



UNIVERSITE D'ABOMEY-CALAVI (BENIN)

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE



THESE

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE D'ABOMEY-CALAVI

Spécialité: Sciences de la Vie

Option : Génétique et Amélioration des plantes

Numéro d'enregistrement : 133

**Identification des mécanismes physiologiques et génétiques
intervenant dans la tolérance à la sécheresse à partir de
l'évaluation de caractères secondaires : cas du riz de bas-fond**

Présentée par

Kadougoudiou Abdourasmane KONATE

Soutenu publiquement le 28 Janvier 2017 devant le jury composé de :

Paulin AZOKPOTA	Professeur Titulaire, Université d'Abomey-Calavi, Bénin	Président
Ambaliou SANNI	Professeur Titulaire, Université d'Abomey-Calavi, Bénin	Directeur
Alain AUDEBERT	Directeur de Recherche, CIRAD, Thiès Sénégal	Co-Directeur
Michel ZOZOU	Professeur Titulaire, Université Felix Houphouët Boigny, Côte d'Ivoire	Rapporteur
M'bi Bertin ZAGRE	Maître de Recherche, INERA Ouagadougou, Burkina Faso	Examineur

Année académique 2016 -2017

TABLE DE MATIERES

TABLE DE MATIERES	I
DEDICACE	VI
REMERCIEMENTS	VII
LISTE DES TABLEAUX.....	IX
LISTE DES FIGURES	X
LISTE DES PLANCHES	X
SIGLES ET ABBREVIATIONS.....	XI
RESUME	XII
ABSTRACT.....	XIV
INTRODUCTION GENERALE	1
CONTEXTE ET JUSTIFICATION	6
PREMIERE PARTIE : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	10
I. CONNAISSANCE GENERALE SUR LE RIZ.....	11
1.1. ORIGINE ET CLASSIFICATION	11
1.1.1. Origine et distribution du riz.....	11
1.1.1.1. Morphologie du riz.....	12
1.1.1.2. Racines.....	12
1.1.1.3. Tige.....	12
1.1.1.4. Feuilles.....	13
1.1.1.5. Inflorescence	13
1.1.1.6. Grain ou paddy.....	14
1.1.1.7.1. Phase végétative	14
1.1.1.7.2. Phase reproductive	14
1.1.1.7.3. Phase de maturation du grain.....	15
1.1.2. Exigences du riz.....	15
1.1.2.1. Exigences écologiques du riz	15
1.1.2.2. Exigences climatiques.....	15
1.1.2.3. Exigences édaphiques	15
1.2. IMPORTANCE ET PRODUCTION	16
1.3. CONTRAINTES DE LA RIZICULTURE	18
1.3.1. Ressource en eau et l'agriculture	18
1.3.2. Stress hydrique et ses conséquences	19

1.3.3. Tolérance à la sécheresse	21
1.4. TELEDETECTION EN AGRICULTURE	22
1.4.1. Signature spectrale visible	23
1.4.2. Thermographie infrarouge	23
1.4.3. Photosynthèse.....	25
1.4.3.1. Mécanisme de la photosynthèse.....	25
1.4.3.2. Lieu de la photosynthèse	26
1.4.3.3. Photosynthèse et la fluorimétrie	28
1.4.3.4. Principe du diagnostic du stress hydrique par fluorimétrie	28
1.5. CARTOGRAPHIE QTL.....	30
1.5.1. Cartographie de QTL par analyse de liaison	30
1.5.1.1. Principe.....	30
1.5.1.2. Détection de QTL par les méthodes d'analyses classiques	31
1.5.2. Cartographie de QTL par analyse associative : génétique d'association.....	33
1.5.2.1. Principe	33
1.5.2.2. Approche gène-candidat.....	34
1.5.2.3. Approche genome entier (Genome Wide Scan & Genome Wide Association Study)	35
1.5.2.3. Approches intégratives « cartographie QTL - génétique d'association »	35
1.5.3. Cartographie QTL pour la résistance à la sécheresse du riz.....	37

DEUXIEME PARTIE : DETECTION DU STRESS HYDRIQUE PAR THERMOGRAPHIE INFRAROUGE ET PAR FLUORIMETRIE..... 40

INTRODUCTION..... 41

I. MATERIEL ET METHODOLOGIE 42

1.1. SITES D'ETUDE.....	42
1.2. MATERIEL.....	43
1.2.1. Matériel végétal	43
1.2.2. Matériel technique	43
1.3. METHODOLOGIE	44
1.3.1. Dispositifs expérimentaux	44
1.3.2. Régime hydrique et mesures des traits physiologiques	44
1.3.3. Fertilisation.....	45
1.3.4. Méthode de calcul du CWSI	45
1.3.5. Calcul du Drought Factor Index (DFI).....	46
1.3.6. Caractères agro-morphologiques.....	47
1.4. ANALYSE STATISTIQUE	47

II. RESULTATS ET DISCUSSION..... 48

2.1. RESULTATS.....	48
2.1.1. Températures foliaires des lignées	48
2.1.2. Estimation du CWSI relatif et absolu dans 4 situations différentes.....	48
2.1.3. Résultats de l'analyse de variance du CWSI et DFI dans les 4 sites d'étude	50

2.1.4. Evaluation des caractères agronomiques des géotypes à Banfora et Farako-ba	50
2.1.5. Corrélations entre le CWSI, DFI et les traits agronomiques	51
2.1.5.1. Estimation des coefficients de corrélation entre les variables	51
2.1.5.2. Analyse en Composantes Principales (ACP).....	53
2.1.6. Régression linéaire entre le rendement et CWSI, et entre le rendement et DFI	53
2.1.7. Classification Ascendante Hiérarchisée (CAH) des 20 lignées.....	54
2.2. DISCUSSION	55
CONCLUSION	57
TROISIEME PARTIE: EVALUATION ET ANALYSE DES MECANISMES INTERVENANT DANS LA GESTION DE L'EAU PAR LE RIZ DE BAS-FOND	58
INTRODUCTION.....	59
I. MATERIEL ET METHODES.....	60
1.1. SITES D'ETUDE.....	60
1.1.1. Site du Bénin.....	61
1.1.2. Sites du Burkina Faso	61
1.1.3. Site de Montpellier en France	61
1.1.4. Site d'étude des Philippines	61
1.2. MATERIEL VEGETAL	61
1.3. METHODES	62
1.3.1. Dispositifs expérimentaux.....	62
1.3.2. Conduites des expérimentations.....	64
1.3.3. Observations et collecte des données	64
1.4. ANALYSE DES DONNEES.....	67
II. RESULTATS ET DISCUSSION.....	68
2.1. RESULTATS.....	68
2.1.1. Courbe de distribution des lignées en fonction des variables étudiées	68
2.1.2. Analyse de variance des variables étudiées.....	70
2.1.3. Corrélations entre les traits étudiés	73
2.1.3.1. Analyse en Composantes Principales des variables observées	73
2.1.3.1.1 Corrélation des variables sur les axes F1 et F2.....	73
2.1.3.1.2. Répartition des 20 lignées sur les axes F1 et F2	73
2.1.3.1.3. Corrélation entre les variables sur les axes F1 et F3.....	74
2.1.3.1.4. Répartition des 20 lignées sur les axes F1 et F3	75
2.1.3.2. Estimation des coefficients de corrélation entre les variables étudiées sur les axes F1, F2 et F3	75
2.1.4. Etudes des mécanismes d'adaptation au stress hydrique de 4 variétés contrastées	79
2.2. DISCUSSION	80

CONCLUSION	82
QUATRIEME PARTIE : ANALYSE GENETIQUE ET IDENTIFICATION DE QTLs ASSOCIES A LA TOLERANCE A LA SECHERESSE DU RIZ.....	83
INTRODUCTION.....	84
MATERIEL ET METHODES	85
1.1. SITES D'ETUDE	85
1.2. MATERIEL VEGETAL.....	87
1.3. METHODES.....	87
1.3.1. Expérimentation	87
1.3.2. Paramètres phénotypiques étudiés.....	87
1.3.3. Génotypage de la population de lignées recombinantes (RILs).....	88
1.4. ANALYSE STATISTIQUE	90
1.4.1. Analyse des données phénotypiques	90
1.4.2. Analyse d'association et détection de QTLs.....	91
RESULTATS ET DISCUSSION	92
1.5. RESULTATS	92
1.5.1. Etude de la variabilité génétique des caractères étudiés	92
1.5.1.1. Analyse de variance des caractères étudiés.....	92
1.5.1.2. Estimation des variables génétiques des caractères	93
1.5.1.3. Fréquence de distribution des données	94
1.5.2. Génotypage des lignées parentales et des lignées recombinantes (RIL).....	96
1.5.2.1. Identification de marqueurs SNPs associés aux traits agronomiques du riz en condition de sécheresse.....	96
1.5.2.1.1. Cycle semi-épiaison	96
1.5.2.1.2. Cycle semi maturité et le pourcentage d'épillets fertiles	98
1.5.2.1.3. Tallage et le nombre de panicule/m ²	99
1.5.2.1.4. Biomasse	101
1.5.2.1.5. Rendement et le poids de 1000 graines	101
1.5.2.2. Identification des marqueurs SNPs associés aux traits morphologiques du riz en condition de stress hydrique.....	103
1.5.2.2.1. Hauteur de la plante et la longueur paniculaire	103
1.5.2.2.2. Longueur et largeur de la feuille paniculaire	105
1.5.2.3. Identification de marqueurs SNPs associés au Crops Water Stress Index et au Drought Factor Index.....	106
1.5.3. Identification de QTLs liés aux traits agro-morphologiques du riz en condition de sécheresse	109
1.6. DISCUSSION.....	112
1.6.1. Variabilité génétique	112
1.6.2. Identification de marqueurs moléculaires associés aux traits sous stress hydrique	114
1.6.3. Identification de QTL pour la tolérance à la sécheresse	115

CONCLUSION	116
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	117
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	117
ANNEXES	117

DEDICACE

A mon très cher père,

Korito KONATE

Je dédie ce mémoire.

REMERCIEMENTS

Au terme de ce travail, je voudrais exprimer toute ma gratitude aux Institutions et aux personnages qui ont contribué à sa réalisation. Avant tout propos, je rends grâce à Dieu Tout Puissant pour la santé, la protection et le courage qu'il m'a donné tout au long de ce parcours. Ma reconnaissance et mes remerciements s'adressent particulièrement :

- A Generation Challenge Program pour le financement de cette thèse
- au Pr Ambaliou SANNI de l'Université d'Abomey-Calavi au Bénin, mon Directeur de thèse pour avoir accepté de diriger le présent travail malgré ses multiples occupations administratives. Il a été d'un secours inestimable pour la concrétisation de cette étude. Je lui exprime ma profonde gratitude
- au Dr Alain AUDEBERT, mon Co-directeur de thèse qui, par son encadrement, sa rigueur scientifique, son contact facile, son soutien et ses multiples et précieux conseils mon permis la réalisation de la présente thèse. En plus de ses qualités scientifiques, j'ai découvert une personne de grande qualité humaine qui se bat pour ses idées sans jamais renoncer. Je suis fier d'avoir été son Doctorant. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude pour m'avoir guidé tout au long de cette recherche.
- au Directeur Général d'AfricaRice Dr Harold Roy - MACAULEY pour m'avoir accepté au sein de son institut pour mener la présente étude.
- au Directeur de l'Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles (INERA) du Burkina Faso Dr Hamidou TRAORE pour m'avoir autorisé à mener cette étude.
- au Directeur Régional de Recherches Environnementales et Agricoles de l'Ouest, Chef de Programme riz et riziculture, Dr Ibrahima OUEDRAOGO pour son soutien et ses judicieux conseils.
- J'exprime mes vifs remerciements au Dr. Marie Noëlle NDJIONDJOP, Responsable du Laboratoire de Biotechnologie et de la Banque de gènes d'AfricaRice et coordonnatrice du régionale du projet Rice Challenge Initiative pour la caractérisation moléculaire et le suivi de ce travail malgré ses multiples charges.
- Je remercie sincèrement le Pr. Alexandre DANSI ANAGONOU, Spécialiste des ressources phylogénétiques et amélioration des plantes de l'Université Université d'Abomey-Calavi, Bénin pour son appui permanent et ses conseils lors des points thèse et d'avoir accepté présidé le jury de la présente thèse.
- Merci au Pr Paulin AZOKPOTA de l'Université d'Abomey-Calavi, pour avoir accepté de présider le jury qui a jugé ce présent travail.

