

Les échanges gazeux d'un écotype autochtone de mil (*Pennisetum glaucum L.R.Br.*) au cours d'un dessèchement hydrique

Leila Radhouane

Institut National de la Recherche Agronomique de Tunis (INRAT), Adresse: Avenue Hédi Karray- Ariana 2049- TUNISIE.
Tel.: +216-71230239 / +216-71230024 Fax : +216-71230077

Auteur correspondance: radhouane.leila@iresa.agrinet.tn

Mots clés: photosynthèse, conductance stomatique, carbone interne, écotype, mil.

Key words: photosynthesis, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration, ecotype, pearl millet.

1 RESUME

Comme l'eau est une denrée rare en Tunisie, il est impératif d'améliorer l'efficacité de l'irrigation afin de produire plus avec moins d'eau tout en maintenant la sécurité alimentaire des populations. Parmi les plantes pouvant répondre à cet objectif, le mil (*Pennisetum glaucum L. R.Br.*) plante en C₄, est réputé par sa tolérance aux hautes températures et aussi par sa résistance à la sécheresse. L'étude des échanges gazeux d'un écotype autochtone de mil, soumis à des conditions de stress hydriques durant les premiers stades de développement et en conditions contrôlées, a montré que son activité physiologique, et plus particulièrement sa photosynthèse et sa conductance stomatique sont affectées. Cependant, la diminution de la conductance stomatique (g_s) et de la transpiration (T) sont plus importantes que l'assimilation stipulant que les stomates ne ferment pas complètement bien que le potentiel hydrique foliaire ψ_f ait atteint un niveau très bas ce qui préserve les mécanismes photosynthétiques. De plus, la variation de la teneur en carbone interne (C_i) en fonction de la durée du dessèchement a démontré qu'au début du stress hydrique, l'inhibition de la photosynthèse foliaire serait d'ordre stomatique, alors que plus la durée de stress est longue et plus l'inhibition est sous le contrôle de processus non stomatiques.

Autochthonous pearl millet (*Pennisetum glaucum L.R.Br.*) gas exchange under drought stress ABSTRACT

As water is a scarce commodity in Tunisia it is imperative to improve the efficiency irrigation to produce more crops with less water while maintaining the food security. Among the plants that can realize these objective is pearl millet (*Pennisetum glaucum L.R.Br.*) C₄ plant, which is known for its tolerance to high temperatures and also its resistance to drought. Autochthonous pearl millet ecotype, subject to water stress during the early stages of development and under controlled conditions, showed that physiological especially photosynthesis and stomatal conductance were affected. However, decrease in stomatal conductance (g_s) and transpiration (T) are more important than the assimilation stipulating that the stomata do not close completely while leaf potential (ψ_f) has reached a very low level and this behaviour preserves mechanisms photosynthetic. Moreover, variation in intercellular CO₂ concentration (C_i) content depending on the duration of drying. At the beginning of water stress, leaf photosynthesis inhibition is mainly due to stomatal closure while during later stress period, non-stomatal factors play a major role.

2 INTRODUCTION

Le souci de produire mieux et en plus grande quantité pour nourrir une population de plus en plus croissante a engendré un usage fréquent de l'irrigation en milieu agricole. Comme l'eau est une denrée rare dans de nombreuses régions du monde (particulièrement en Afrique) et comme les prévisions climatiques mondiales prévoient une augmentation des pertes d'eau par évapotranspiration (IPCC 2007), il est impératif d'améliorer l'efficacité de l'irrigation. En effet, il s'agit de produire plus avec moins d'eau tout en maintenant la sécurité alimentaire des populations. Parmi les plantes pouvant répondre à ces objectifs, les plantes en C₄ (Une des adaptations de la plante en C₄ est d'éviter la photorespiration ce qui augmente la pression partielle en CO₂ autour de la RubisCO.) sont réputées par leur tolérance aux hautes températures et aussi par leur résistance à la sécheresse (Edwards *et al.* 2004; Carmo-Silva *et al.* 2008;; Westhoff and Gowik, 2010). Ces plantes fournissent également à elles seules 40% de la

production mondiale en grains (Ehleringer *et al.* 1997; Ghannoum *et al.* 2000). Parmi ces plantes en C₄, le mil (*Pennisetum glaucum* (L.)R.Br.) occupe 29 millions d'hectares dans les régions arides et semi arides et nourrit environ 90 millions d'habitants de ces zones (Claessens *et al.* 2012). C'est une graminée qui possède une valeur nutritive élevée (Maiti and Rodriguez, 2010) et qui est utilisée pour ses grains pour la consommation humaine et aussi comme culture fourragère par les producteurs de bétail pour le pâturage, l'ensilage, le foin et en vert (Dakheel *et al.* 2009; Newman *et al.* 2010). Le mil est une plante rustique adaptée à de nombreuses contraintes telles la sécheresse (Radhouane, 2008a; Dakheel *et al.* 2009), la salinité (Radhouane, 2008b; Nagaz *et al.* 2010) et les sols pauvres et marginaux (Ismail, 2012). En Tunisie, le mil est une culture estivale irriguée, cultivé essentiellement au centre et au sud du pays conjointement à d'autres cultures, essentiellement des cultures maraîchères.



Ecotype local de mil

Or, particulièrement dans ces zones, les eaux se font rares (Mahdhi *et al.* 2011) et les besoins des différentes cultures ne peuvent pas être satisfaits tous à la fois, ce qui oblige les agriculteurs à pratiquer des économies d'eau, à espacer les tours d'eau et à favoriser certaines cultures au dépend d'autres. Généralement, c'est la culture de mil qui est sujette à de fréquentes sécheresses épisodiques et les plantes subissent de longues périodes de stress avant la prochaine

irrigation ce qui se répercute sur la production car la disponibilité de l'eau est considérée comme un atout majeur pour le succès écologique des plantes en C₄ (Edwards *et al.* 2010, Westhoff and Gowik, 2010). Il est bien connu, que face au manque d'eau, les plantes doivent être en mesure de réagir et de s'adapter aux changements environnementaux locaux afin de survivre. Dans ce cas, la capacité à tolérer le stress hydrique est cruciale et son effet dépend de son



intensité, sa durée, le stade de développement de la plante, le génotype et son interaction avec l'environnement (Yokota *et al.* 2006). Dans ce contexte, il a été mis en évidence que le stress hydrique peut réduire la photosynthèse (Pinheiro and Chaves, 2011), la respiration et l'absorption des ions, modifier le métabolisme et la croissance; et dans les cas graves, conduit à la mort des plantes (Chaves *et al.* 2003; Huang *et al.* 2003; Jaleel *et al.* 2009; Ghannoum, 2009; Hayano-Kanashiro *et al.* 2009). Lorsque les plantes se trouvent en situation de stress, elles doivent réagir aussi rapidement que possible pour préserver leurs réserves en eau et augmenter leur chance de survie. La réponse la plus rapide et la plus importante est la fermeture des stomates (Assmann *et al.* 2000). Elle a pour but la protection de la plante contre la déshydratation mais cause en même temps une diminution de l'assimilation du carbone ce qui perturbe tous les échanges gazeux (Masle *et al.* 2005) particulièrement la photosynthèse (Cechin *et al.* 2006) et réduit la production en biomasse et en grains (Kholova *et al.* 2010). De nombreux auteurs (Flexas *et al.* 2006a; Lawlor and Tezara, 2009; Ennahli and Earl, 2009) ont attribué la diminution de la photosynthèse consécutive à un déficit hydrique à la fois à une limitation stomatique et non stomatique (Ghannoum *et al.* 2003; Carmo-Silva *et al.* 2007; Ripley *et al.* 2007).

