry topsoil layers and increased their root growth in deeper soil horizons.

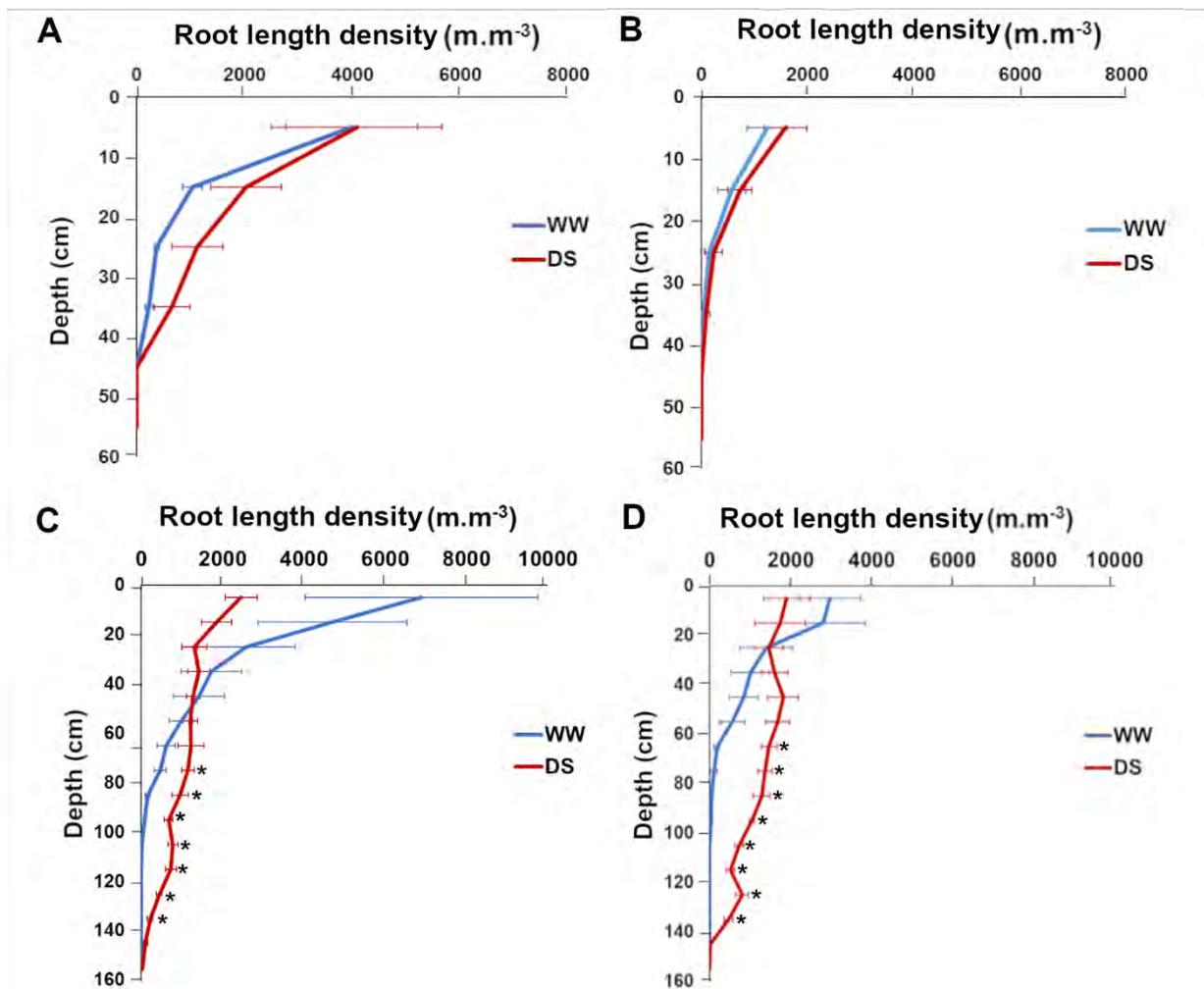


Fig 7. Impact of water deficit on root length density distribution according to depth in SL28 and LCICMB1. SL28 at 43 DAS (A), and 71 DAS (C), LCICMB1 at 44 DAS (B), and 72 DAS (D). Mean of RLD of four plants per variety was considered for each variety.