- Je tiens à remercier Pr Michel ZOUZOU et Dr M'bi Bertin ZAGRE qui m'ont fait l'honneur de juger ce travail.
- Je remercie feu Dr Dona DAKOUO, qui nous a quitté le 07 Janvier 2017. Paix à son âme.
- Je remercie Dr Drissa HEMA, et Moussa SIE pour leurs conseils et soutiens permanents.
- Merci à toutes les équipes du CIRAD qui se reconnaîtront ici et particulièrement Sandrine ROQUES et Denis FABRE.
- Un grand merci à Audrey DARDOU pour sa franche collaboration et son appui permanent. Je lui exprime ma profonde sympathie et lui souhaite beaucoup de bien.
- Je tiens à remercier Mr Abdoulaye SAWADOGO Directeur Général de NAFASO pour son soutien permanent.
- Un grand merci également au Dr Adama ZEBA, pour son soutien inestimable. Je lui suis très reconnaissant.
- Merci au Dr Adama ZONGO, pour son apport considérable à la réalisation de ce présent travail.
- Je tiens à remercier Dr Timoléon KAMBOU, JF.Sansan KAMBOU, Macaire S Ouédraogo., Louis P YAMEOGO, Drissa SEREME et Issa WONI. Je leur exprime ma profonde sympathie. Qu'ils trouvent ici toute mon amitié.
- J'adresse mes sincères remerciements au Dr. Ibnou DIENG, biométricien à AfricaRice pour sa disponibilité et son aide pendant les analyses de données.
- J'exprime ma reconnaissance à toute l'équipe de la formation d'AfricaRice, en particulier Lucie Dalie pour son aide et son soutien permanent.
- J'adresse mes remerciements aux Dr. Mounirou SOW, David MONTCHO, Honoré KAM, Gustave DJEDATIN, Nasser YAO, Sikirou MOURITALA, Augustin KOUDAMILORO, Carline SANTOS pour les conseils et leur disponibilité permanente.
- Un grand merci à Messieurs Foussemi CISSE et Jean Rodrigue SANGARE pour leurs soutiens permanent.
- Je remercie toute l'équipe du Programme Riz de l'INERA pour les multiples soutiens et conseils.
- Je témoigne ma gratitude à mon épouse Myriam M. KONATE/HEBIE et à mes fils Khaled et Mounir qui ont beaucoup manqués de mon affection durant mes absences, merci pour votre compréhension.
- Je remercie mes frères et sœurs Issouf, Adiara, Fatimata et Zahanna qui ont toujours été tout près de moi pendant les moments les plus difficiles.
- Enfin je m'excuse de ne pas réussir à citer tous ceux qui m'ont aidé au cours de ce travail.

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I: Méthodes d'analyse QTL et leurs caractéristiques	33
Tableau II: Avantages et inconvénients des différentes méthodes de détection QTL.....	37
Tableau III: liste des 20 lignées utilisées.....	43
Tableau IV: Analyse de variance des variables CWSI et DFI en 2013 et 2014.....	50
Tableau V: ANOVA des traits agronomiques Banfora et à Farako-Ba (2014).....	51
Tableau VI: Coefficient de corrélation de Pearson entre les variables.....	52
Tableau VII: Détails des expérimentations conduites en 2013 et 2014 par site.....	62
Tableau VIII: Résultats de l'analyse de variance de tous les variables étudiées montrant les valeurs moyennes enregistrées par les lignées.....	72
Tableau IX: Coefficients de corrélation de Pearson entre les 23 variables sur les axes F1 et F2	77
Tableau X: Coefficients de corrélation de Pearson entre les 23 variables sur les axes F1 et F3.....	78
Tableau XI: Analyse de variance de tous les caractères étudiés	92
Tableau XII: Estimation des paramètres génétiques pour tous les caractères étudiés.....	94
Tableau XIII: Marqueurs SNPs associés au cycle semi-épiaison en condition de stress hydrique	97
Tableau XIV: Marqueurs associés au cycle semis maturité et au pourcentage d'épillets fertiles sous l'effet de la sécheresse.....	99
Tableau XV: marqueurs moléculaires associés au tallage et au nombre de panicule/5 poquets sous stress hydrique.....	100
Tableau XVI: marqueurs moléculaires associé à la biomasse sous l'effet de la sécheresse	101
Tableau XVII: marqueurs moléculaires associés au rendement et au poids de 1000 graines	102
Tableau XVIII: marqueurs moléculaire associés à la hauteur de la plante et à la longueur de la panicule sous stress hydrique.....	104
Tableau XIX: marqueurs moléculaire associés à la longueur et à la largeur de la feuille paniculaire sous l'effet de la sécheresse.....	105
Tableau XX: marqueurs moléculaires SNP associés au CWSI et au DFI sous l'effet de stress hydrique	107
Tableau XXI: QTLs associés aux traits agro-morphologiques du riz sous l'effet de la sécheresse	109

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Plant du riz.....	12
Figure 2: Différentes parties d'un épillet du riz.....	13
Figure 3: Production du riz dans le monde.....	17
Figure 4: Représentation des chloroplastes cellulaires.....	26
Figure 5: Mécanisme de transfert d'électrons et d'oxydation à travers la membrane thylakoïdale.....	27
Figure 6: Courbe d'induction de fluorescence.....	29
Figure 7: Types de populations biparentales utilisés pour la cartographie QTL.....	31
Figure 8: Cartographie des sites d'étude du Burkina Faso et de la France.....	42
Figure 9: Représentation graphique du calcul du CWSI.....	46
Figure 10: Box-plots des températures foliaires des 20 lignées.....	48
Figure 11: Relation entre le déficit de pression saturante (VPD, en kPa) et la température du couvert.....	49
Figure 12: Corrélation entre le déficit de pression saturante (VPD kPa) et la température du couvert végétal.....	50
Figure 13: Relation entre les valeurs de CWSI et DFI des trois sites d'étude.....	52
Figure 14: Analyse en composantes principales des variables physio-agronomiques sur les axes F1 et F2.....	53
Figure 15: Régression linéaire entre le rendement et le CWSI et DFI.....	54
Figure 16: Dendrogrammes de la Classification Ascendante Hiérarchisée des 20 lignées.....	55
Figure 17: Localisation des sites d'étude au Bénin, au Burkina Faso, en France et aux Philippines....	60
Figure 18: Courbes de distribution des variables étudiées.....	69
Figure 19: Analyse en composante principale montrant la répartition des variables (a) et des lignées(b) sur les axes F1 et F2.....	74
Figure 20: Analyse en composante principale montrant la répartition des variables (a) et des lignées (b) sur les axes F1 et F3.....	75
Figure 21: Analyse en composante principale montrant la répartition des variables et les 4 lignées sur les axes F1 et F.....	79
Figure 22: Cartographie des sites d'étude de Banfora, Longorola et Cotonou.....	86
Figure 23: Courbe de distribution de fréquence des lignées recombinantes IR64 x ITA212 pour tous les traits étudiés.....	95
Figure 24: Manhattan plot du CWSI (A) et du DFI (B) représentant le $-\log_{10}p$ en fonction de la position génomique du marqueur.....	108
Figure 25: QQ plot de CWSI et du DFI représentant la distribution des p valeurs obtenu selon le modèle d'analyse.....	108
Figure 26: représentations graphiques des LOD score des QTLs détectés.....	110
Figure 27: cartographie montrant la localisation des QTLs identifiés.....	111

LISTE DES PLANCHES

Planche 1: Photos de la caméra infrarouge (a) et de la station météorologique (b et c).....	44
Planche 2: Photos du fluomètre (a) et du clip (b) utilisés.....	44
Planche 3: Illustration des essais n°1, n°5, n°6 et n°7.....	63

SIGLES ET ABREVIATIONS

ADN: Acide désoxyribonucléique

ADRAO : Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest

ANOVA : Analyse de Variance

Chr: Chromosome

CIM: composite interval mapping

CIRAD: Centre de Coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement

CTAB: cetyltrimethyl ammonium bromide

CWSI : Crops Water Stress Index

DFI: Drought Factor Index

EDTA: Éthylène diamine tétra-acétate

FAO : Fonds des Nations Unies pour l'Agriculture

GA : Gain génétique

GAM : Gain génétique attendue par rapport à la moyenne

GCV: Coefficient de variation génotypique

GLM: General Linear Model

GWAS: Genome Wide Association Study

H²% : Pourcentage d'héritabilité au sens large

ICIM: Inclusive composite interval mapping

INERA : Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles

KASP: Kompetitive Allele Specific PCR

LGC: Laboratory of the Government Chemist

LOD: Logarithm of the Odds Ratio

NPK : Azote, Phosphore, Potassium

PCR: Réaction en chaîne par polymérase

PCV : Coefficient de variation phénotypique

QTL : Quantitative Trait Loci

R²%: Pourcentage de coefficient de variation phénotypique

RCI : République de Côte d'Ivoire

RIL : Recombinant inbred lines

SAM : Sélection Assistée par Marqueur moléculaire

SNP: Single Nucleotide Polymorphism

SSD: Single Seed Descend

SSR : Simple Sequence Repeat

RESUME

La sécheresse est l'une des contraintes majeures pour la production du riz et particulièrement pour le riz de bas-fond qui ne dépend que de la pluviométrie pour son alimentation hydrique. C'est dans le but de minimiser l'effet de la sécheresse sur la culture que s'inscrit la présente étude qui s'est étalée de 2012 à 2015. Elle consiste à étudier les mécanismes de gestion de l'eau par la plante du riz et d'identifier les QTLs pour la tolérance à la sécheresse. Pour atteindre cet objectif, les investigations suivantes ont été initiées : (i) évaluer une méthode de phénotypage à haut débit par utilisation de la thermographie infrarouge et la fluorimétrie; (ii) étudier les mécanismes de gestion de l'eau par le riz de bas-fond en condition de stress hydrique ; (iii) identifier les QTLs associés aux traits agro-morphologiques et physiologiques sous l'effet de la sécheresse. Initialement la méthode de phénotypage utilisant la thermographie infra-rouge et fluorimétrie a été testée et validée sur 20 lignées issues du croisement IR64 x B6144F-MR-6-0-0, sous deux traitements (stress hydrique et non stressé) et dans 4 environnements différents. Il ressort de cette étude, l'intérêt d'utiliser ces techniques à condition de normaliser les résultats bruts de la température du couvert végétal et de la fluorescence. Ces normalisations (Crop Water Stress Index-CWSI-pour la température du couvert et Drought Factor index -DFI- pour la fluorimétrie) nécessitent des traitements témoins et utilisent des courbes de référence communes à plusieurs environnements. La thermographie infrarouge et la fluorescence chlorophyllienne se sont révélées être des outils efficaces pour la mesure du stress hydrique chez le riz. Les résultats montrent que le stress hydrique affecte la température foliaire et l'activité photosynthétique et confirment que si la contrainte est appliquée pendant la phase de reproduction, elle impacte négativement la production. La combinaison de ces 2 indices a permis d'identifier la lignée IRB-MR-412 tolérante à la sécheresse avec une performance agronomique comparable au témoin résistant Apo. De l'étude des mécanismes de gestion de l'eau par la plante, il ressort que les 2 lignées tolérantes (IRB-MR-412 et Apo) ont des modes de gestion de la contrainte différents. Apo cherche à maintenir un bon niveau de transpiration avec une forte capacité d'extraction alors que IRB-MR-412 met en place une adaptation qui porte sur l'économie d'eau (avec un système racinaire dense et profond et une bonne régulation de la transpiration au niveau aérien). Une étude d'association a été réalisée sur une population de 250 lignées issues du croisement IR64 x ITA212 en utilisant ces méthodes de phénotypage. De fortes héritabilités sont été obtenues avec le cycle semi épiaison, cycle semi maturité, hauteur de la plante, biomasse et le rendement et des valeurs modérées avec le DFI et CWSI. Au total 7 QTLs ont été identifiés en condition de stress hydrique. Ils sont associés au cycle semi épiaison, cycle semi maturité, hauteur de la plante, largeur de la feuille paniculaire,

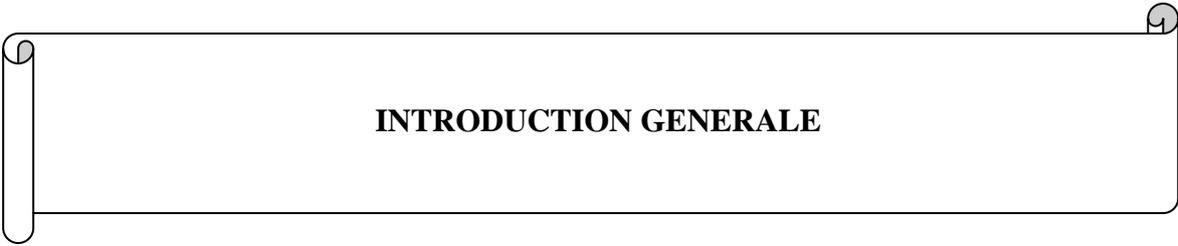
pourcentage d'épillets fertiles, longueur de la panicule et la biomasse. Ces QTLs identifiés peuvent dorénavant être utilisés dans les programmes de sélection assistée par marqueur pour sélectionner des génotypes du riz pour la tolérance à la sécheresse.