3 MATÉRIELS ET MÉTHODES

Le matériel végétal utilisé est un écotype autochtone de mil. IL est originaire de l'île de Djerba et connu par son comportement agronomique, vis-à-vis de la sécheresse (Radhouane, 2008b). La culture de cet écotype est réalisée en pots et sous des conditions contrôlées. Les dimensions des pots sont: 16 cm de diamètre supérieur, 12 cm de diamètre inférieur et 17 cm de profondeur. Le substrat utilisé est composé de 22.5% argile, 31.5% de limon et le reste est constitué de sable. Chaque pot renferme 4 plantes. Le suivi de l'humidité dans les pots s'est fait par pesées successives 1 jour sur 2 (Meyer and Alston, 1978). Au cours de chaque pesée, les pots sont ramenés au même poids correspondant à 70% de la réserve en eau utile du sol (REU) pour le témoin. Pour les plantes stressées, le traitement consiste à suspendre l'irrigation durant 10 jours dès que les plantes atteignent le stade 4 feuilles. A la fin de cette période, une réhydratation est pratiquée et l'humidité est ramenée à 70% de la REU. L'eau utilisée est celle du

En effet, la contrainte hydrique peut affecter une ou plusieurs étapes du processus photosynthétique: la diffusion de CO₂ à travers les stomates et dans les espaces intercellulaires (Flexas *et al.* 2006b; Chaves and Oliveira, 2007; Warren, 2008), le transport d'électrons, les photophosphorylations et les réactions de carboxylation proprement dite (Massacci *et al.* 1996; Warren, 2008). De plus, des travaux antérieurs sur plusieurs cultures (Rayand and Sinclair, 1997; Vadez and Sinclair, 2001; Hufstetler *et al.* 2007; Bhatnagar-Mathur *et al.* 2007). ont trouvé des différences génotypiques dans la façon dont les échanges gazeux foliaires répondent au stress hydrique. En effet, certaines espèces sont capables de soutenir la transpiration de la plante jusqu'à ce que le sol devienne assez sec, alors que d'autres réagissent rapidement à une baisse de la transpiration alors que le sol est encore relativement humide. En revanche, la réponse de la photosynthèse C₄ à un stress hydrique a été moins bien étudiée que chez les plantes C₃ (Ghannoum, 2009). Dans l'objectif de mieux connaître le comportement physiologique du mil face à une contrainte hydrique ponctuelle dans le temps et sa capacité de reprise après une période de sécheresse, nous avons suivi l'évolution de ses échanges gazeux sur une population locale qui occupe 50% des surfaces cultivées en mil en Tunisie.

robinet titrant 1g/l. de NaCl. Les conditions expérimentales dans la chambre de culture sont: 200 μmol/m²/s pour le flux photonique, 25°C pour la température et une photopériode de 12 h. L'humidité de la chambre varie entre 60% le jour et 80% la nuit. Le potentiel hydrique foliaire (Ψ_f), la photosynthèse (P), la conductance stomatique (g_s), la concentration intracellulaire du CO₂ (C_i) et la transpiration (T) ont été mesurés sur la face supérieure de la dernière feuille déployée à raison de 4 répétitions. Toutes les mesures ont été faites la même journée entre 9h et 11h du matin. Le principe de fonctionnement du dispositif de mesure des échanges gazeux de type Parkinson (ADC, PLC-B), repose sur la mesure différentielle du contenu de CO₂ et de la vapeur d'eau entre l'entrée et la sortie d'une chambre d'assimilation. Une description détaillée de l'installation a été faite par (Huygens and Vandecasteele, 1992). Les mesures de la photosynthèse (P) sont celles correspondant à des fractions molaires de 350 μmol/mol de CO₂ dans

l'atmosphère. Le potentiel hydrique foliaire (ψ_f), a été mesuré par la chambre à pression (Scholander *et al.* 1965). L'analyse de la variance a été faite suivant le

programme STATIT-ITCF, chaque donnée constitue la moyenne d'au moins 3 mesures.

4 RESULTATS

Les résultats statistiques relatifs aux mesures des échanges gazeux sont tous significatifs (tableau 1).

4.1 Effet du stress hydrique sur l'évolution de la photosynthèse (P) : La capacité photosynthétique (P) du mil est fortement touchée par le dessèchement du sol (fig. 1) et son évolution au cours du temps suit celle du potentiel hydrique foliaire (ψ_f). L'étude statistique (tableau 1) montre que l'effet traitement est hautement significatif. En effet, P diminue quand le

potentiel baisse et reprend quand le potentiel remonte suite à une réhydratation du sol (flèche sur le graphique). De plus, il est à remarquer que la diminution du potentiel hydrique foliaire est beaucoup plus importante que celle de la photosynthèse pour la même durée de déshydratation. En effet, au bout de 10 jours, la photosynthèse chute d'environ 55% alors que le taux de diminution de ψ_f avoisine les 400%.

Tableau 1. Analyse statistique relative aux différents paramètres mesurés

Paramètre	Proba	PPDS	ET	C.V.
P	0.00 **	0.36	0.78	14.2
T	0.01**	0.06	0.12	16.6
g_s	0.00**	0.01	0.02	20.1
C_i	0.00**	19.7	4.97	11.7
ψ_f	0.00**	0.58	1.24	10.5

P= photosynthèse; T= transpiration; g_s= conductance stomatique; C_i= carbone interne; ψ_f = potentiel hydrique foliaire; ET= écart type; C.V.= coefficient de variation; **= hautement significatif ; ppds= plus petite différence significative; Proba= probabilité

4.2 Effet du stress hydrique sur l'évolution de la photosynthèse (P) : La capacité photosynthétique (P) du mil est fortement touchée par le dessèchement du sol (fig. 1) et son évolution au cours du temps suit celle du potentiel hydrique foliaire (ψ_f). L'étude statistique (tableau 1) montre que l'effet traitement est hautement significatif. En effet, P diminue quand le potentiel baisse et reprend quand le potentiel remonte suite à une réhydratation du sol (flèche sur le graphique). De plus, il est à remarquer que la diminution du potentiel hydrique foliaire est beaucoup plus importante que celle de la photosynthèse pour la même durée de déshydratation. En effet, au bout de

10 jours, la photosynthèse chute d'environ 55% alors que le taux de diminution de ψ_f avoisine les 400%. Cependant, la reprise bien qu'elle soit presque totale pour le potentiel, elle n'atteint que 80% de sa valeur initiale pour la photosynthèse. Cette baisse de la photosynthèse consécutive à la diminution du potentiel hydrique foliaire est liée à une diminution concomitante de la conductance stomatique. En effet, avec le dessèchement du sol et l'installation du stress hydrique, g_s baisse rapidement entraînant une diminution de la capacité photosynthétique de la plante (figure 2). Après hydratation, la conductance stomatique n'atteint que 65% de sa valeur de départ.