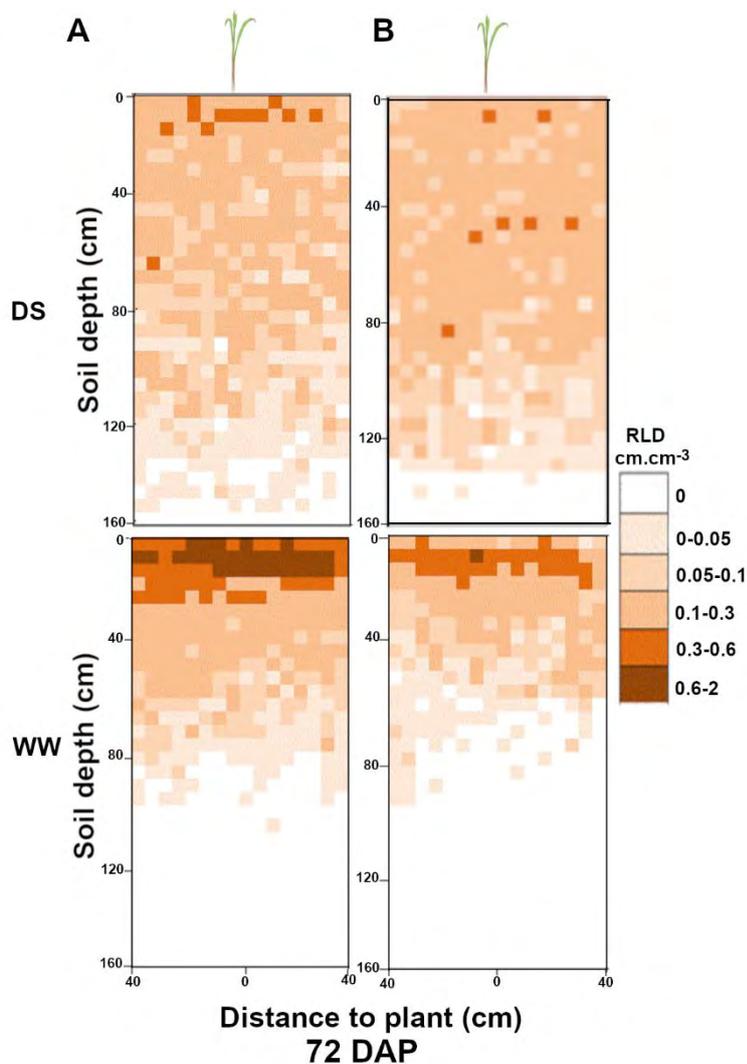


Fig 8. Impact of water deficit on mean root distribution for SL28 and LCICMB1 in the soil profile. Data mapped on a 0.05×0.05 m grid like in the field and expressed in root length density (RLD) in WW and DS conditions for SL28 in (A) and the inbred line LCICMB1 in (B).

We used our RLD data to estimate the total length of the root system of SL28 and LCICMB1 per plot surface (m.m^2) between the soil surface and the root front. Drought stress had contrasted impact on total root length per m^2 in both lines. We observed a strong and significant increase in total root system length in LCICMB1 and a non-significant reduction in total root length in SL28 (Fig 9A). In the water stress treatment, the ratio between total root length (m.m^2) and shoot biomass (g.m^2) increased in both lines indicating a stronger resource allocation to root growth (Fig 9B). However, this increase was limited and non significant in SL28 while it was large (> 4 times) and significant in LCICMB1 (Fig 9B). Hence, upon drought stress both pearl millet lines seem to reallocate resources to root growth but this reallocation was stronger in LCICMB1.