Mots clés : Riz, bas-fonds, sécheresse, thermographie infrarouge, fluorescence, rendement, SNPs, QTLs.

ABSTRACT

Drought is one of the major constraints for rice production. Lowland rice only depends on rainfall for its water supply. Therefore it suffers frequently of drought. In order to minimize the effect of drought on this crop that this study was undertaken from 2012 to 2015. It involves studying water management mechanisms by rice plant under water stress conditions and identifies QTLs associated to drought tolerance. To achieve these objectives, the following investigations were initiated: (i) evaluating a high-throughput phenotyping method using infrared thermography and fluorimetry, (ii) study water management mechanisms by lowland rice under water stress condition, (iii) identify QTLs associated to lowland rice agromorphological and physiological traits under drought. Initially 20 recombinant inbred lines derived from IR64 x B6144F -M-6-0-0 were phenotyped by infrared thermography and fluorimetry method using two treatments (stress and control) in four locations. According to this study, it is benefits to use a common baseline for thermography measurements in several locations; thereby allowing harmonizing the Crops Water Stress Index (CWSI) estimation method. The results show that during the reproductive stage, water stress affects leaf temperature and indirectly on CWSI and Drought Factor Index (DFI); which negatively impact the yield of genotypes. Combining the two index (CWSI and DFI) estimates we identified the line IRB-MR-421 as tolerant to drought with high yield like the tolerant check variety (Apo). Finally the phenotyping method based on Infrared thermography and chlorophyll fluorescence was found to be effective tools for early detection of water stress on rice lowland. From the study of water management mechanisms by rice plant, it appears that the two tolerant lines (NRC-MR-412 and Apo) have different operating modes. Apo variety is characterized by a well-developed vegetative part with a high capacity for water extraction. NRC-MR-414 is characterized by a dense and deep root system and loses less water during leaf transpiration. A set of 250 recombinant inbred lines (RILs) from the cross between rice parental cultivar IR64 and ITA212 was used for genetic study. High heritability in broad sense were observed for day to 50% heading, day to 80% maturity, plant height, biomass and yield and moderates values were recorded by DFI and CWSI. Seven QTLs were identified associated to day to 50% heading, day to 80% maturity, Biomass, flag leaf width, plant height, panicle length and percentage of fertile spikelet. The QTLs identified in this study could be employed in genomics-assisted breeding for selection drought tolerant genotypes in rice breeding.

Key words: lowland rice, drought, infrared thermography, fluorimetry, yield, SNPs QTL



INTRODUCTION GENERALE

Le riz est un élément fondamental de l'alimentation de nombreuses populations du monde, notamment en Amérique du Sud, en Afrique et en Asie. C'est la première céréale mondiale pour l'alimentation humaine, la deuxième après le maïs pour le tonnage récolté.

La production mondiale est estimée à 745 millions de tonnes de paddy (497 millions de tonnes, équivalent riz usiné), sur environ 168 million d'hectares (FAO, 2015).

En Afrique, le riz constitue dans beaucoup de régions l'aliment de base; sa consommation ne fait que croître suite au changement des habitudes alimentaires surtout en milieu urbain et à une forte croissance démographique (AfricaRice, 2010). La population de l'Afrique subsaharienne devrait plus que doubler d'ici à 2050 pour atteindre deux (02) milliards d'habitants alors qu'elle n'était que de 800 millions en 2010 (PNUD, 2012). La consommation totale de riz en Afrique subsaharienne devrait passer de 20 à 48 millions de tonnes en 2050, une hypothèse de croissance de 1,5% par an (Agrimonde, 2009). En Afrique de l'Ouest la production est d'environ 53 161 972 tonnes (FAO, 2013). Cette production couvre environ 60% de la consommation totale de l'Afrique. La région est donc dépendante des importations. La production se fait de manière extensive et à faible apport d'intrants.

Au Burkina Faso, la production rizicole se situe au quatrième rang parmi les céréales produites tant du point de vue des superficies que de la production après le maïs, le sorgho et le mil. La production nationale de riz du pays demeure faible et ne couvre que 47% des besoins du pays en riz, le reste étant assuré par les importations occasionnant ainsi une sortie importante de devises (SNDR, 2011).

Trois types de rizicultures y sont pratiqués dont les rizicultures de bas-fond, irriguée et de plateau. L'examen de ces trois modes de production pratiqués au Burkina Faso indique qu'il existe un grand potentiel d'accroissement des superficies, notamment en riziculture de bas-fond et en riziculture pluviale stricte. Le Burkina Faso produit environs les 2/3 de sa consommation en riz qui est d'environ 300 mille tonnes de riz usiné par an.

L'accroissement de la production rizicole devrait permettre d'améliorer les revenus des producteurs, d'accroître la contribution de la filière au PIB et de réduire le déficit de la balance des paiements (SNDR, 2011). En dépit de son importance relative dans l'économie burkinabè, le secteur agricole reste confronté aux effets négatifs des aléas climatiques, de plus en plus récurrents et exacerbés par les phénomènes de réchauffement climatique (MAHRH, 2013). En effet, le risque climatique le plus préoccupant demeure celui de la sécheresse, caractérisé par des déficits pluviométriques avec des impacts néfastes sur les productions agro-sylvo-

pastorales en générale et sur la riziculture en particulier. Ces productions se caractérisent ainsi par de fortes fluctuations d'une année à l'autre.

La conséquence majeure du changement climatique pour les agricultures tropicales et sahéliennes sera l'accroissement des risques de sécheresse. Au niveau agronomique, la sécheresse est définie par tout manque d'eau qui ne permet pas aux plantes cultivées d'exprimer le rendement (ou la qualité des produits récoltés) qui serait attendu en situation favorable (Tardieu *et al.*, 2006). Le consensus est quasi général sur l'existence d'un réchauffement climatique, dont les effets sur l'agriculture sont néfastes. Cette augmentation des températures a des effets directs par des impacts sur le cycle de développement des cultures (allongement de la phase végétative) d'espèces pérennes et raccourcissement du cycle des espèces annuelles (Amigues *et al.*, 2006).

Pendant la période de sécheresse, le riz est soumis à une forte demande évaporative de l'atmosphère et à une faible disponibilité en eau du sol, surtout sur les sols superficiels de bas-fond et en l'absence d'irrigation. Dans ces conditions, le bilan hydrique des plantes peut se dégrader, provoquant des situations de déficit hydrique. Face à ces difficultés que connaît la riziculture, AfricaRice en collaboration avec les systèmes nationaux de recherche du Burkina Faso (INERA), du Mali (IER) et du Nigéria (NCRI), et avec le CIRAD et l'IRRI comme partenaires externes a initié un projet sous régional « Rice Challenge Initiative » (RCI) financé par le Generation Challenge Program (GCP). L'objectif global de ce projet est de développer des variétés de riz de bas-fond tolérantes à la sécheresse par sélection assistée par marqueurs moléculaires avec le plus haut rendement possible. Trois thèses ont été proposées par le projet, une en sélection, une en biologie moléculaire et une en physiologie. Pour cette dernière, le sujet porte sur l'identification des mécanismes physiologiques et génétiques intervenant dans la tolérance à la sécheresse à partir de l'évaluation de caractères secondaires : cas du riz de bas-fond ». L'objectif général de cette étude est de caractériser les mécanismes mis en place par la plante de riz pour optimiser la gestion de l'eau en conditions de stress hydrique.

L'Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles (INERA) en collaboration avec le Centre de riz pour l'Afrique (AfricaRice) et le Centre de Coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD) se voudrait d'être à l'écoute de leurs partenaires, que sont les producteurs.

Un nouveau programme de sélection a été initié par AfricaRice, conjointement au démarrage du projet RCI. Ce programme est basé sur l'exploitation des marqueurs moléculaires pour mener à bien une sélection récurrente assistée par marqueurs (MARS). Ce programme de

recherche a été initié au Centre AfricaRice (Cotonou, Bénin) sous financement du Challenge Program (Projet RCI). Ce programme de sélection demande au préalable le développement des méthodes de phénotypage haut débit afin de déterminer les QTL des caractères d'adaptations mis en place par les plantes. Les caractères principaux évalués pour ce programme de sélection sont le rendement et les composantes du rendement. Néanmoins il est judicieux d'y associer les caractères d'adaptation mis en place par les plantes durant les périodes de sécheresse. Ces caractères adaptatifs corrélés au rendement doivent nous permettre de mener à bien le programme de sélection. Ces méthodes doivent être suffisamment fonctionnelles pour conduire les expérimentations de phénotypage dans les trois pays africains (Burkina Faso, Mali et Nigéria).

Dans le cadre de ce travail de thèse nous nous focaliserons plus précisément sur l'évaluation et l'analyse des mécanismes intervenant dans la perte de l'eau par la plante. L'évapotranspiration des différents génotypes sera évaluée par thermographie infrarouge. Les travaux effectués dans le cadre de l'exécution de cette thèse se justifient par:

- le besoin de développer des variétés de riz tolérantes à la sécheresse avec un haut potentiel de rendement pour répondre au besoin d'autosuffisance alimentaire au Burkina Faso ;
- l'amélioration de nos connaissances sur le phénotypage du riz en conditions de stress hydrique ;
- l'amélioration de nos connaissances sur les mécanismes physiologiques de tolérances du riz à la sécheresse.

La présente étude a pour objectif principal de caractériser des stratégies qui contribuent à la tolérance des plants de riz au stress hydrique pendant la phase reproductive par thermographie infrarouge et par fluorimétrie d'une part, d'autre part de définir des traits primaires et secondaires appropriés pour soutenir les futurs programmes de sélection variétale d'autre part. La réalisation de ce projet s'appuiera sur les objectifs spécifiques suivants:

- Caractériser l'environnement de l'expérimentation par la mesure des variables sol, végétation et atmosphère;
- Mesurer l'impact du stress hydrique intervenu pendant la phase reproductive sur le rendement des différentes lignées;
- Étudier les réactions physiologiques du plant de riz face au stress hydrique à travers les variations de la température du couvert, de l'activité photosynthétique, des caractéristiques constitutives de l'anatomie des organes aériens et souterrains (densité stomates, densité des racines, diamètres des racines);

- la mesure de la température du couvert, (thermographie infrarouge) avec un indice (méthode) pour que ce caractère secondaire puisse servir à phénotyper de grandes populations de lignées;
- développer un nouvel indice de stress hydrique.

Les objectifs spécifiques sont définis du fait que la thermographie infrarouge, la fluorimétrie et l'étude du système racinaire présentent des atouts pour détecter les stress hydriques chez la plante. La mise à œuvre des hypothèses ci-dessous nous permettra de savoir pourquoi il est important de détecter le stress relié au manque d'eau du riz, quelles sont les solutions qui peuvent être apportées pour soutenir les futurs programmes de sélection.

Les objectifs spécifiques sont définis sur la base des hypothèses suivantes:

- le stress hydrique affecte significativement les variables physiologiques ;
- le stress hydrique pendant la phase reproductive entraîne une baisse de rendement du plant de riz ;
- des corrélations existent entre les mécanismes d'adaptation mis en place durant un stress hydrique et les caractéristiques constitutives de la plante.
- Les méthodologies utilisées pour le phénotypage sont adaptées au phénotypage à haut débit.

Les technologies proposées devraient être techniquement valides et économiquement réalisables. La présente thèse est structurée en quatre parties.

La première partie intitulée synthèse bibliographique montre les généralités sur le riz.