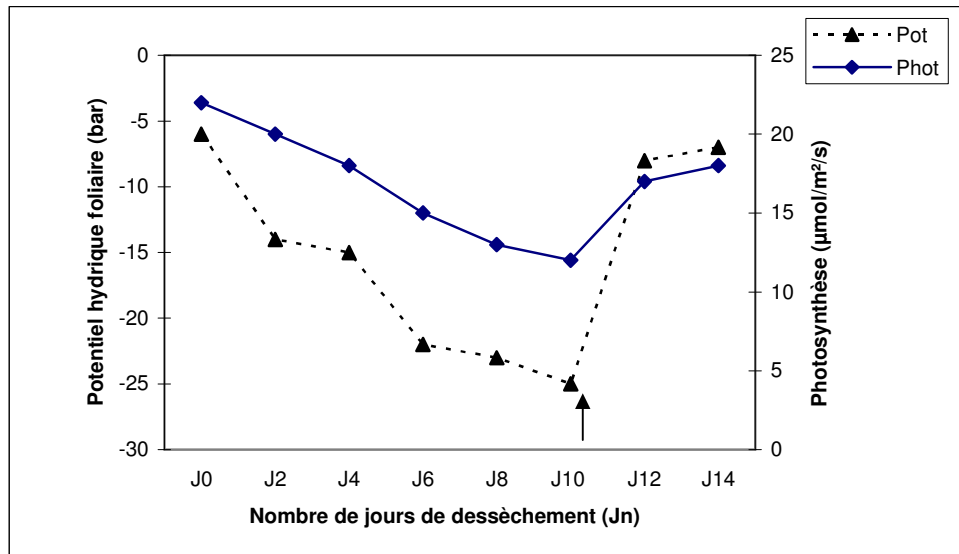


Figure 1: Évolution de la photosynthèse (P) et du potentiel hydrique foliaire (ψ_f) de l'écotype local de mil en fonction du dessèchement du sol

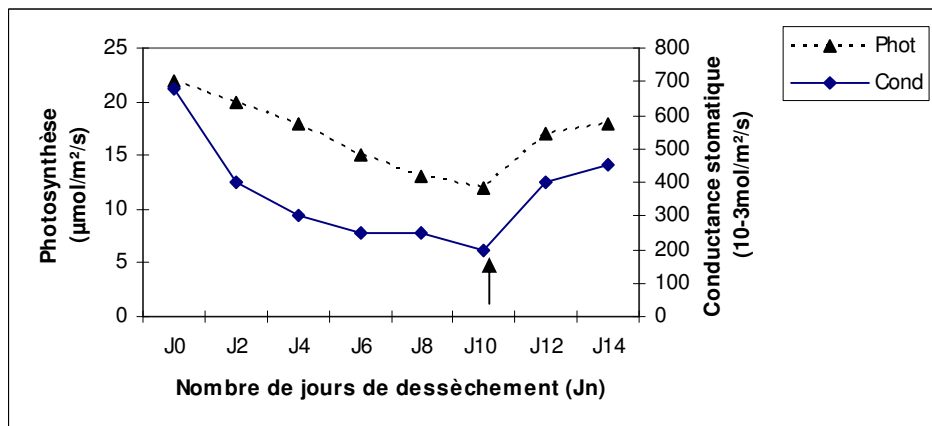


Figure 2: Évolution de la photosynthèse (P) et de la conductance stomatique (g_s) de l'écotype local de mil en fonction du dessèchement du sol

4.2 Effet du stress hydrique sur l'évolution de la conductance stomatique (g_s): La conductance stomatique diminue rapidement avec le dessèchement du sol et suit de façon proportionnelle l'abaissement du potentiel hydrique foliaire (Fig.3). Elle atteint plus de 50% de sa valeur initiale au bout de 6 jours de dessèchement. Lorsque la réhydratation du sol est pratiquée aux 10^{ème} jours, la conductance stomatique

(g_s) remonte mais n'atteint pas son niveau de départ. Il est à noter que la chute du potentiel pour la même durée de contrainte est 2,5 fois plus importante que celle de la conductance. Bien que ψ_f ait atteint un niveau très bas, la conductance g_s n'est pas proche de zéro ce qui indique que les stomates ne sont pas encore fermés.

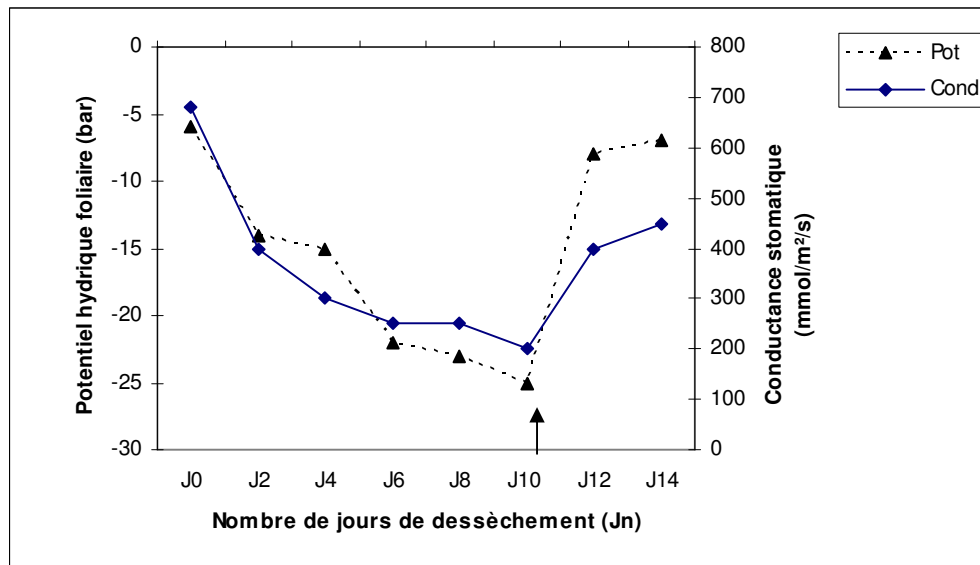


Figure 3: Évolution de la conductance stomatique (g_s) et du potentiel hydrique foliaire (ψ_f) de l'écotype local de mil en fonction du dessèchement du sol

4.3 Effet du stress hydrique sur l'évolution de la transpiration (T): L'évolution de la transpiration foliaire du mil (figure 4) en fonction du dessèchement du sol montre qu'elle présente la même allure que la courbe du potentiel hydrique foliaire. En effet, la transpiration diminue quand ψ_f diminue et augmente lorsque la contrainte est levée et la plante est réhydratée. Cependant, la reprise du mécanisme

de transpiration est plus faible et les valeurs atteintes après 4 jours du début d'arrosage sont réduites de moitié. De plus, lorsque l'évolution de la photosynthèse est comparée à celle de la transpiration en fonction du de la déshydratation (figure 5), nous remarquons que la transpiration est plus réduite que l'assimilation, même en absence de stress.

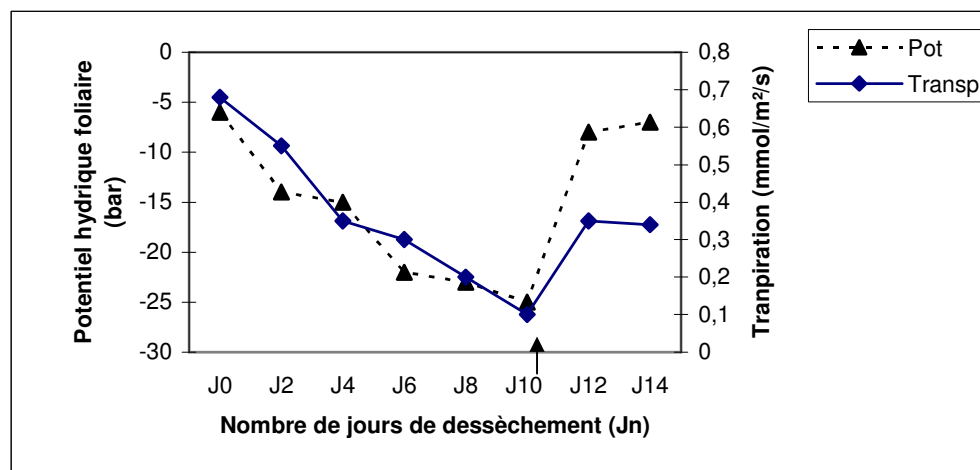


Figure 4: Évolution de la transpiration (T) et du potentiel hydrique foliaire (ψ_f) de l'écotype local de mil en fonction du dessèchement du sol