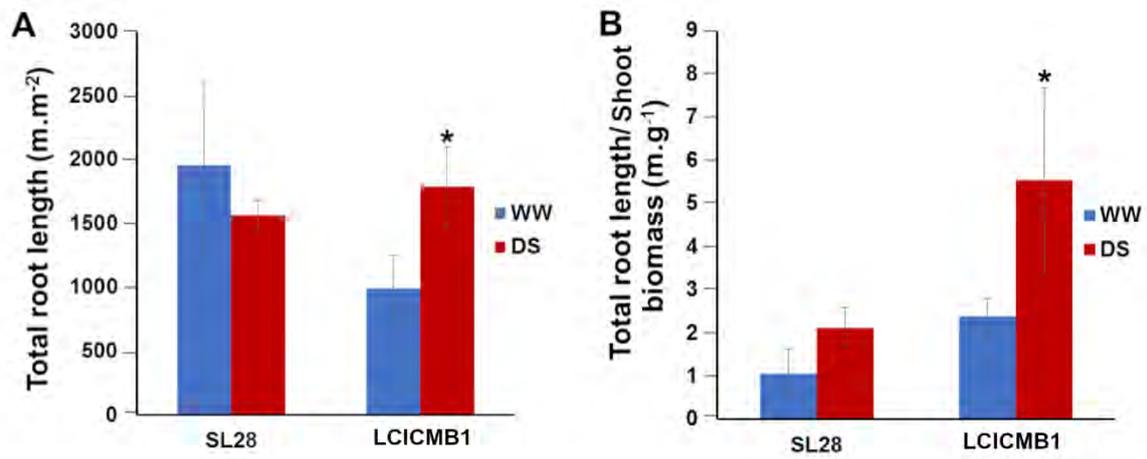


Fig 9. Impact of water deficit on total root length of SL28 and LCICMB1. (A) Total root length (m.m⁻³) measured at 72 DAS at the end of water stress treatment, and (B) ratio between total root length (m.m⁻³) and shoot biomass.

Discussion

Here, in order to study pearl millet root system in field conditions, we developed a model to estimate root length density (total length of roots per unit of soil volume; RLD) from root intersection densities (i.e., the number of root impacts; RID) on a vertical soil surface (trench). During the development and calibration of the model, we observed that pearl millet root growth orientation was only dependent on soil depth as already observed for other *Poaceae* species [13, 14]. The dependence was particularly important for thick roots (>1mm diameter) that should correspond either to the seminal or crown roots [16]. The growth of these roots was more or less horizontal in shallow soils and became more and more vertical with increased depth. Conversely, the growth orientation of fine roots, which most likely corresponded to the different types of laterals [16,30], was only marginally dependent on soil depth. This led us to develop a model for RLD estimation that considered soil depth as the only variable variable beside RID. This model was validated as the most efficient model to infer RLD from RID. Racine 2.1 [29] was used to manage root data, to calculate RLD and to generate 2D maps of RLD along a soil profile from simple root intersection counts on a vertical plane (trench) thus providing agronomically meaningful information to estimate the efficiency of a root system to acquire water or nutrients in different soil horizons. Like most field root phenotyping methods, this method is not high throughput but allows easy and low-cost analysis of root system response to management practices or environmental factors on a reduced sample of accessions. Our results (RLDs and total root length) are consistent with published data obtained in pearl millet using the very labor-intensive but exhaustive monolith method where the root system of a plant is completely dug up by soil layer [31].

As calibrated here, our model will not be suitable for all areas where pearl millet is grown, and in particular to sites with very different soil composition and organization. However, it was developed on a Dior-type of deep sandy soil that is representative of soils where pearl millet is grown in Sahelian West Africa and validated in different fields to ensure it was robust enough. For very different soil types, our model could be simply re-calibrated by measuring the relation between RLD and RID at different soil depth.

Drought is one of the main factors limiting pearl millet yield and drought episodes are predicted to increase in number and length in the future in West Africa [7, 32]. Previous studies suggested that pearl millet tolerance to dry environments could be due to mechanisms regulating water use efficiency and limiting water loss rather than to improved water acquisition [33]. Interestingly, an expansion of gene families involved in cutin, suberin and wax biosynthesis was observed in pearl millet compared to other cereals and a potential QTL for biomass production under drought was found to co-locate with a gene encoding 3-ketoacyl-CoA synthase that catalyzes the elongation of C24 fatty acids during both wax and suberin biosynthesis [17] thus supporting the link between

transpiration barriers and drought resistance in pearl millet. Experiments using lysimeters indicated that temporal patterns of water use, rather than total water uptake, were essential for explaining the terminal drought tolerance of pearl millet genotypes containing a terminal drought tolerance QTL [34]. Therefore, this terminal drought QTL did not affect the water extraction capacity of the root system. Moreover, it was reported that water stress did not lead to increased water uptake from deep soil suggesting that drought did not lead to a deeper root system [33]. However, the corresponding experiments were performed in pots or lysimeters that limit the full expression of root architecture component compared to field conditions.