La seconde partie présente l'étude sur la détection du stress hydrique par thermographie infrarouge et par fluorimétrie.

La troisième partie porte sur l'évaluation et l'analyse des mécanismes intervenant dans la gestion de l'eau par le riz de bas-fond.

La quatrième partie procède à l'analyse génétique et à l'identification des QTLs associés à la tolérance à la sécheresse du riz. Elle est suivie d'une conclusion générale et des perspectives.



CONTEXTE ET JUSTIFICATION

Le riz est la seconde céréale la plus produite au monde et pourrait constituer l'essentiel de la portion alimentaire quotidienne de près de 4,6 milliards de personnes en 2025 (FAO, 2015). Augmenter la production de riz et le rendement des cultures est donc crucial, surtout si l'on considère les chiffres de la FAO (2015) qui estime que la production globale d'aliments doit impérativement doubler d'ici à 2050 pour que la population mondiale sans cesse grandissante puisse manger à sa faim.

Le riz occupe une place prépondérante dans l'alimentation des africains. Il représente plus de 25 % du total des céréales consommées, se plaçant au deuxième rang derrière le maïs. C'est en Afrique de l'Ouest que le riz a connu l'essor le plus important autour des 20 dernières années. Malgré les progrès observés, en termes d'extension des surfaces rizicoles et d'intensification, la production rizicole africaine reste insuffisante pour faire face aux besoins qui progressent avec la croissance démographique, l'urbanisation et l'augmentation de la consommation par habitant. Les importations de riz ont donc fortement augmenté durant les 20 dernières années, en particulier en Afrique de l'Ouest. Du fait de sa dépendance extérieure, cette région est soumise à l'instabilité des marchés internationaux. La crise des prix des denrées alimentaires en 2008 a constitué un choc conséquent qui a conduit les Etats africains vers une nouvelle politique de soutien à la production rizicole. Les poches de sécheresse liées à la mauvaise répartition spatio-temporelle de la pluviométrie ont un impact significatif sur les rendements grains du riz de bas-fond.

Les superficies du riz dans l'écologie pluviale représentent 52 millions d'hectares en Asie, 5,3 millions d'ha en Afrique et 2,8 millions d'ha en Amérique Latine. L'installation erratique des pluies entraîne souvent une instabilité des rendements qui demeurent bas (0,5-2,5t/ha) (FAO, 2015).

En riziculture de bas-fonds sans maîtrise d'eau, la production est d'abord déterminée par l'eau du sol sur laquelle les cultures sont susceptibles de s'alimenter par l'absorption racinaire pour élaborer de la biomasse végétale par le processus de la photosynthèse.

La culture du riz de bas-fond est sujette à la sécheresse qui est une contrainte multiforme s'exprimant à différents niveaux d'organisation de la plante via des réponses adaptatives déterminées par les caractéristiques du génotype (Maury *et al.*, 2011).

La sécheresse de mi-saison du régime pluviométrique bimodal de l'Afrique de l'Ouest est devenue de plus en plus intense, constituant une contrainte majeure pour les cultures strictement pluviales. Cette situation fragilise la riziculture qui y est à 80 % dépendante de la pluviométrie (Audebert *et al.*, 1999).

Le Burkina Faso a subi sévèrement les effets de la sécheresse lors de la campagne agricole 2011-2012 où il a enregistré une perte d'environ 15% de sa production totale comparée aux cinq années précédentes (<http://www.afriquinfos.com/articles/2012/>).

Au Burkina Faso, la demande globale en riz qui est de l'ordre de 300.000 tonnes par an, croît régulièrement en rapport avec la croissance démographique. Selon la Direction de la vulgarisation et de la recherche/développement (MAHRH, 2014), la consommation individuelle de cette céréale est passée de 4,5 kg/habitant/an en 1960 à 18,1 kg en 2000 avec un pic dans les grands centres urbains, soit 50 kg/habitant/an. Incapable de combler le gap manquant, le pays importe par an plus du tiers de sa consommation nationale avec des sorties annuelles en devises évaluées à plus de 40 milliards de francs CFA. Ce qui contribue fortement au déséquilibre de la balance commerciale du pays.

Paradoxalement, le Burkina Faso dispose d'un fort potentiel non encore exploité dans le domaine de la riziculture: environ 500000 ha de bas-fonds aménageables dont moins de 10% sont aujourd'hui aménagés et plus de 233 500 ha irrigables dont moins de 5% sont actuellement mis en valeur (SNDR, 2011). L'augmentation de la production nationale du riz est un enjeu stratégique pour le gouvernement au regard des mesures spécifiques prises ces dernières années et l'importance des projets et programmes s'exécutant dans la riziculture. En effet plusieurs documents de politiques nationales et d'institutions soutiennent la filière riz au Burkina Faso dans l'optique de la réalisation de l'autosuffisance en riz (MAHRH, 2013).

Au regard de cette situation, le gouvernement du Burkina Faso a entrepris une politique de subvention des engrais à 50% et des semences améliorées à 90% du prix de vente depuis 2008 en vue de booster la production nationale du riz pour satisfaire les besoins nationaux à l'horizon 2020. La production nationale de riz paddy est passée de 68,9 mille tonne en 2007 à 235,8 mille tonnes en 2008, 249 mille tonnes en 2010 (MAHRH, 2009). La projection de la production attendue en 2018 qui est de 842 065 tonnes de paddy (537 342 tonnes de riz usiné) devrait couvrir la demande nationale projetée (466 000 tonnes de riz usiné) en 2018 (MAHRH, 2011). C'est au vu de ce paradoxe qu'il est nécessaire de s'interroger d'avantage sur la problématique du riz au Burkina Faso.

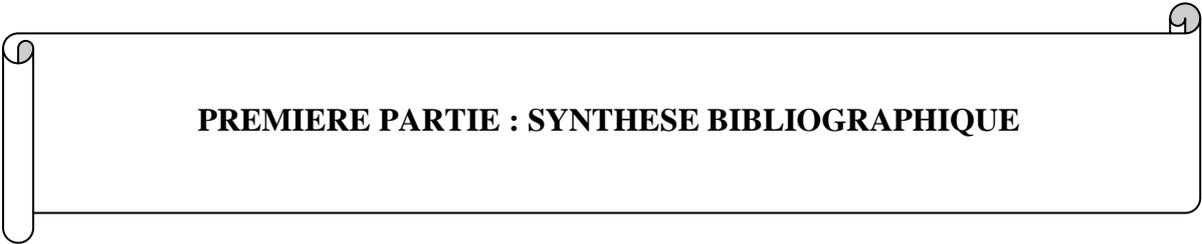
Les défis majeurs que la riziculture burkinabè doit impérativement relever sont entre autres l'accroissement et l'intensification de la production rizicole; le renforcement de la contribution de la filière à la réduction de la pauvreté, le déficit de la balance des paiements; la formation des acteurs et des agents d'appui-conseil; le développement de la vulgarisation et la recherche rizicole (SNDR, 2011). L'accroissement de la production s'avère une exigence incontournable pour la santé économique du pays. La couverture des besoins nationaux passe par

l'augmentation de la production qui implique non seulement l'accroissement des superficies rizicoles mais aussi l'accroissement de la productivité.

Au Burkina Faso, les changements climatiques se traduisent par une diminution et une irrégularité croissante des pluies, un dérèglement de la saison hivernale et une plus grande fréquence de poches de sécheresse (Ouédraogo *et al.*, 2010).

La production du riz pluvial au Burkina Faso est tributaire des aléas climatiques dus à la mauvaise répartition spatio-temporelle de la pluviométrie. La mise au point de variétés résistantes/tolérantes à la sécheresse, pourrait contribuer à faire de la riziculture pluviale une option stratégique dans l'augmentation de la production du riz au Burkina Faso. Durant la dernière décennie, les épisodes récurrents de sécheresse, perçus comme une manifestation possible du changement climatique, ont amené à s'interroger sur de possibles voies d'adaptation pour un maintien de la production agricole avec une ressource en eau de plus en plus rare (Itier, 2008). La réponse des plantes au déficit hydrique est complexe et multifactorielle. L'état hydrique d'une plante est directement lié à la différence entre le flux d'eau entrant par les racines et celui qui s'échappe par les feuilles au même instant (Tardieu *et al.*, 2006). De nombreux mécanismes entrent en jeu à différents niveaux d'intégration et à différentes échelles de temps, tels que la fermeture des stomates, le ralentissement de la croissance aérienne, l'ajustement osmotique et la synthèse de déhydrines. Certains effets secondaires (stress oxydatif, impact de la sécheresse sur la nutrition minérale et sur le métabolisme primaire) entraînent eux-mêmes une réponse spécifique.

La tolérance des plants de riz pendant les courtes périodes de sécheresse se traduit par leur capacité (d'ouverture et de fermeture des stomates) d'assimilation du carbone malgré le manque d'eau, avec un système racinaire épais et profond permettant d'explorer un grand volume de sol, avec une force de succion élevée permettant d'extraire l'eau dans les particules de sol. Par ailleurs, les nouvelles variétés de riz qui sont continuellement créées par les sélectionneurs et les généticiens ne sont pas encore suffisamment résistantes à la sécheresse pour assurer le rendement nécessaire afin de répondre à la demande en aliments et aux contraintes climatiques dans un futur proche (Morel *et al.*, 2010). Il est donc nécessaire pour les programmes de recherche de trouver de nouvelles méthodes pour produire des plantes de riz plus résistantes aux stress hydriques. L'objectif principal du projet est de lancer un programme d'amélioration variétale du riz basé sur la sélection récurrente assistée par marqueurs. Pour faire cela il est nécessaire de développer des méthodes de phénotypage de caractères secondaires de résistance à la sécheresse adaptées aux besoins. C'est ce que l'on va développer dans le travail présenté ici.



PREMIERE PARTIE : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

I. Connaissance générale sur le riz

1.1. Origine et classification

1.1.1. Origine et distribution du riz

Le riz est une plante annuelle d'origine tropicale (Portère, 1956). Le riz est une céréale de la famille des Graminées ou Poacées, cultivée dans les régions tropicales, subtropicales et tempérées chaudes pour son fruit ou caryopse, riche en amidon.

Les riz appartiennent au genre *Oryza* qui comprend 23 espèces dont deux sont cultivées: *Oryza sativa* L., originaire d'Asie et *Oryza glaberrima* Steud., originaire d'Afrique. De nombreuses classifications de ces espèces en complexes, en tribus, et en séries ont été réalisées et elles se recoupent plus ou moins les unes que les autres. La base de cette classification est l'organisation du génome, mais elle est cohérente avec les caractéristiques morphologiques observées chez les différentes espèces (Second, 1985; Vaughan *et al.*, 2003).

Le groupe *sativa* est caractérisé par le génome A à l'état diploïde ($2n = 24$) et comporte deux espèces cultivées:

- *O. sativa* L. l'espèce de riz d'origine asiatique très largement répandue dans les régions tropicales et tempérées du monde notamment de 50° latitude Nord à 40° latitude Sud, et à des altitudes inférieures au niveau de la mer ou supérieures à 2500 m (Swaminathan, 1984). L'espèce *O. sativa* L. comprend deux sous espèces: *O. sativa japonica* et *O. sativa indica* qui peuvent être distinguées à partir de la forme et de la longueur de leur grains (Second, 1984).
- *O. glaberrima* Steud, originaire du delta du fleuve Niger, s'est répandue en Afrique de l'Ouest depuis probablement 2000 ans (Arraudeau, 1998). *O. glaberrima* Steud comprend deux agro écotypes principaux:
 - ✚ un type flottant tardif photosensible cultivé dans les plaines inondables;
 - ✚ un type dressé précoce et insensible à la photopériode et cultivé en conditions pluviales ou en zone de bas-fonds modérément inondée (Bezançon, 1993).

L'évaluation de la diversité des riz sauvages et cultivés en Afrique de l'Ouest a confirmé clairement qu'*O. glaberrima* Steud a été domestiquée en Afrique de l'Ouest à partir d'une espèce sauvage annuelle, *O. breviliguta* (Second, 1982). La culture de l'espèce *O. glaberrima* Steud s'est répandue en Afrique subsaharienne (Porterès, 1956) bien longtemps avant l'introduction de l'espèce *O. sativa* L. dans la même région. La culture du riz d'origine asiatique domestiqué il y a 9000 ans, s'est progressivement répandue en Asie pour atteindre le Japon, les Philippines et l'Indonésie, il y a environ 3000 ans. Elle a gagné le Moyen-Orient avant notre

ère et l'Égypte vers le Ve siècle. A partir du XVIe siècle, l'espèce *O. sativa* a été introduite le long des côtes de l'Afrique de l'Ouest par les navigateurs portugais et s'est propagée dans toute l'Afrique tropicale.