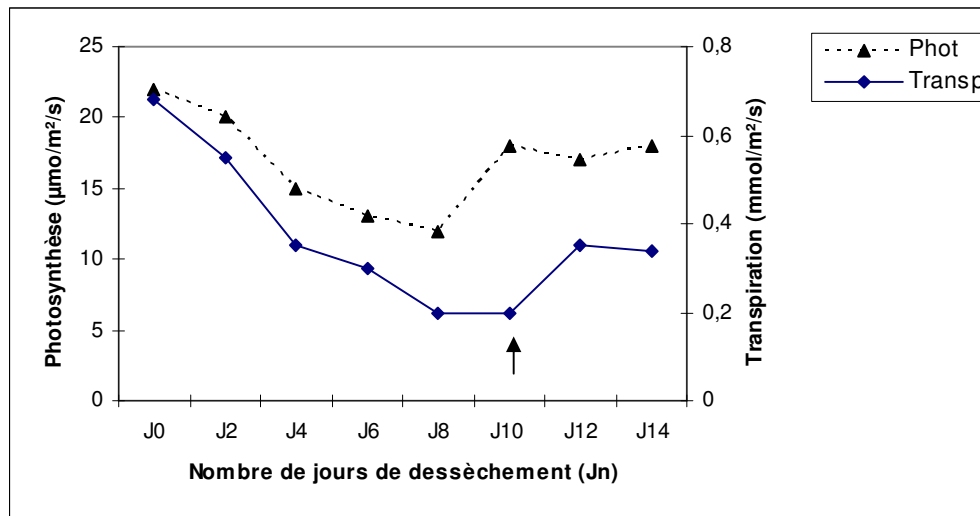


Figure 5: Évolution de la transpiration (T) et de la photosynthèse (P) de l'écotype local de mil en fonction du dessèchement du sol

4.4 Effet du stress hydrique sur le flux du carbone interne (C_i): Le carbone interne diminue avec le dessèchement du sol jusqu'aux 4^{ème} jours de stress puis augmente et se stabilise jusqu'à la reprise

de l'irrigation; alors que la photosynthèse baisse lors de la déshydratation et augmente après réhydratation (figure 6).

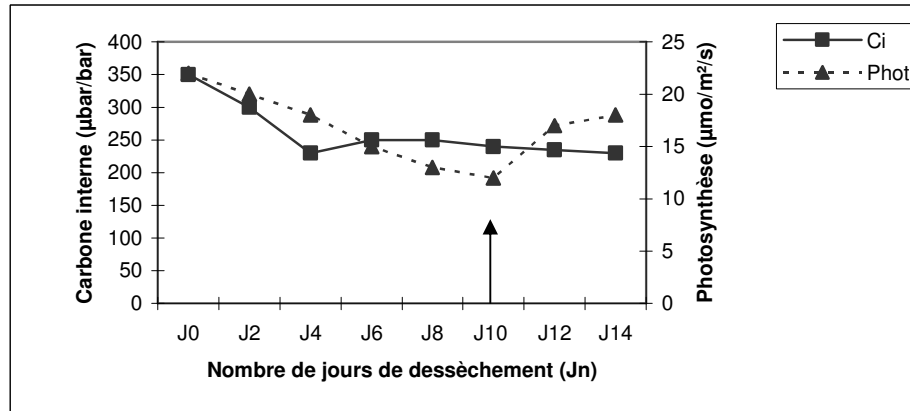


Figure 6 : Évolution du carbone interne (C_i) et de la photosynthèse (P) de l'écotype local de mil en fonction du dessèchement du sol

5 DISCUSSION

5.1 Effet du dessèchement sur la photosynthèse: Lors d'un déficit hydrique, l'activité physiologique de la feuille, et plus particulièrement la photosynthèse et la conductance stomatique sont affectées (Lawlor, 2002; Lawlor and Cornic, 2002; Chaves *et al.* 2003; Flexas *et al.* 2004; Pinheiro and Chaves, 2011). La culture du mil en condition difficile

d'alimentation en eau a conduit à une diminution de la capacité photosynthétique. Dans ce contexte, Ashraf *et al.* (2001) et Golombek (2003) ont trouvé la même réduction photosynthétique chez des lignées de mil soumises à un stress hydrique sévère. De même, Boyer and Westgate (2004) sur le maïs, Li *et al.* (2004) sur *Typha latifolia* et Da Silva and Arrabaça (2004) sur

Setaria sphacelata ont observé que la capacité photosynthétique de ces espèces (toutes des plantes en C₄) a baissé en présence d'un manque d'eau prononcé. Il semble que l'altération du métabolisme est une limitation particulièrement importante de la photosynthèse des espèces en C₄ telles que le sorgho et la canne à sucre (Countour-Ansel *et al.* 1996; Du *et al.* 1996). Les travaux de Dias Da Silva Jr. *et al.* (1990); Bois (1993); Golombek (2003) sur le *Pennisetum* ont abouti tous à la même conclusion qui affirme que la diminution de la photosynthèse est due conjointement à la résistance stomatique et aussi à des modifications non stomatiques telle l'augmentation de la résistance du mésophylle aux carboxylations. Cependant, ils n'ont pas pu déterminer si ce sont les photosystèmes, habituellement très résistants à la contrainte (Cornic *et al.* 1983) ou plutôt, les carboxylations qui sont inhibées (Maxwell and Johnson, 2000). Chez la canne à sucre, le déficit hydrique entraîne de fortes réductions du ψ_F et avec elles, une diminution des enzymes et des métabolites impliqués dans le cycle en C₄ (Du *et al.* 1998). De plus, chez cette espèce, des ψ_F inférieurs à -0.7 MPa réduisent la photosynthèse suite à une fermeture stomatique alors qu'à partir des ψ_F plus négatifs que -1.2 MPa, l'abaissement de la capacité photosynthétique est engendré par des processus biochimiques et non stomatiques. La réduction de la photosynthèse, liée à la diminution du potentiel hydrique foliaire, est supposée dépendre à la fois de la fermeture des stomates, avec pour conséquence une diminution de la conductance à la diffusion du CO₂ et d'une limitation biochimique du chloroplaste à fixer le CO₂ [(Tardieu and Simoneau, 1998; Escalona *et al.* 1999; Flexas and Medrano, 2002; Flexas *et al.* 2006a; Lawlor and Tezara, 2009) probablement associée à la régénération limitante du RuBP, Ribulose Biphosphate, substrat du cycle de Calvin (Gimenez *et al.* 1992). La baisse concomitante de P et g_s suite à une diminution du statut hydrique de la feuille a été signalée chez les plantes en C₄ par de nombreux auteurs (Ripley *et al.* 2007; Carmo-Silva *et al.*, 2008; Ghannoum, 2009). Cependant, la chute plus importante de g_s par rapport à P a été expliquée par le fait que l'activité du photosystème de la feuille est relativement moins sensible au déficit hydrique que les stomates (Saccardy *et al.* 1996; Flexas and Medrano, 2002; Flexas *et al.* 2004). Il a été également remarqué que la diminution du potentiel hydrique foliaire est beaucoup plus importante que celle de la

photosynthèse pour la même durée de déshydratation. Un tel résultat a été signalé par Boyer (1970) qui a montré que (ψ_i) est fortement diminué au cours d'un manque d'eau alors que la capacité photosynthétique n'est pas encore touchée. Après réhydratation, les plantes reprennent leur croissance mais récupèrent plus lentement. Ce résultat a été signalé par Ripley *et al.* (2010). De plus, la photosynthèse de l'écotype de mil n'atteint pas sa valeur de départ. Ce résultat est corroboré par de nombreux auteurs Kirschbaum, 1988; Delfine *et al.* 1999; Sofo *et al.* 2004; Grzesiak *et al.* 2006; Bogeat-Triboulot *et al.* 2007). Une faible et/ou une incomplète reprise de la photosynthèse serait due à une photoprotection ou à un stress oxydatif (Sofo *et al.* 2004; Gallé *et al.* 2007).