We therefore used our phenotyping method to analyze the response of pearl millet root system to water stress during the vegetative phase in field conditions. Our experiments were performed during the dry season on two germplasms with contrasted characteristics: a dual-purpose variety that develops a large aerial biomass and is sensitive to drought and an inbred line with a more limited biomass and that is less sensitive to drought. Our results clearly show that water stress leads to a reallocation of carbon for root growth combined to a reduction of RLD in topsoil layers and to an increase in root system depth. It demonstrates that upon drought stress, pearl millet increases its root growth in deeper soil layer that retain some water. While we cannot conclude from such a small sample, we can hypothesize that this response is adaptive, i.e., that it contributes, with other strategies such as reduction in water loss and temporal regulation of water uptake, to pearl millet tolerance to drought stress. Further work will be needed to test this hypothesis.

In conclusion, we developed a simple way to evaluate and map pearl millet RLD distribution in field conditions. This opens the perspective to characterize the impact of a number of environmental factors and management practices on field-grown pearl millet root system development.

Acknowledgements

We thank V. Vadez (IRD, France) and M.J. Bennett (University of Nottingham, UK) for critical reading of our manuscript.

References

1. Burgarella C, Cubry P, Kane NA, Varshney RK, Mariac C, Liu X, et al. A western Sahara centre of domestication inferred from pearl millet genomes. *Nat Ecol Evol.* 2018;2: 1377–80.
2. Yadav OP, Singh DV, Vadez V, Gupta SK, Rajpurohit BS, Shekhawat PS. Improving pearl millet for drought tolerance – Retrospect and prospects. *Indian J Genet Plant Breed.* 2017;77: 464.
3. Anuradha N, Satyavathi CT, Bharadwaj C, Sankar M, Pathy L. Association of agronomic traits and micronutrients in pearl millet. *Int J Chem Stud.* 2018;6: 181-184.

4. Varshney RK, Shi C, Thudi M, Mariac C, Wallace J, Qi P, et al. Pearl millet genome sequence provides a resource to improve agronomic traits in arid environments. *Nat Biotech.* 2017;35: 969–976.
5. Garg BK, Kathju S, Lahiri AN. Effect of plant density and soil fertility on pearl millet under drought and good rainfall situations. *Ann Arid Zone.* 1993;32: 13 -20.
6. Singh P, Boote KJ, Kadiyala MDM, Nedumaran S, Gupta SK, Srinivas K, et al. An assessment of yield gains under climate change due to genetic modification of pearl millet. *Sci Total Environ.* 2017;602:1226–37.
7. Vadez V, Hash T, Bidinger FR, Kholova J. II.1.5 Phenotyping pearl millet for adaptation to drought. *Front Physiol.* 2012;3: 386.
8. Debieu M, Kanfany G, Laplaze L. Pearl millet genome: Lessons from a tough crop. *Trends Plant Sci.* 2017;22: 911–3.
9. Bidinger FR, Hash CT. Pearl millet. In: Nguyen HT, Blum A, editors. *Physiology and Biotechnology Integration for Plant Breeding.* New York: Marcel Dekker; 2003. pp. 225–270.
10. Barber SA. Effect of tillage practice on corn (*Zea mays* L.) Root Distribution and Morphology 1. *Agron J.* 1971;63: 724–726.
11. Gardner WR. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci.* 1960;89: 63–73.
12. Gardner WR. Relation of root distribution to water uptake and availability 1. *Agron J.* 1964;56: 41–5.
13. Chopart JL, Siband P. Development and validation of a model to describe root length density of maize from root counts on soil profiles. *Plant Soil.* 1999;214: 61–74.
14. Chopart J-L, Rodrigues SR, Carvalho de Azevedo M, de Conti Medina C. Estimating sugarcane root length density through root mapping and orientation modelling. *Plant Soil.* 2008;313: 101–12.
15. Chopart J-L, Sine B, Dao A, Muller B. Root orientation of four sorghum cultivars: application to estimate root length density from root counts in soil profiles. *Plant Root* 2008;2: 67-75. doi:10.3117/plantroot.2.67
16. Passot S, Gnacko F, Moukouanga D, Lucas M, Guyomarc’h S, Ortega BM, et al. Characterization of pearl millet root architecture and anatomy reveals three types of lateral roots. *Front Plant Sci.* 2016;7: 829.
17. Debieu M, Sine B, Passot S, Grondin A, Akata E, Gangashetty P, et al. Response to early drought stress and identification of QTLs controlling biomass production under drought in pearl millet. *PLoS One.* 2018;13: e0201635.