1.1.1.1. Morphologie du riz

Un plant de riz comprend un système racinaire, une tige, des feuilles et des inflorescences (Figure 1).

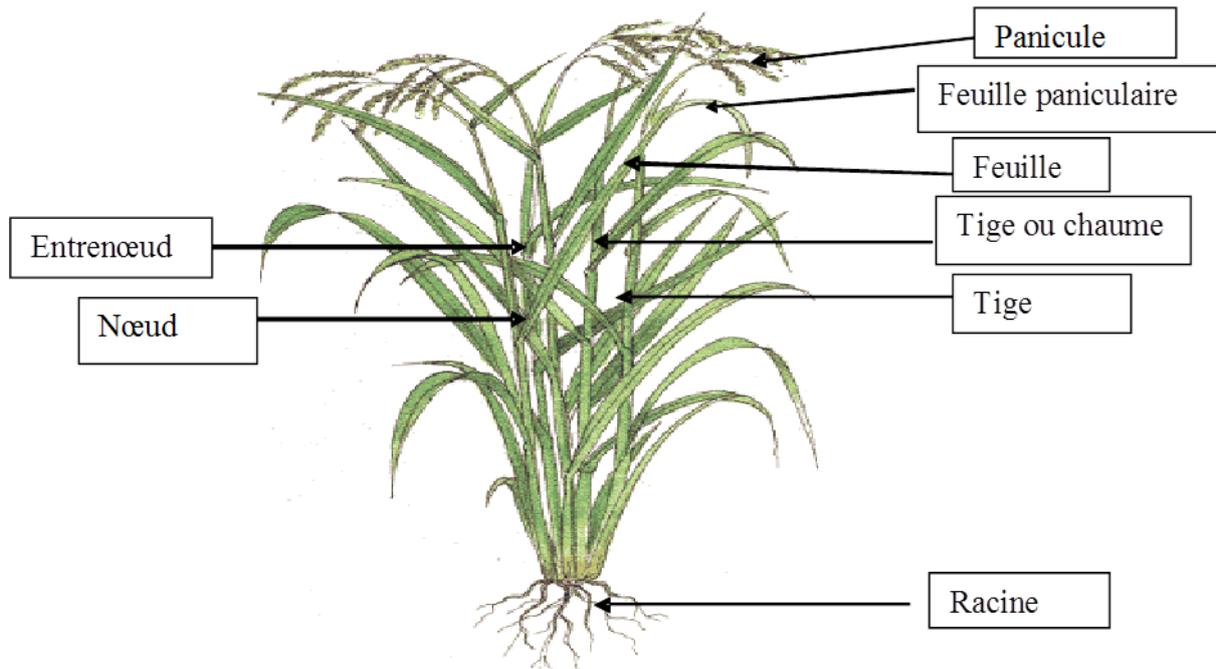


Figure 1: Plant du riz

Source: ADRAO, (2009)

1.1.1.2. Racines

Le système racinaire est de type fasciculé. On observe trois types de racines chez le riz. Les racines du mésocotyle, les racines nodales ou racines adventives (Arraudeau, 1998). Les racines émergent de la semence au moment de la germination. Au fur et à mesure que la plante croît, les racines adventives remplacent les racines séminales qui elles même seront remplacées par des racines tertiaires.

1.1.1.3. Tige

La « tige » est constituée par l'ensemble des feuilles. Chaque nœud porte une feuille et un bourgeon qui pourra donner naissance à une tige secondaire. Les tiges secondaires poussent à partir du brin maître dans un ordre alternatif. La tige primaire pousse à partir du nœud le plus bas et donne naissance aux tiges secondaires. Celles-ci donnent à leur tour naissance à des

talles tertiaires (Lacharme, 2001). Les nœuds s'allongent après l'initiation paniculaire formant une tige que supporte la panicule.

1.1.1.4. Feuilles

Une « tige » de riz fournit au cours de sa croissance 10 à 20 feuilles dont 5 à 10 seulement vivent et les autres se dessèchent au fur et à mesure du développement de la plante. La dernière feuille avant la panicule est la feuille paniculaire. Les principaux organes de la feuille sont le limbe et la gaine dont la séparation est marquée par une ligule et une auricule. Les feuilles ont 8 à 15 mm de large et de 30 cm à 1m de long suivant les variétés (Arraudeau, 1998).

1.1.1.5. Inflorescence

Le riz est une plante autogame, mais on observe quelques fois un faible pourcentage d'allogamie (ADRAO 2009). Les fleurs sont disposées à l'extrémité de l'axe principal en une panicule, longue de 20 à 40 cm. Les panicules portent des racèmes qui se développent pour donner des racemules, support des épillets. Les épillets sont uniflores avec deux glumes vestigiales minces et dures; deux lemmas stériles ou glumes, deux glumelles (palea et lemma) qui enveloppent le grain (Figure 2). La fleur fertile a six (06) étamines et un (01) pistil (Louant, 1996). La barbe ou aristation est le prolongement de la nervure centrale de la glumelle inférieure. Chaque épillet possède une fleur autogame, présentant des organes mâles et femelles. Les organes mâles comprennent six étamines et les organes femelles sont constitués par l'ovaire surmonté de deux stigmates plumeux (Arraudeau, 1998).

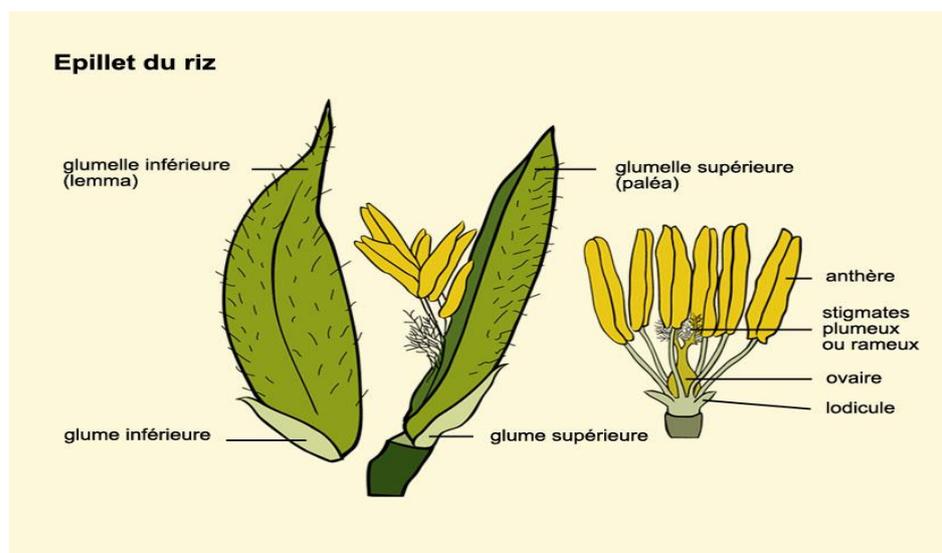


Figure 2: Différentes parties d'un épillet du riz

Source: LOUANT, (1996)

1.1.1.6. Grain ou paddy

C'est le fruit obtenu après la fécondation de l'ovaire. Le grain de riz est constitué par:

- glumes et glumelles - les téguments. (péricarpe);
- le caryopse ou albumen contenant de l'amidon;
- l'embryon. Le riz cargo est le grain débarrassé de ses enveloppes externes après décorticage. Le riz blanchi est le grain débarrassé de ses téguments après blanchissage.

1.1.1.7. Biologie du riz

Le cycle de développement du riz comporte trois phases distinctes: la phase végétative, la phase reproductive et la phase de maturation.

1.1.1.7.1. Phase végétative

Cette phase végétative comprend:

- la germination qui dure 5 à 20 jours;
- le tallage qui est la période de forte croissance où le riz a la possibilité d'émettre des talles secondaires et tertiaires. Il commence au stade cinq (05) feuilles. La longueur de cette phase différencie les variétés à cycle court, moyen ou long.

1.1.1.7.2. Phase reproductive

Elle dure en général de 21 à 30 jours (ADRAO., 2009). Elle comprend:

- l'initiation paniculaire est le moment où le bourgeon végétatif (méristème) se transforme en méristème floral. La panicule rudimentaire est visible en sectionnant longitudinalement le brin maître. Les entrenœuds commencent à s'allonger. A ce stade, la panicule est de couleur blanche;
- la montaison qui correspond à l'apparition de la feuille paniculaire et la plante prend sa taille définitive;
- l'épiaison qui est le dégagement progressif de la panicule de la gaine foliaire;
- la floraison: après l'ouverture des glumelles, les étamines sortent et s'ouvrent. L'autofécondation est de règle. Le grain de pollen tombe alors sur les stigmates;
- Durant la phase reproductive, le plant de riz est particulièrement sensible à des conditions défavorables (sécheresse, basses températures, etc).

1.1.1.7.3. Phase de maturation du grain

Après la pollinisation intervient la fécondation puis la phase de maturation se met en place. Elle comporte trois stades (grains laiteux, grains pâteux et grains durs). L'ovaire commence à se gonfler et à se développer. Des grains riches en amidon se forment d'abord liquides puis pâteux et finissent par se durcir. Cette phase dure 30 à 45 jours selon les conditions de température et d'humidité du milieu (ADRAO, 2009). Le dernier stade est atteint lorsque 80 à 90% des grains de la panicule sont mûrs (ADRAO, 1995).

1.1.2. Exigences du riz

1.1.2.1. Exigences écologiques du riz

Grâce à la très grande diversité morpho-physiologique de ses écotypes, le riz est cultivé dans des conditions écologiques très variées allant du pluvial strict à des situations inondées où la lame d'eau peut atteindre 5m. Sa culture s'étend de 50° de latitude nord à 40° de latitude sud et à des altitudes inférieures au niveau de la mer ou supérieures à 2500 mètres (Sawadogo, 2008).

1.1.2.2. Exigences climatiques

Parmi les facteurs climatiques, la température semble la plus exigeante car difficilement modifiable. Le zéro de germination du riz se situe entre 10 et 13°C; la température optimale de germination est de 35°C. Au-dessus de 45°C, la germination est inhibée (Traoré, 2009).

Le riz est une plante de jours courts. Lorsqu'il est soumis à de longues durées de jours, l'initiation paniculaire est retardée voire supprimée, allongeant ainsi le cycle végétatif (SEREME, 2002).

L'eau constitue le facteur limitant dans la riziculture. Les besoins sont faibles au repiquage et atteignent un optimum à l'initiation paniculaire, puis s'annulent à la maturité.

En culture sèche il faut en moyenne 160 à 300 mm d'eau par mois. Pour toute la durée du cycle, les besoins sont estimés entre 1 000 et 1 800 mm. En culture irriguée, il faut environ 12 000 à 20 000 m³/ha pour maintenir le sol submergé pendant toute la durée du cycle du riz.

1.1.2.3 Exigences édaphiques

Le riz est assez plastique en ce qui concerne le sol. Il peut être cultivé sur les sols sableux à fortement argileux, à pH de moins de 4 jusqu'à plus de 8, avec des textures très fines ou grossières. Toutefois, le riz préfère les sols argileux, où le total (argile + limons) est de l'ordre

de 70% et relativement riche en matières organiques, avec un pH compris entre 6 et 7 (Arrauveau, 1998).

En riziculture pluviale, il demande des sols riches, meubles et de texture limoneuse à limono-argileuse. Par contre, en riziculture aquatique, les sols argileux sont préférables. Cette écologie permet de limiter la percolation.