5.2 Effet du dessèchement sur la conductance stomatique: La relation potentielle hydrique-conductance stomatique n'est plus à démontrer. En effet de nombreux auteurs (Palta *et al.* 1994; Katerji and Bethenod, 1997; Lawlor and Cornic, 2002) ont montré l'existence d'une bonne concordance entre les réserves hydriques dans le sol et les valeurs mesurées du potentiel hydrique et de la conductance stomatique. Ils ont signalé également l'existence d'un potentiel hydrique « seuil » pour lequel les stomates commencent à se fermer. Celui-ci est variable suivant plusieurs facteurs dont essentiellement l'espèce et la variété (Fiscus *et al.* 1991). Pour la population locale de mil, il a été observé que bien que ψ_f ait atteint un niveau très bas (environ 25 bars), la conductance g_s n'est pas proche de zéro ce qui indique que les stomates ne sont pas encore fermés. Ce résultat laisse supposer qu'il faudrait aller au delà de cette valeur pour observer des perturbations ou des altérations. Dans ce contexte, Dassa-Gérard (1987) a indiqué que les structures protoplasmiques du mil n'étaient pas affectées pour des Ψ_f supérieurs à -1.0 MPa. Il faudrait dépasser des Ψ_f de -2.5 MPa pour observer des altérations cellulaires. De même, Dias Da Silva Jr. *et al.* (1990) ont montré que le mil est capable de supporter une certaine déshydratation transitoire du sol, lorsque la sécheresse s'établit progressivement. La fermeture des stomates est une des réponses précoces au déficit hydrique, elle se fait en quelques minutes (Assmann *et al.* 2000). Elle a pour but la protection de la plante contre la déshydratation mais cause en même temps une diminution de l'assimilation du carbone ce qui perturbe la photosynthèse (Cechin *et al.* 2006).



Généralement, une période sèche a des effets en premier lieu sur l'état hydrique de la plante, avant même celui du sol (Kramer and Boyer, 1995). Même pour des plantes bien alimentées en eau, une diminution du potentiel hydrique foliaire à la mi-journée est souvent observée au champ, lorsque la journée est chaude et ensoleillée. Dans une telle situation, l'altération de l'état hydrique de la feuille peut conduire à augmenter la sensibilité des stomates à l'ABA (Tardieu *et al.* 1993; Sauter *et al.* 2001) provoquant ainsi la fermeture stomatique. La fermeture stomatique peut également être induite par plusieurs messagers secondaires (à part l'ABA) tels que Ca^{2+} , H_2O_2 et NO Zhang *et al.* 2001; Neill *et al.* 2002; Garcia-Mata and Lamattina, 2009). En plus de la voie indirecte du contrôle stomatique, un mécanisme direct hydro-passif par perte passive de la pression de turgescence intervient également dans la fermeture stomatique. En effet, la turgescence cellulaire intervient quant à elle de manière plus ou moins directe au niveau du chloroplaste : directement par le maintien du volume du chloroplaste (Gupta and Berkowitz, 1987) et indirectement, par son effet sur l'ouverture stomatique, qui en contrôlant la conductance au CO_2 , conditionne l'utilisation de l'énergie photochimique (ATP, NADPH) dans le chloroplaste (Guan *et al.* 2004). Après réhydratation, la plante de mil a pu récupérer et reprendre son état hydrique normal. Ce mécanisme a été attribué par de nombreux auteurs (Kudoyarova *et al.* 2011) aux niveaux accrus de l'ABA accumulés durant le stress dans les feuilles et dans les racines. Cette accumulation d'ABA génère une augmentation de la conductivité hydraulique dans les racines et dans le xylème, permettant aux plantes de transporter plus d'eau et ainsi récupérer plus rapidement après une période de stress (Kang *et al.* 2010).

5.3 Effet du dessèchement sur la transpiration: La plante perd de l'eau par évaporation au niveau des stomates des feuilles en même temps qu'elle réalise ses échanges gazeux. Chez le mil, il a été observé que la transpiration va de pair avec le potentiel hydrique foliaire et donc de l'état hydrique du sol. Plus la déshydratation est poussée et plus la sécheresse est accentuée et plus la transpiration est diminuée. Un tel résultat est corroboré par (Nepomuceno *et al.* 1998; Ullah *et al.* 2008 Ripley *et al.* 2010). Mais, il paraît que le mil ne contrôle que très peu ses pertes en eau par transpiration puisque la

penne de la courbe de transpiration est importante. Il semble que les plantes adaptées aux zones arides bien qu'elles soient incapables de contrôler leur perte d'eau par transpiration, possèdent un enracinement très profond capable d'extraire l'eau du sol (Soar *et al.* 2006; Soar and Loveys 2007; Ullah *et al.* 2008). La croissance racinaire en conditions sèches peut être maintenue par l'ajustement osmotique qui limite la baisse du potentiel de turgescence (Kramer and Boyer, 1995). La photosynthèse est intrinsèquement liée à la transpiration, et il n'existe aucun moyen connu de contourner cet échange "eau contre carbone". Cet échange est la principale limitation de la "tolérance à la sécheresse": on ne pourra jamais construire des plantes qui maintiennent leur productivité sans un niveau élevé de transpiration (Chaves Pereira *et al.* 2002). En effet, la réduction de la transpiration par fermeture stomatique se traduit par un échauffement de la feuille ce qui limite la tolérance à la sécheresse (Tardieu, 2005). De même, il a été remarqué que la transpiration est plus réduite que l'assimilation. Cette différence s'explique par la fermeture partielle des stomates qui abaisse plus T que P. A ce niveau du stress hydrique, il semble que seuls les mécanismes de fermeture stomatique et d'enroulement des feuilles soient impliqués dans la chute de photosynthèse (Slatyer, 1967; Tinus, 1974). Ce comportement serait du aux stomates qui ne sont pas complètement fermés en raison de la différence entre les coefficients de diffusion de l'eau et du CO_2 dans la feuille (Cuevas, 2006) ce qui augmente l'efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE) en situation de stress. Après la reprise de l'irrigation et bien que l'état hydrique de la feuille soit amélioré (à travers le potentiel hydrique foliaire), la transpiration reste très faible et ne reprend pas ses valeurs de départ. D'après Bois (1984), la restauration de la transpiration est plus lente et souvent incomplète et serait due à une importante surface foliaire.

5.4 Effet du dessèchement sur le flux du carbone interne : Le changement de C_i dans le même sens qu'un changement de P est une condition nécessaire, mais pas suffisante pour affirmer qu'il est dû essentiellement à un effet stomatique (Ghannoum, 2009). En effet, une diminution de C_i parallèle à une baisse de P durant une contrainte permet de conclure que la fermeture stomatique intervient dans l'inhibition de la photosynthèse foliaire. Dans ce cas, les mécanismes photosynthétiques ne sont pas



endommagés. Un examen de la littérature montre que C_i diminue seulement durant la première phase de stress pour de nombreuses espèces en C_4 tel le maïs (Becker and Fock, 1986; Lal and Edwards, 1996; Leakey *et al.* 2004); le sorgho (Williams *et al.* 2001); la canne à sucre (Du *et al.* 1996) et amaranthus (Lal and Edwards, 1996). En effet, ce comportement a été observé chez le mil qui, durant les premiers jours de

déshydratation, a montré une diminution du carbone interne. En revanche, à partir du quatrième jour, C_i augmente alors que P continues à décliner, ce qui laisse supposer que des processus non stomatiques interviennent pour inhiber la photosynthèse foliaire. Un tel résultat est corroboré par (Du *et al.* 1996; Lal and Edwards, 1996; Kalapos *et al.* 1996; Becker and Fock, 1998 ;).