18. Chopart JL, Vauclin M. Water balance estimation model: field test and sensitivity analysis. *Soil Sci Soc Am J.* 1990;54: 1377–84.
19. Sinclair T, Ludlow M. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. *Funct Plant Biol.* 1986;13: 329.
20. Tennant D. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J Ecol.* 1975;63: 995–1001.
21. Dusserre J, Audebert A, Radanielson A, Chopart J-L. Towards a simple generic model for upland rice root length density estimation from root intersections on soil profile. *Plant Soil.* 2009;325: 277.
22. Bohm W. *In situ* estimation of root length density at natural soil profiles. *J Agric Sci.* 1976;87: 365-368.
23. Azevedo MCB de, Chopart JL, Medina C de C. Sugarcane root length density and distribution from root intersection counting on a trench-profile. *Scientia Agricola.* 2011;68: 94–101.
24. Lang ARG, Melhuish FM. Lengths and diameters of plant roots in non-random populations by analysis of plane surfaces. *Biometrics.* 1970;26: 421.
25. Van Noordwijk M. Method for quantification of root distribution patterns and root dynamics in the field. In: *Methodology in soil-K research: proceedings of the 20th Symposium of the International Potash Institute Bern: International Potash Institute; 1987.* pp 247-256
26. Nash JE, Sutcliffe JV. River flow forecasting through conceptual models part I — A discussion of principles. *J Hydrol (Amst).* 1970;10: 282–290.
27. Loague K, Green RE. Statistical and graphical methods for evaluating solute transport models: Overview and application. *J Contam Hydrol.* 1991;7: 51–73.
28. Willmott CJ, Robeson SM, Matsuura K. A refined index of model performance. *Int J Climatol.* 2012;32: 2088–94.
29. Chopart JL, Faye A, Lindemann J, Mézino M, RACINE2.2: Application de gestion de calculs et de cartographie de données racinaires obtenues à partir de comptages de racines sur des profils de sol. Version 2.2 Notice d'utilisation (2019) :18.
30. Passot S, Moreno-Ortega B, Moukouanga D, Balsera C, Guyomarc'h S, Lucas M, et al. A new phenotyping pipeline reveals three types of lateral roots and a random branching pattern in two cereals. *Plant Physiol.* 2018;177: 896–910.
31. Chopart J. L. Etude du système racinaire du mil (*Pennisetum typhoides*) dans un sol sableux du Sénégal. *L'Agronomie Tropicale.* 1975; 38: 37-51.

32. Ben Mohamed A, van Duivenbooden N, Abdoussallam S. Impact of climate change on agricultural production in the Sahel – Part 1. Methodological approach and case study for millet in Niger. *Clim Change*. 2002;54: 327–348.
33. Zegada-Lizarazu W, Iijima M. Deep root water uptake ability and water use efficiency of pearl millet in comparison to other millet species. *Plant Prod Sci*. 2005;8: 454–460.
34. Vadez V, Kholová J, Yadav RS, Hash CT. Small temporal differences in water uptake among varieties of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) are critical for grain yield under terminal drought. *Plant Soil*. 2013;371: 447–462.