1.2. Importance et production

Deuxième culture mondiale et principale denrée alimentaire pour près de la moitié de la population mondiale, le riz contribue à plus de 20% à la fourniture mondiale en calorie consommée. Plus de deux (02) milliards d'habitants en Asie y tirent 80% de leur calorie (FAO, 2014). En Asie, 90% du riz mondial est produit et consommé. En Europe et en Amérique du Nord, le riz a une importance croissante sur le marché en tant que denrée alimentaire (FAO, 2013). En 2014, la production mondiale de riz s'est établie à 745 millions de tonnes (494.4 millions de tonnes en équivalent de riz usiné), soit 3.3 millions de moins que les prévisions attendues en décembre 2014 (FAO 2015). La Figure 3A montre la croissance de la production depuis 2009 qui chute en 2014. La Figure 3B montre les prix et les indices d'exportation. En effet, la campagne 2014 a été marquée par des aléas météorologiques et la production de riz enregistre un repli, même si celui-ci est relativement faible. En Asie, plusieurs pays ont été particulièrement touchés, notamment l'Inde, la Thaïlande et le Sri Lanka, mais également le Cambodge, la République populaire démocratique de Corée, l'Indonésie, le Népal et le Pakistan, qui ont souffert de pluies tardives et insuffisantes et/ou d'inondations. Les résultats de la campagne 2014 ont également été négatifs en Océanie, où l'Australie a été confrontée à des restrictions en raison d'un manque d'eau.

En Afrique, le riz occupe une place prépondérante dans l'alimentation. Il représente plus de 25 % du total des céréales consommées, se plaçant au deuxième rang derrière le maïs. C'est en Afrique de l'Ouest que le riz a connu l'essor le plus important ces 20 dernières années. Malgré les progrès observés, en termes d'extension des surfaces rizicoles et d'intensification, la production rizicole africaine reste insuffisante pour faire face aux besoins qui progressent par la croissance démographique, de l'urbanisation et l'augmentation de la consommation par habitant (Villar *et al* 2013). Les importations de riz ont donc fortement augmenté durant les 20 dernières années, en particulier en Afrique de l'Ouest. Du fait de sa dépendance extérieure, cette région est soumise à l'instabilité des marchés internationaux. La crise des prix des denrées alimentaires en 2008 a constitué un choc conséquent qui a conduit les états africains vers une nouvelle politique de soutien à la production rizicole. Toutefois, ces dynamiques semblent s'essouffler et l'on constate une reprise de

l'augmentation des importations de riz depuis 2010 (AfricaRice, 2012). Aujourd'hui, l'Afrique de l'Ouest constitue le premier pôle d'importation du riz avec près de 20% du total mondial (Villar *et al* 2013).

Les estimations de la FAO concernant le commerce mondial de riz en 2014 ont été revues à la hausse de 2,2 millions de tonnes depuis décembre. On estime désormais que les flux internationaux ont augmenté de 14% par rapport à 2013 et qu'ils ont atteint un nouveau record de 42,4 millions de tonnes de riz usiné (FAO 2015).

Pour ce qui est de la demande, la révision à la hausse des estimations concerne principalement les importations des pays d'Extrême-Orient, notamment le Bangladesh, la Chine (continentale), l'Indonésie, la Malaisie, les Philippines et le Sri Lanka, qui ont tous importé des volumes beaucoup plus importants qu'en 2013. Les nouvelles estimations montrent également que les importations ont augmenté par rapport à 2013 dans un certain nombre de pays africains, en particulier en Guinée, au Kenya, au Mozambique, au Nigéria et au Sénégal, tandis qu'elles ont reculé au Burkina Faso, en Côte d'Ivoire, au Ghana et en Afrique du Sud (FAO, 2015).

Quant aux exportations, la principale révision à la hausse concerne l'Inde, qui, avec un record de 11,3 millions de tonnes de riz exporté, soit 7% de plus qu'en 2013, devrait conserver sa position de premier fournisseur mondial (FAO, 2014).



Figure 3: Production du riz dans le monde

A: Production et superficie mondiale de riz; B: Commerce mondial du riz et indice des prix.

Source: (FAO, 2015)

1.3. Contraintes de la riziculture

Comme toutes les autres cultures, la production rizicole dans le monde en général et en Afrique en particulier est sujette à des contraintes aussi bien biotiques qu'abiotiques. Plus de 200 millions de tonnes de riz sont perdues chaque année dans le monde à cause de ces contraintes (Herdt, 1991 et Murata, 2001). Les contraintes biotiques sont représentées par la pression des bios agresseurs. Ainsi plusieurs travaux ont démontré l'effet dévastateur de la panachure jaune causée par le virus de la panachure jaune (Mogga *et al.*, 2012; Traore *et al.*, 2006), la bactériose vasculaire causée par la bactérie *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae* qui affecte sévèrement la production du riz (Djedatin *et al.*, 2011; Ouédraogo *et al.*, 2008) avec des pertes de rendement allant de 20 à 30%, parfois 50% dans certaines rizières d'Asie et 100% en cas d'attaque sévère (Adhikari *et al.*, 1999). Les contraintes abiotiques incluent les mauvaises pratiques de gestion, de conservation et de protection de sol, les inondations saisonnières en riziculture irriguée, le froid, les hautes températures (Traoré, 2009). La toxicité ferreuse est une contrainte abiotique qui se manifeste dans les rizières lorsque d'importantes quantités de fer (Fe^{2+}) sont mobilisées et accumulées dans la solution du sol, notamment au niveau des Bas-fonds (Audebert, 2006 ; Bongoua, 2009). La principale contrainte abiotique en Afrique sub-saharienne est la sécheresse.

1.3.1. Ressource en eau et l'agriculture

Historiquement, l'eau a toujours été un facteur essentiel pour le développement de l'agriculture, et elle est devenue un enjeu géopolitique majeur dans le contexte du XXI^e siècle. Il faut dire que les surfaces irriguées (qui représentent actuellement les 3/4 des surfaces équipées pour l'irrigation) ont progressé de 1,8 millions d'ha de 2000 à 2003 (Agreste 2005). Plus de 324 millions d'hectares sont équipés pour l'irrigation dans le monde (FAO, 2014). Même dans ce cadre géographique restreint, la compétition entre les différents usages de l'eau s'est faite progressivement plus sévère, et la légitimité de la demande de l'agriculture est plus souvent questionnée que par le passé.

Selon Seguin (2007), la sécheresse est définie avant tout comme un déficit hydrique marqué, dont l'origine se trouve essentiellement dans la faiblesse des précipitations sur une période prolongée par rapport à la moyenne des apports observés sur cette période. Ce manque de pluie a une incidence directe sur la végétation cultivée: on parle alors de sécheresse agricole ou édaphique (liée à la réserve en eau du sol). Il réduit l'alimentation des différents compartiments du bassin versant (surface, sol, sous-sol...): on parle de sécheresse hydrologique pour un déficit

d'écoulement dans les cours d'eau et de sécheresse phréatique pour un déficit dans les nappes. Les indicateurs peuvent être multiples, avec en premier lieu des déficits pluviométriques, mais également des débits faibles dans les cours d'eau, des niveaux bas des nappes phréatiques, des situations prolongées de stress hydrique de la végétation, ces différents indicateurs étant généralement liés.

Un deuxième trait concerne le caractère aléatoire ou prévisible de la sécheresse. Dans de nombreuses régions sèches, la période d'arrêt ou de reprise des pluies est cyclique (c'est le cas en région méditerranéenne), avec une certaine régularité en dépit d'une variation sur les quantités de pluie annuelles (la sécheresse est plus ou moins marquée). Dans les régions de l'Ouest Atlantique, la variabilité est à l'évidence plus forte et les possibilités d'anticipation plus réduites: on distingue a posteriori des années sèches ou pas avec des fréquences d'un à deux années sur cinq (FAO, 2014). Dans certaines régions du globe (Australie, par exemple), une prévision saisonnière du climat est possible, offrant des marges de manœuvre supplémentaires aux agriculteurs pour s'adapter au risque sécheresse (Meinke et Stone, 2005). Environ 75% des eaux détournées de leur parcours normal sont destinées à l'agriculture irriguée (FAO, 2012). La pratique de l'agriculture intensive fait souvent appel à une utilisation répétée d'intrants et à une irrigation importante. Les surfaces d'eau, les cours d'eau et les eaux souterraines sont alimentés par l'eau de pluie, le ruissellement et l'infiltration de l'eau superficielle.

1.3.2. Stress hydrique et ses conséquences

La conséquence majeure du changement climatique pour les agriculteurs tropicaux et méditerranéens sera l'accroissement des risques de sécheresse. Ses effets sur l'agriculture sont déjà observables: avancement avérés des dates de floraison en verge, de vendange de moisson. Le consensus est quasi général sur l'existence d'un réchauffement climatique (augmentation de la température moyenne de la surface de la terre (Gaufichon *et al.*, 2010)). Cette augmentation de température a des effets directs sur la demande en eau (augmentation de la demande évaporative par accroissement du déficit de saturation de l'air), et des effets indirects par des impacts sur le cycle de développement des cultures (allongement de la période de végétation d'espèces pérennes et raccourcissement du cycle d'espèces annuelles (Amigues *et al.*, 2006).

Les plantes sont essentiellement constituées d'eau dont la teneur varie de 80 à 95 % de leur poids total. Elles puisent l'eau et les nutriments qui leur sont nécessaires dans les sols par l'intermédiaire de leurs racines. L'eau pénètre dans les racines par un mécanisme hydrostatique du fait que sous l'action de la chaleur fournie par le rayonnement solaire, les feuilles des végétaux transpirent. Au plan physiologique, les plantes fourragères ne se distinguent pas des

autres plantes cultivées en ce qui concerne les principes fondamentaux de la consommation en eau et des impacts d'un état hydrique limitant sur la croissance. Ces principes reposent, d'une part, sur des lois physiques de conversion d'énergie et de la mécanique des fluides et, d'autre part, sur des mécanismes de régulation biologique.

L'eau est transpirée de la plante vers l'atmosphère par les stomates, les parties aériennes des végétaux terrestres perdent en permanence de l'eau sous forme de vapeur d'eau vers l'atmosphère (Durand, 2007). Le potentiel hydrique de l'atmosphère est très négatif, l'atmosphère représente un grand déficit en vapeur d'eau (Tardieu *et al.*, 2006). La transpiration des feuilles est appelée évapotranspiration. Les plantes perdent beaucoup d'eau par évapotranspiration. Quant à l'eau restante, elle participe à la photosynthèse (processus responsable de la transformation de l'énergie lumineuse en énergie Chimique au niveau de la plante) des substances organiques dont les plantes ont besoin pour se développer. Si la feuille reçoit un rayonnement, sa température tend à s'élever, ce qui augmente la teneur en eau de l'air contenu dans les feuilles et donc la transpiration (Jones, 1999). Chez les plantes, il n'y a pas de photosynthèse ou de croissance possible sans transpiration. Le gaz carbonique pénètre dans les feuilles par les stomates, qui ne restent ouverts que si l'offre d'eau du sol est suffisante par rapport à la demande climatique (déterminée par le rayonnement solaire, l'humidité de l'air, la température et la vitesse du vent). Mais la demande climatique dépend aussi de la résistance à la diffusion de l'eau entre la feuille et l'atmosphère qui est déterminée par la forme et l'agencement des feuilles (Guyot, 1990). Si la plante ne peut pas prélever cette quantité d'eau, elle ralentit sa transpiration en fermant ses stomates ralentissant ainsi la croissance foliaire. Ceci lui permet une certaine homéostasie de l'état hydrique foliaire, mais réduit aussi la photosynthèse. (Tardieu, 2005). Selon Durand (2007), la sécheresse se traduit pour la plante par une dégradation du bilan entre la perte d'eau par transpiration et l'absorption d'eau du sol par les racines. Les effets directs de cette diminution de la teneur en eau du sol affectent la croissance et l'activité photosynthétique des organes aériens (Farquhar *et al.*, 1980; Farrar et Williams, 1991).

D'un point de vue global, la croissance aérienne est plus ralentie que la croissance racinaire et l'allocation vers le système racinaire augmente (De Kroon et Visser, 2003).

Ainsi, la réponse du système souterrain à une réduction des précipitations est variable. La production racinaire peut être négativement affectée (Frank, 2007; Fiala *et al.*, 2009) par la diminution de la teneur en eau du sol. Les racines peuvent répondre à cette diminution de la teneur en eau du sol, en augmentant la production de racines fines ou par élongation et ainsi

augmenter l'acquisition de l'eau. Cette réponse peut provoquer une mortalité plus importante. Huang et Gao, (2000) montre que la sécheresse provoque une augmentation de l'allocation du carbone au niveau racinaire et de la longueur du système racinaire de différents cultivars de *Festuca arundinacea*.