6 CONCLUSION

Le comportement de l'écotype D face à des conditions contraignantes constitue un exemple de réponse adaptative à la sécheresse. En effet, le déficit hydrique provoque chez le mil, une diminution de la photosynthèse par la fermeture stomatique dans un premier temps puis par des mécanismes non stomatiques dans un deuxième temps. La fermeture stomatique entraîne une baisse de photosynthèse moins importante que la baisse de transpiration ce qui conduit à une augmentation de l'efficacité de l'eau tant que les mécanismes photosynthétiques ne sont pas lésés. Le contrôle stomatique de la transpiration apparaît donc bien comme un phénomène d'adaptation et non comme un simple symptôme du

stress hydrique. Il semble que les contraintes hydriques modérées confèrent au mil, une résistance plus grande puisqu'il parvient à épargner l'intégrité de ses structures photosynthétiques. Cette capacité de maintenir une photosynthèse appréciable en cas de stress hydrique, apparaît comme une composante majeure de la tolérance au stress et serait très recherchée si elle est corrélée aux rendements élevés. De ce fait, l'absence d'irrigation durant une période bien déterminée constitue une alternative très intéressante du point de vue agronomique, à condition de connaître à priori les possibilités adaptatives et d'accommodation de chaque écotype de mil aux contraintes hydriques.

7 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ashraf, M., M. Shabaz, S. Mahmood and E. Rasul (2001). Relationship between growth and photosynthetic characteristics in pearl millet (*Pennisetum glaucum*) under limited water deficit conditions with enhanced nitrogen supplies. *Belgian J. Botany*, 134(2): 131-144.
- Assmann, S., J.A. Snyder and Y.J. Lee (2000). ABA-deficient (*aba1*) and ABA insensitive (*abi1-1*, *abi2-1*) mutants of Arabidopsis have a wild-type stomata response to humidity. *Plant Cell Environ.* 23: 387-395.
- Becker, T.W. and H.P. Fock (1986). Effects of water stress on the gas exchange, the activities of some enzymes of carbon and nitrogen metabolism, and on the pool sizes of some organic acids in maize leaves. *Photosynthesis Res.* 8: 175-181.
- Bhatnagar-Mathur, P., M.J. Devi, S.D. Reddy, M. Lavanya, V. Vadez, R. Serraj, K. Yamaguchi-Shinozaki and K.K. Sharma (2007). Stress inducible expression of At DREB1A in transgenic peanut (*Arachis hypogea* L.) increases transpiration efficiency under water-limiting conditions. *Plant Cell Reports* 26: 2071-2082.
- Bogeat-Triboulot, M.B., M. Brosche, J. Renaut, L. Jouve, D. Le Thiec and P. Fayaz (2007). Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression, protein profiles, ecophysiology, and growth performance in *Populus euphratica*, a poplar growing in arid regions. *Plant Physiol.* 143: 876-892.
- Bois, J.F. (1984). Water stress response for some cultivars of upland and lowland rice. II. Effects on CO_2 exchanges and water use efficiency. *Plant and Soil* 80: 237-246.
- Bois, J.F. (1993). Effet de la contrainte hydrique sur la photosynthèse du mil. In : le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologie: Potentialités et contraintes pour l'amélioration et la culture. Eds de FORSTOM. Collection Colloques et Séminaires, 1993, p: 161-171
- Boyer, J.S. (1970). Leaf Enlargement and Metabolic Rates in Corn, Soybean, and Sunflower at



- Various Leaf Water Potentials. *Plant Physiol.*, 46: 233-235.
- Boyer, J.S. and M.E. Westgate (2004). Grain yields with limited water. *J. Exp. Bot.* 55: 2385-2394.
- Carmo-Silva, A.E., A.S. Soares, J.M. Da Silva, A.B. Da Silva, A.J. Keys and M.C. Arrabaça (2007). Photosynthetic responses of three C₄ grasses of different metabolic subtypes to water deficit. *Functional Plant Biology*, 34: 204–213.
- Carmo-Silva, A.E., S.J. Powers, A.J. Keys and M.C. Arrabaça (2008). Photorespiration in C₄ grasses remains slow under drought conditions, *Plant Cell Environ.* 31: 925–940.
- Cechin, I., S.C. Rossi, V.C. Oliveira and T.F. Fumis (2006). Photosynthetic responses and proline content of mature and young leaves of sunflower plants under water deficit. *Photosynthetica* 44 (1): 143-146
- Chaves Pereira, M.M., J.S. Maroco, J. Rodrigues, M.L. Ricardo and C.P.P. Osorio (2002). How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. *Annals Bot.* 89: 907–916.
- Chaves, M.M., J.P. Maroco and J.S. Pereira (2003). Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30: 239–264.
- Chaves, M.M. and M.M. Oliveira (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *J. Exp. Botany* 55: 2365- 2384.
- Claessens, L., C.L.L. Gowda and P. Craufurd (2012). The importance of millet for food and nutrition security. In *Impacts of climate change on the agricultural and aquatic systems and natural resources within the CGIAR's mandate*. CCAFS Working Paper 23. CGIAR. Thornton P, Cramer L (eds), Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS). Copenhagen, pp.106-114.
- Cornic G., J.L. Prioul and G. Louason (1983). Stomatal and non-stomatal contribution in decline in leaf net CO₂ uptake during rapid water stress. *Physiol. Plantarum* 58: 295-301.
- Countour-Ansel, D., G. Ilami, A. Ouarzane and P. Louguet (1996). Effect of water stress on pyruvate, Pi dikinase and phosphoenol pyruvate carboxylase activities in the leaves of two cultivars of sorghum (*Sorghum bicolor* L.). *J. of Agronomy and Crop Sci.*, 176: 59–69.
- Cuevas, E., P. Baeza and J.R. Lissarrague (2006). Variation in stomatal behaviour and gas exchange between mid-morning and mid-afternoon of north–south oriented grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo) at different levels of soil water availability. *Scientia Hort.* 108: 173-180.
- Dakheel, A.J., G. Shabbir and A.Q. Al-Gailani (2009). Yield stability of pearl millet genotypes under irrigation with different salinity levels. *Europ. J. Sci. Res.*, 37: 288-301.
- Da Silva, J. M. and M.C. Arrabaça (2004). Contributions of soluble carbohydrates to the osmotic adjustment in the C₄ grass *Setaria sphacelata*: A comparison between rapidly and slowly imposed water stress. *J. of Plant Physiol.* 161: 551-555.
- Dassa-Gérard, M. (1987). Étude comparative des activités phosphatasiques acides et des paramètres hydriques foliaires de cultivars de mil (*P. americanum* L.) soumis à des contraintes hydriques. Thèse de Doctorat, Université de Paris VII, 179 pp.
- Delfine, S., A. Alvino, M.C. Villani and F. Loreto (1999). Restrictions to carbon dioxide conductance and photosynthesis in spinach leaves recovering from salt stress. *Plant Physiol.* 119:1101–1106.
- Dias Da Silva Jr., C., J.L. Nunes De Pinho, D. Laffray and P. Louguet (1990). Effets d'une contrainte hydrique contrôlée sur divers paramètres hydriques et physiologiques de cultivars de mil et de sorgho sensibles et résistants à la sécheresse. *Rev. Rés. Amélior. Agr. Milieu Aride*, 2: 79-92.
- Du, Y.C., Y. Kawamitsu, A. Nose, S. Hiyane, S. Murayama, S. Muraya, K. Wasano and Y. Uchida (1996). Effects of water stress on carbon exchange and activities of photosynthetic enzyme in leaves of sugarcane (*Saccharum* sp.). *Austr. J. Plant Physiol.* 23: 719–726.
- Du, Y.C., A. Nose, K. Wasano and Y. Ushida (1998). Responses to water stress of enzyme



- activities and metabolite levels in relation to sucrose and starch synthesis, the Calvin cycle and the C₄ pathway in Sugarcane (*Saccharum* sp.) leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 25; 253-260.
- Edwards, G.E., V.R. Franceschi and E.V. Voznesenkaya (2004). Single cell C₄ photosynthesis versus the dual-cell (Kranz) paradigm, *Annual Review of Plant Biol.* 55: 173–196.
- Edwards, E.J., C.P. Osborne, C.A. Stromberg and S.A. Smith (2010). The origins of C₄ grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* 328: 587–591.
- Ehleringer, J.R., T.E. Cerling and B.R. Helliker (1997). C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂ and climate. *Oecologia* 112: 285–299.
- Ennahli, S. and H.J. Earl (2005). Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress. *Crop Sci.* 45: 2374-2382.
- Escalona, J.M., J. Flexas and H. Medrano (1999). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Australian Journal of Plant Physiol.* 26: 421-433.
- Fiscus, E.L., A.N.M. Mahbub Ul Alam and T. Hirasawa (1991). Fractional integrated stomatal opening to control water stress in the field. *Crop Sci.* 31: 1001-1008.
- Flexas, J. and H. Medrano (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plant: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89: 183-189.
- Flexas, J., J. Bota, F. Loreto, G. Cornic and T.D. Sharkey (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biol.* 5: 1-11.
- Flexas, J., J. Bota, J. Galmes, H. Medrano and M. Ribas-Carbo (2006a). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol. Planta.* 127: 343–352.
- Flexas, J., M. Ribas-Carbo, J. Bota, J. Galmes, M. Henkle, S. Martínez-Canellas and H. Medrano (2006b). Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytol.* 172: 73–82.
- Gallé, A., P. Haldimann and U. Feller (2007). Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytol.* 174: 799–810.
- Ghannoum, O., S. Von Caemmerer, L.H. Ziska and J.P. Conroy (2000). The growth response of C₄ plants to rising atmospheric CO₂ partial pressure: a reassessment. *Plant Cell Environ.* 23: 931–942.
- Ghannoum, O., J.P. Conroy, S.P. Driscoll, M.J. Paul, C.H. Foyer and D.W. Lawlor (2003). Non-stomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C₄ grasses. *New Phytol.* 159: 835–844.
- Ghannoum, O. (2009). C₄ photosynthesis and water stress. *Annals Bot.* 103: 635–644.
- Garcia-Mata, C. and L. Lamattina (2009). Nitric Oxide Induces Stomatal Closure and Enhances the Adaptive Plant Responses against Drought Stress. *Plant Physiology* 150: 531-537.
- Gimenez, C., V.J. Mitchell and D.W. Lawlor (1992). Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiol.* 98: 516-524.
- Golombek, S. (2003). Effect of drought on gas exchange and carbon metabolism in pearl millet. In: *Technological and Institutional Innovations for Sustainable Rural Development*. Deutsche Tropentag, October 8-10, 2003- Göttingen. p: 339-348.
- Grzesiak, M.T., S. Grzesiak and A. Skoczowski (2006). Changes of leaf water potential and gas exchange during and after drought in triticale and maize genotypes differing in drought tolerance. *Photosynthetica* 44: 561–568.
- Guan, X.Q., S.J. Zhao, D.Q. Li and H.R. Shu (2004). Photoprotective function of photorespiration in several grapevine cultivars under drought stress. *Photosynthetica* 42: 31-36.
- Gupta, S.A. and G.A. Berkowitz (1987) Osmotic adjustment, symplast volume, and non stomatally mediated water stress inhibition of photosynthesis in wheat. *Plant Physiol.* 87: 1040–1047.



- Hayano-Kanashiro, C., C. Calderon-Vazquez, E. Ibarra-Laclette, L. Herrera-Estrella and J. Simpson (2009). Analysis of gene expression and physiological responses in three Mexican maize landraces under drought stress and recovery irrigation. *PLoS One* 4: 7531–7531.
- Huang, D., W. Wu, S.R. Abrams and A.J. Cutler (2008). The relationship of drought-related gene expression in *Arabidopsis thaliana* to hormonal and environmental factors. *J. Exp. Bot.* 59: 2991–3007.
- Hufstetler, E.V., H.R. Boerma, T.E. Carter and H.J. Earl (2007). Genotypic variation for three physiological traits affecting drought tolerance in soybean. *Crop Sci.* 47: 25–35.
- Huygens, H. and P. Vandecasteele (1992). On-line CO₂ analysis for determination of cold tolerance in green house plants using a temperature controlled leaf chamber. *Acta Hort.* 304: 143-150.
- IPCC. (2007). Technical Summary. In: Solomon S, Qin D, Manning M et al., eds. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge: Cambridge University Press, 996 p.
- Ismail, S.M. (2012). Optimizing productivity and irrigation water use efficiency of pearl millet as a forage crop in arid regions under different irrigation methods and stress. *African Journal of Agricultural Research*, 7(16): 2509-2518.
- Jaleel, C.A., P. Manivannan, A. Wahid, M. Farooq, H.J. Al-Juburi, R. Somasundaram and R. Panneerselvam (2009). Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. *Int. J. Agr. Biol.* 11:100-105.
- Kalapos, T., R. van den Boogaard and H. Lambers (1996). Effect of soil drying on growth, biomass allocation and leaf gas exchange of two annual grass species. *Plant and Soil*, 185: 137-149
- Kang, J., J.U. Hwang, M. Lee, Y.Y. Kim, M. Assmann, E. Martinoia and Y. Lee (2010). PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* 107: 2355-2360
- Katerji, N. and O. Bethenod (1997). Comparaison du comportement hydrique et de la capacité photosynthétique du maïs et du tournesol en conditions de contrainte hydrique. Conclusions sur l'efficacité de l'eau. *Agronomie* 17: 17-24.
- Kholova, J., C.T. Hash, A. Kakkera, M. Kocova and V. Vincent Vadez (2010). Constitutive water-conserving mechanisms are correlated with the terminal drought tolerance of pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.] *J. Exp. Bot.* 61 (2): 369–377.
- Kirschbaum, M.U.F. (1988). Recovery of photosynthesis from water stress in *Eucalyptus pauciflora* – a process in two stages. *Plant, Cell Environ.* 11: 685–694.
- Kramer, J.P. and J.S. Boyer (1995). Growth. In water relations of Plants and Soils. (eds Kramer JP and Boyer JS), pp 344-376. Academic Press, San Diego.
- Kudoyarova, G., S. Veselova, W. Hartung, R. Farhutdinov, D. Veselov and G. Sharipova (2011). Involvement of root ABA and hydraulic conductivity in the control of water relations in wheat plants exposed to increased evaporative demand. *Planta* 233: 87-94.
- Lal, A. and G.E. Edwards (1996). Analysis of inhibition of photosynthesis under water stress in the C₄ species *Amaranthus cruentus* and *Zea mays*: electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity. *Functional Plant Biol.* 23: 403–412.
- Lawlor, D.W. (2002). Limitation to photosynthesis to water stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Bot.* 89: 871-885.
- Lawlor, D.W. and G. Cornic (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.* 25: 275-294.
- Lawlor, D.W. and W. Tezara (2009). Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, 103: 561–579.