Les différents mécanismes adaptatifs combinés entre eux peuvent conférer aux génotypes et variétés étudiés des comportements différents en situation de contraintes hydriques. Le riz réagit de la même façon que la plupart des céréales au stress hydrique et met en place, en fonction du type de sécheresse subie, une stratégie d'esquive, d'évitement ou de tolérance (Gaufichon *et al.*, 2010; Jones, 1992; Renard 1983). Ces différents comportements sont habituellement décrits par 2 voire 3 stratégies d'adaptation à la sécheresse.

- Esquive

La première façon d'éviter la sécheresse est l'esquive. L'esquive permet à la plante de réduire ou d'annuler les effets de la contrainte hydrique par une bonne adéquation entre son cycle de culture et la longueur de la saison des pluies. Le développement rapide avec une floraison précoce permet à la plante d'éviter les périodes sèches. Cette stratégie appliquée aux espèces cultivées a amené à décaler la date de semis et/ou à sélectionner des variétés plus précoces permettant d'éviter les déficits hydriques de fin de cycle.

- Evitement/adaptation

La deuxième façon d'éviter la sécheresse est la capacité de la plante à maintenir un état hydrique satisfaisant. La stratégie de l'évitement est principalement liée, d'une part, à la réduction de la transpiration et, d'autre part, à une optimisation de l'absorption d'eau par les racines. La diminution de la transpiration est principalement liée à la fermeture des stomates. Il s'ensuit une chute de l'assimilation de CO₂ donc une baisse de production de biomasse. Elle peut être due également à une diminution des surfaces évaporantes. Parmi les mécanismes permettant de réduire la transpiration, la réduction de la surface foliaire et la diminution de la conductance stomatique jouent un rôle déterminant.

1.3.3. Tolérance à la sécheresse

La tolérance est la stratégie qui permet à la plante d'assurer ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de son état hydrique. Le maintien de la turgescence lors d'un déficit hydrique permet de retarder la fermeture des stomates (Mojayad et Planchon, 1994), de maintenir le volume chloroplastique (Gupta et Berkowitz, 1987) et de réduire le flétrissement foliaire (Jones

et Turner, 1980). Cette aptitude confère à la plante une meilleure tolérance au déficit hydrique interne (Ludlow *et al.*, 1983).

Cette tolérance au déficit hydrique interne permet un fonctionnement prolongé de la photosynthèse. Les produits carbonés peuvent alors être utilisés autant pour l'ajustement osmotique que la croissance racinaire. Une autre conséquence du maintien du métabolisme carboné sera une diminution de la fréquence des épisodes de photo-inhibition. Les processus de régulation d'un excès d'énergie photochimique au niveau chloroplastique s'avèrent contrastés selon les géotypes (Maury *et al.*, 1996). Les capacités d'ajustement osmotique sont variables chez le tournesol et dépendent du géotype (Maury *et al.*, 2000; Chimenti *et al.*, 2002), des modalités d'installation du déficit hydrique (Jones et Rawson, 1979), et de l'âge de la feuille (Jones et Turner, 1980; Sadras *et al.*, 1993; Chimenti *et al.*, 2002). Les solutés impliqués sont essentiellement des ions inorganiques, des sucres solubles, des acides aminés et organiques. Le coût énergétique d'un tel ajustement est plus faible chez le tournesol, que chez d'autres espèces comme le blé (Munns et Weir, 1981), étant donné que la contribution des ions inorganiques est plus importante.

La tolérance à la sécheresse est le résultat de mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires complexes. L'expression de différents gènes et l'accumulation de divers osmolytes (l'ajustement osmotique) couplés à un système antioxydant efficace sont souvent les principaux mécanismes de tolérance au déficit hydrique. Plusieurs de ces mécanismes ont été caractérisés chez différentes plantes (Rachmilevitch *et al.*, 2008; Lyons *et al.*, 2007; Ramanjulu et Bartels, 2002). De nos jours, l'utilisation des indices de végétation pour une estimation de l'état hydrique de la végétation permettrait une détection du stress hydrique au bon moment (détection hâtive avec la fermeture des stomates). La température foliaire étant d'une part directement associée au bilan hydrique, et d'autres parts mesurables par radiométrie, elle a donné lieu au développement de plusieurs outils dont la télédétection.

1.4. Télédétection en agriculture

Le domaine agricole est un consommateur de données de télédétection principalement à cause du grand territoire qui est couvert par ses activités (Guénette, 2003). Les grandes surfaces agricoles ne sont gérées et exploitées que par peu de personnes et les caractéristiques des cultures y sont en constante évolution dans le temps, ce qui fait de la télédétection une source d'information privilégiée dans ce milieu (Moran *et al.*, 1994). Les apports de la télédétection au monde agricole sont nombreux et variés. Nous approfondissons dans cette recherche la spectroscopie visible et infrarouge, quoique de nombreuses autres méthodes s'appliquent à ce

secteur d'activité. Historiquement ce sont les photographies aériennes qui constituent le premier support de télédétection utilisé en agriculture. On les utilise depuis longtemps pour cartographier les productions et effectuer des plans de ferme, utiles pour les mesures de superficies et des potentiels de rendements.

1.4.1. Signature spectrale visible

La lumière incidente à la surface d'une feuille peut être soit absorbée, réfléchie ou transmise. Les valeurs des trois types de spectres sont dépendantes de la concentration en pigments de chlorophylle et de caroténoïdes (Lichtenthaler *et al.*, 1998).

L'utilisation de la réflectance comme indicateur de la concentration d'azote dans les productions agricoles en est encore à ses débuts (Schröder *et al.*, 2000). Elle permet la détection des stress chez certains végétaux bien avant d'autres techniques (Carter *et al.*, 1996). Pour leur part, les images de réflectance dans le proche infrarouge permettent de détecter les variations spatiales à l'intérieur des champs agricoles tels les types de sol, les stress nutritifs et les différences de rendement (Chaerle *et al.*, 2000). Il est fréquent d'utiliser des rapports de bandes dérivés des mesures de réflectance, communément appelés des indices, pour arriver à discriminer certaines caractéristiques des végétaux (Lichtenthaler *et al.*, 1998). Les indices de végétation ont connu un essor important dans les années 1980 alors que la plupart des chercheurs dans le domaine s'affairaient à développer des outils d'aide à l'interprétation (Bariou *et al.*, 1985). Des multiples indices développés, le Leaf Area Index (L.A.I) basé sur la réflectance des feuilles est toujours utilisé pour évaluer la surface totale des feuilles par unité de surface, estimation particulièrement utile pour la prévision des récoltes.

La combinaison des données météorologiques, des données sur l'utilisation du sol et des images de télédétection permet de déterminer un indice de sécheresse, semblable au Normalised Differential Vegetation Index (NDVI), qui peut ensuite faire partie des modèles agro-météorologiques de planification (Vogt *et al.*, 2000).

1.4.2. Thermographie infrarouge

La thermographie infrarouge est une méthode d'imagerie utilisant des systèmes permettant d'acquérir des images infrarouges qui transcrivent la distribution spatiale de la température des objets observés, et de les transformer en images visibles. (Gaussorgues, 1999). En 1800, Sir William Herchel découvre l'existence d'un rayonnement thermique non visible et porteur d'une énergie qu'il baptise d'infrarouge. Il prouva par la suite que ce rayonnement obéit aux mêmes lois que la lumière visible.

La thermographie utilise pour sa part l'émission propre des surfaces. Il s'agit d'une autre technique de visualisation par télédétection utilisée pour la discrimination des stress chez les végétaux (Chaerle *et al.*, 2002). Elle consiste à attribuer une température caractéristique à la surface des végétaux, soit strictement les feuilles ou l'ensemble de l'appareil aérien, selon différentes résolutions et différentes échelles. On associe les valeurs obtenues à une condition d'état du végétal. Elle utilise la portion infrarouge thermique du spectre électromagnétique pour évaluer le taux de transpiration et la teneur en eau des feuilles (Garbe *et al.*, 2002). Par rapport aux techniques traditionnelles de quantification de la transpiration que sont la porométrie diffuse et la mesure des échanges gazeux, l'imagerie thermique possède l'avantage majeur d'avoir une haute résolution et la possibilité d'opérer à différentes échelles (Chaerle *et al.*, 2000). La thermographie infrarouge est utilisée à des fins agricoles en outre pour déterminer la température de la surface.

La température du couvert est l'un des paramètres biophysiques les plus couramment utilisés pour mesurer l'état hydrique de la plante (Monteith et Szeicz, 1962). Idso *et al.*, (1977) ont utilisé pour la première fois la différence entre la température du couvert (T_c) et la température de l'air (T_a) pour caractériser l'état hydrique de la plante. Plus tard, plusieurs études ont été réalisées sur la thermographie infrarouge pour caractériser l'état hydrique des cultures en utilisant la température foliaire, ce qui a conduit à l'élaboration d'autres indices de l'état hydrique des plantes, (Idso *et al.*, 1981; Jackson *et al.*, 1981; Jackson, 1991; Yacouba *et al.*, 1999). La température foliaire a longtemps été reconnue comme un indicateur d'état hydrique de la plante, le Crops Water Stress Index (CWSI), obtenu à partir de la température du couvert corrigée par VPD (Déficit de Pression de Vapeur ou demande évaporative de l'atmosphère), a été utilisé comme un outil pour l'évaluation du stress hydrique de la plante (Sezen *et al.*, 2014). En effet, le CWSI est l'indice le plus fréquemment utilisé pour quantifier le stress hydrique des cultures à partir de la température foliaire Bo *et al.*, (2014). Jackson *et al.*, (1981) ont présenté une approche empirique pour quantifier le stress hydrique en déterminant les lignes de base "Stressé et non stressé" pour les cultures. Ils ont développé des relations linéaires entre les différences de température (T_c et T_a), ($T_c - T_a$) par rapport à la VPD. Des travaux de recherches ont été menés pour évaluer l'utilisation de CWSI dans les programmations d'irrigation pour différentes cultures dans des différents environnements (Erdem *et al.*, 2010; Sezen *et al.*, 2014). Cependant, il a été constaté que la méthode de phénotypage par le CWSI est moins efficace pour les applications réalisées dans les climats humides (Luquet *et al.*, 2004; Yuan *et al.*, 2004), où les variations de température absolue sont très faibles (Jones, 2002). En outre, les lignes de base

utilisées pour son calcul en fonction de la définition varient selon les conditions météorologiques et le stade de croissance des cultures (Idso, 1982; Jones, 1999; Idso *et al.*, 1981). Pour les prises de mesures thermométriques sur le terrain, un angle de vision de 45° par rapport à la verticale est recommandé (Jackson, 1982).

Un autre outil de phénotypage couramment utilisé est la fluorimétrie qui est un indicateur précis de l'état de la première phase de la photosynthèse.

1.4.3. Photosynthèse

1.4.3.1. Mécanisme de la photosynthèse

La photosynthèse est le processus responsable de la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique au niveau de la plante. Pour cette synthèse, ils utilisent l'eau tirée du sol et le CO₂ tiré de l'atmosphère. Le bilan global de la photosynthèse est décrit par l'équation:



La photosynthèse utilise l'énergie lumineuse pour extraire l'hydrogène de l'eau qui, associé au CO₂, forment des produits carbonés (photosynthétiques) nécessaires au développement de la plante (C₆H₁₂O₆). Cette synthèse est accompagnée de production d'oxygène. La photosynthèse est le processus biologique caractéristique des plantes supérieures, des algues et de quelques bactéries (Ke, 2001). L'assimilation du dioxyde de carbone (CO₂) est démontrée par la simple considération de la croissance d'un végétal qui ne dispose d'autre source de carbone que le CO₂ de l'air. Le résultat tangible de cette assimilation est un glucide, le plus souvent l'amidon. L'amidon est en effet le glucide le plus fréquemment élaboré au terme de la photosynthèse. Dans le cas général, l'amidon formé s'accumule en une réserve temporaire qui sera dégradée par la suite, la nuit principalement. Cette dégradation conduit à des composés qui traversent l'enveloppe du chloroplaste et gagnent le cytosol, où ils se transforment en saccharose. C'est sous cette forme que les assimilés carbonés quittent les feuilles. Chez les plantes, la photosynthèse se déroule dans un organite spécialisé appelé chloroplaste (Figure 4). Il est limité par une double membrane, une membrane externe, perméable aux métabolites de faible poids moléculaire et d'une membrane interne délimitant la matrice intra-chloroplastique, le stroma.