- Leakey, A.D.B., C.J. Bernacchi, F.G. Dohleman, D.R. Ort and S. Long (2004). Will photosynthesis of maize (*Zea mays*) in the US Corn Belt increase in future [CO₂] rich atmosphere? An analysis of diurnal courses of CO₂ uptake under free-air concentration enrichment. *Global Change Biol.* 10: 951–962.
- Li, S., S.R. Pezeshki and S. Goodwin (2004). Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in Cattail (*Typha latifolia*). *Acta oecol.* 25: 17-22
- Mahdhi, N., M. Sghaier and M.S. Bachtta (2011). Water use and technical efficiencies in private irrigated perimeters in South-Eastern of Tunisia. *Emir. J. Food Agric.*, 23 (5): 440-451
- Maiti, R. and H.G. Rodriguez (2010). Pearl millet: potential alternative for grain and forage for livestock in semi-arid regions of Mexico. *Int. J. Biol. Sc. Mex.* 1(1): 45-47.
- Masle, J., S.R. Gilmore and G.D. Farquhar (2005). The ERECTA gene regulates. *Plant* 436: 860–870.
- Massacci, A., A. Battistelli and F. Loreto (1996). Effect of drought stress on photosynthetic characteristics, growth and sugar accumulation of field-grown sweet sorghum. *Aust. J. Plant. Physiol.* 23: 331-340
- Maxwell, K. and G.N. Johnson (2000). Chlorophyll fluorescence. A practical guide. *J. Exp. Bot.* 51: 659-668.
- Meyer, P. and H. Alston (1978). Wheat response to seminal root geometry and subsoil water. *Agr. J.* 70: 981-986.
- Nagaz, K., M.M. Masmoudi and N. Ben Mechlia (2010). Millet production under different irrigation strategies with saline water in arid land conditions of Tunisia. *Research Journal of Soil and Water Management* 1:15- 20.
- Neill, S.J., R. Desikan, A. Clarke, R.D. Hurst and J.T. Hancock (2002). Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants. *J. Exp. Bot.* 53: 1237-1247.
- Nepomuceno, A.L., D.M. Oosterhuis and J.M. Stewart (1998). Physiological responses of cotton leaves and roots to water deficit induced by polyethylene glycol. *Environ. Exp. Bot.* 40: 29–41
- Newman, Y., E.D. Jennings, J. Vendramini and A. Blount (2010). Pearl millet (*Pennisetum glaucum*): Overview and management. SS-AGR-337, one of a series of the Agronomy Department, Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida.
- Palta, J.A., T. Kobata, N.C. Turner and I.R. Fillery (1994). Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficits. *Crop Sci.* 34: 118-124.
- Pinheiro, C. and M.M. Chaves (2011). Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *J. Exp. Bot.* 62: 869–882.
- Radhouane, L. (2008a). Effet du stress salin sur la germination, la croissance et la production en grains chez quelques écotypes de mil (*Pennisetum glaucum* L. R. Br.) autochtones de Tunisie. *Comptes Rendus Biologies*, 331(4): 278- 286.
- Radhouane, L. (2008b). Corrélation entre le stade germination et le stade adulte en présence de stress hydrique chez quelques écotypes autochtones tunisiens de mil (*Pennisetum glaucum* L. R. Br.) *Comptes Rendus Biologies*, 331(8): 623- 630.
- Rayand, J.D. and T.R. Sinclair (1997). Stomatal closure of maize hybrids in response to soil drying. *Crop Sci.* 37: 803-807.
- Ripley, B.S., M.E. Gilbert, D.G. Ibrahim and C.P. Osborne (2007). Drought constraints on C₄ photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C₃ and C₄ subspecies of *Alloteropsis semialata*. *J. Exp. Botany* 58: 1351–1363.
- Ripley, B., K. Frole and M. Gilbert (2010). Differences in drought sensitivities and photosynthetic limitations between co-occurring C₃ and C₄ (NADP-ME) Panicoid grasses. *Annals of Botany* 105: 493–503.
- Saccardy, K., G. Cornic and J. Brulfert (1996). A. Reyss, Effect of drought stress on net CO₂ uptake in Zea leaves. *Planta*, 199: 589–595.
- Sauter, A., W.J. Davies and W. Hartung (1991). The long-distance abscisic acid signal in the droughted the fate of the hormone on its way



- from root to shoot. *J. Exp. Botany* 52: 1991-1997.
- Scholander, P.F., H.T. Hummel, E.D. Bradstreet and A. Hennigsen (1965). Sap pressure in vascular plants. *Sciences* 148: 339-346.
- Soar, C.J., J. Speirs, S.M. Maffei, A.B. Penrose, M.G. McCarthy, and B.R. Loveys (2006). Grapevine varieties Shiraz and Grenache differ in their stomatal response to VPD: apparent links with ABA physiology and gene expression in leaf tissue. *Austr. J. of Grape & Wine Res.* 12: 2-11.
- Soar, C.J. and B.R. Loveys (2007). The effect of changing patterns in soil-moisture availability on grapevine root distribution, and viticultural implications for converting full-cover irrigation into a point-source irrigation system. *Austr. J. Grape & Wine Res.* 13: 2-13.
- Sofo, A., B. Dichio, C. Xiloyannis and A. Masia (2004). Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree. *Plant Sci.* 166: 293-302.
- Tardieu, F., J. Zhang and D.J.G. Gowing (1993). A model of stomatal control by both ABA concentration in the xylem sap and leaf water status. Test of the model and of alternative mechanisms for droughted and ABA-fed field-grown maize. *Plant Cell Environ.* 16: 413-420
- Tardieu, F. and A. Simoneau (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.* 49: 419-432.
- Slatyer, R.O. (1967). *Plant Water Relationships*. Academic press. London. New-York, 366 pp.
- Tardieu, F. (2005). Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress. *C. R. Géoscience* 337: 57-67.
- Tinus, R.W. (1974). Impact of the CO₂ requirement on plant water use. *Agric Meteorol.* 4: 99-112.
- Ullah, I., M. Rahmana, M. Ashraf and Y. Zafara (2008). Genotypic variation for drought tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.): Leaf gas exchange and productivity. *Flora* 203: 105-115
- Vadez, V. and T.R. Sinclair (2001). Leaf ureide degradation and N₂ fixation tolerance to water deficit in soybean. *J. Exp. Botany* 52: 153-159.
- Warren, C.R. (2008). Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: the forgotten role of the internal conductance to CO₂ transfer. *J. Exp. Botany* 59: 1475-1487.
- Westhoff, P. and U. Gowik (2010). Evolution of C4 photosynthesis—looking for the master switch. *Plant Physiol.* 154: 598-601.
- Williams, D. G., V. Gempko, A. Fravolini, S.W. Leavitt, G.W. Wall and B.A. Kimball (2001). Carbon isotope discrimination by *Sorghum bicolor* under CO₂ enrichment and drought. *New Phytol.* 150: 285-293
- Yokota, A., K. Takahara and K. Akashi (2006). *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Madhava Rao, K.V.; Raghavendra, A.S.; Janardhan Reddy, K. (eds.), pp. 15-39
- Zhang, X., L. Zhang, F.C. Dong, J.F. Gao, D.W. Galbraith and C.P. Song (2001). Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Physiol.* 126: 1438-1448