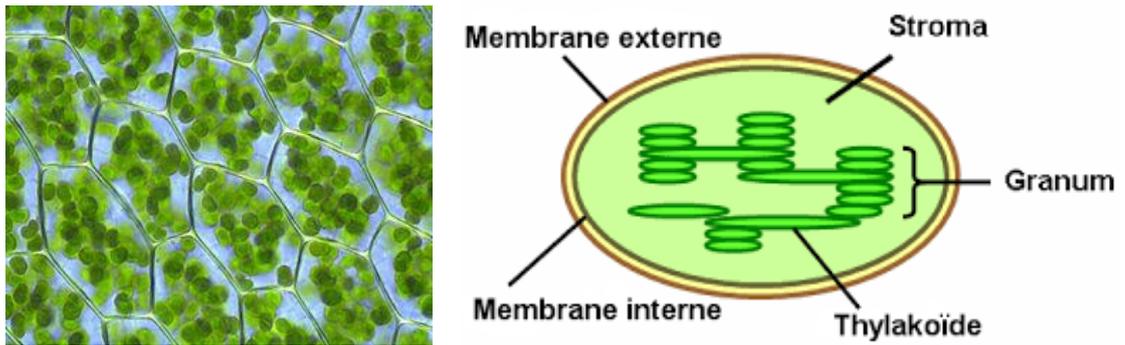


Figure 4: Représentation des chloroplastes cellulaires

(Fournier 2012)

1.4.3.2. Lieu de la photosynthèse

La photosynthèse se déroule dans un organite subcellulaire spécialisé, le chloroplaste. Les chloroplastes se situent dans le cytoplasme des cellules eucaryotes photosynthétiques. Chez les végétaux supérieurs, la plupart des parties aériennes en contiennent, ce sont les feuilles qui en contiennent le plus. Leur lieu de prédilection est tout particulièrement le mésophylle de la feuille où chaque cellule peut contenir plusieurs dizaines de chloroplastes. Divers tissus aériens en contiennent peu: les cellules de revêtement de l'épiderme, les cellules stomatiques aquifères (des groupes de cellules qui évacuent de l'eau chez certaines feuilles). En général, les cellules de tissus non exposés à la lumière comme les racines n'en comportent pas.

- Le transfert d'électrons

L'appareil photosynthétique est organisé en plusieurs sous unités situées le long des membranes thylakoïdales et reliées par des transporteurs, des molécules solubles dans la membrane ou dans le lumen. Lors des réactions photochimiques de la photosynthèse, des réactions d'oxydoréduction sont réalisées par trois complexes protéiques: le photosystème II (PSII), le complexe cytochrome *b₆f* et le photosystème I (PSI) (Figure 4) <https://fr.wikipedia.org/wiki/Photosystème>. L'ADP est phosphorylé en ATP par l'intermédiaire de l'ATP-synthétase. Les photosystèmes I et II fonctionnent en série au sein d'une chaîne moléculaire de transporteurs d'électrons (Figure 5).

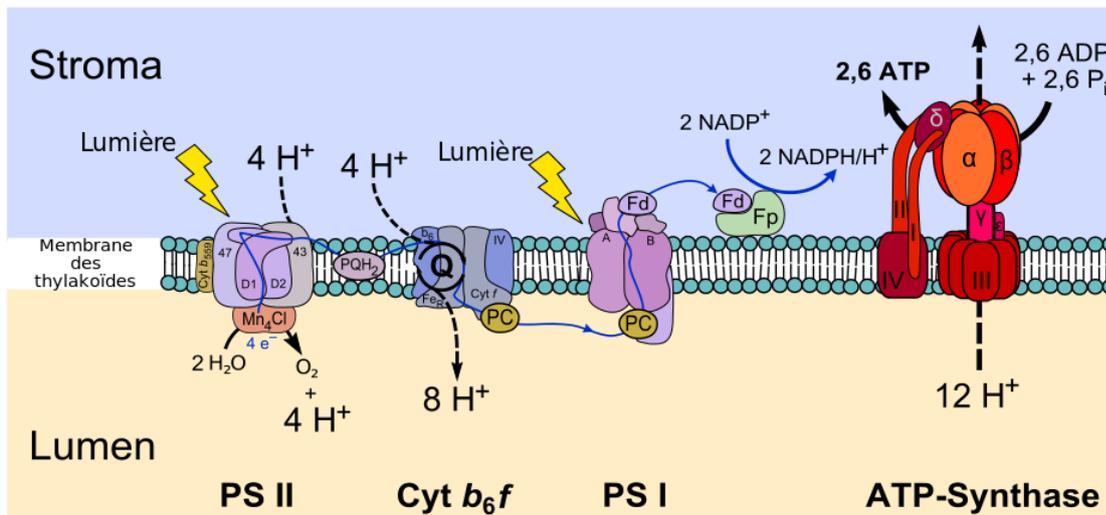


Figure 5: Mécanisme de transfert d'électrons et d'oxydation à travers la membrane thylakoïdale

Source: <https://fr.wikipedia.org/wiki/Photosystème>

L'appareil photosynthétique est organisé en plusieurs sous unités situées le long des membranes thylacoïdales et reliées par des transporteurs, des molécules solubles dans la membrane ou dans le lumen. Ces sous unités sont les photosystèmes, le cytochrome b6/f et l'ATP synthase. Un photosystème comprend entre 250 et 400 molécules de pigment et se compose de deux parties: un complexe antennaire et un centre réactionnel. Le complexe antennaire (ou LHC pour Light Harvesting Complex) est constitué de complexes protéines pigments, chlorophylle a, b, et caroténoïdes, qui collectent l'énergie lumineuse et la canalisent vers le centre réactionnel. Le centre réactionnel est formé d'un complexe de protéines et de chlorophylle qui permet la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Tous les pigments d'un photosystème peuvent absorber les photons mais dans chaque photosystème, seul une paire de molécule de chlorophylle-a peut effectivement utiliser l'énergie lumineuse. Lorsque l'énergie lumineuse est absorbée par une molécule pigment, elle est transportée de proche en proche par résonance jusqu'à atteindre la paire de molécules de chlorophylle spéciale du centre réactionnel. Ce transfert est souvent nommé transfert d'exciton. Lorsque l'une de ces molécules absorbe l'énergie, un électron est porté au niveau d'énergie supérieur et transféré à une molécule acceptrice, ce qui déclenche le flux d'électrons. La molécule de chlorophylle est alors oxydée et chargée positivement.

On distingue deux photosystèmes (notés PSI et PSII). La majorité des PSII se trouvent dans les empilements granaires tandis que la plupart des PSI se situe dans les lamelles. Généralement, les deux systèmes fonctionnent simultanément et de manière continue. Ils sont liés dans leur

fonctionnement par une chaîne de transport d'électrons. Pour le photosystème II, les molécules de chlorophylle particulières sont appelées P680.

1.4.3.3. Photosynthèse et la fluorimétrie

La photosynthèse résulte d'une chaîne de réactions enzymatiques. Elle se produit essentiellement dans les feuilles, au sein des thylakoïdes et fait intervenir deux photosystèmes (PSI et PSII), composés de protéines associées à des pigments chlorophylliens.

Dans une première phase, le végétal piège les photons de la lumière solaire et s'en sert pour scinder les molécules d'eau (H_2O) en oxygène (O_2), protons (H^+) et électrons (e^-) Figure 4

Cette réaction a lieu au niveau du PSII. Les protons interviennent dans la formation d'ATP (adénosine triphosphate), stock d'énergie pour la plante.

Les électrons parcourent une chaîne de transfert complexe aboutissant à la formation d'une autre molécule énergétique, le NADP (nicotinamide adénine di nucléotide phosphate).

Cette énergie en attente est exploitée ultérieurement pour la réduction du CO_2 en sucres, à l'origine de la plupart des molécules organiques de la plante.

Les deux photosystèmes sont branchés en série via des molécules qui servent de navettes de transport aux électrons qu'elles génèrent. Ce sont les pigments chlorophylliens excités par les photons qui émettent les électrons pour se décharger et retourner à leur état fondamental de repos. Il existe deux autres voies de désexcitation au niveau du PSII: l'émission de chaleur et celle de fluorescence (c'est à dire des photons sur une longueur d'onde particulière).

Ces deux voies sont des pertes nettes pour le rendement photosynthétique. Par conséquent, la fluorescence peut être mesurée en exposant une feuille à la lumière de la longueur d'onde définie et en mesurant la quantité de lumière réémise à de plus longues longueurs d'onde. La majeure partie de la fluorescence (approximativement 90%) à la température ambiante est originaire du complexe PSII (Govindjee, 1995). Schansker *et al.*, (2003) ont démontré que le PSI joue un rôle dans la fluorescence de la Chlorophylle a (<http://www.fluorimetrie.com/le-principe-du-diagnostic-par-fluorimetrie.html>)

1.4.3.4. Principe du diagnostic du stress hydrique par fluorimétrie

La fluorescence est observée au niveau des feuilles de toutes les plantes: c'est une conséquence de la transformation par la plante de l'énergie lumineuse en matière végétale.

Mais l'émission de cette fluorescence varie selon l'état de stress de la plante, et notamment des carences en éléments nutritifs qu'elle subit. Le diagnostic par fluorimétrie, en étudiant la fluorescence de la plante, permet de déterminer son état de stress :

- soit la fluorescence observée est similaire à celle d'une plante non stressée, et aucune carence n'est diagnostiquée;
- soit la fluorescence émise par la plante ne correspond pas à celle attendue, et un programme informatique d'interprétation détermine la ou les carences responsables.

La fluorescence est émise selon une cinétique particulière. C'est la première seconde qui est intéressante sur la courbe de fluorescence. 1300 mesures sont enregistrées durant la première seconde. Des points remarquables sont utilisés pour interpréter les résultats: F_0 , qui correspond à l'intensité de fluorescence initiale et F_m qui est la valeur maximale de l'intensité de fluorescence. Ces points remarquables évoluent selon le degré et la nature des stress.

Le rendement quantique correspond au rendement photosynthétique : $(F_m - F_0)/F_m$ qui traduit l'efficacité du PS II à utiliser la lumière pour la conversion photochimique. Il reflète l'état de santé générale de la plante (normale ou stressée), sa valeur est d'environ 0.8 chez une plante saine et diminue en cas de stress.

Des études sur des plantes mono carencées produites en serre ont permis de constituer une banque de données de référence. Plusieurs informations sont obtenues:

Aujourd'hui, la fluorimétrie permet de détecter le stress hydrique, des carences en azote, fer, manganèse, magnésium, potassium, calcium, bore et soufre de manière fiable (Figure 6). Ces dernières années, la technique de la fluorescence chlorophyllienne est devenue omniprésente dans les études de stress abiotiques chez les plantes (Baker et Rosenqvist, 2004 ;Puteh, 2013); par exemple liés à la lumière (Maher, 2005), froid (Zhang 2014), au déficit hydrique (Razavi, 2011; Kumar 2014).

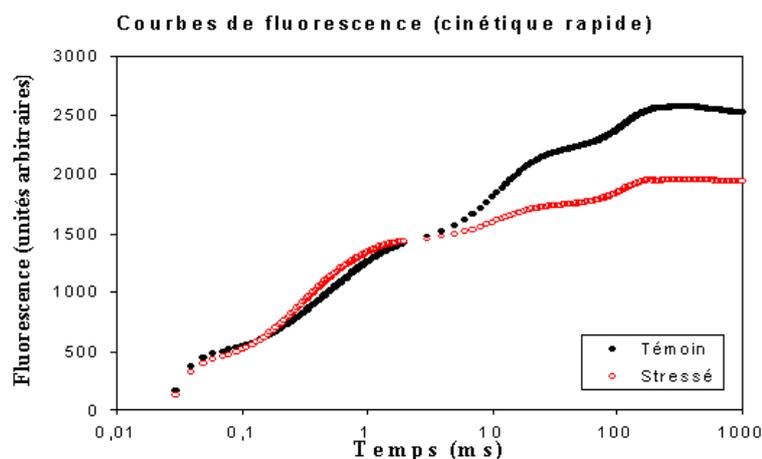


Figure 6: Courbe d'induction de fluorescence

Source: <http://www.fluorimetrie.com/mesure-de-fluorimetrie.html>

1.5. Cartographie QTL

La détection de QTL consiste à la recherche d'associations entre un caractère quantitatif et des allèles de marqueurs qui ségrégent dans une population. Elle est conditionnée d'abord par une évaluation phénotypique fiable ensuite à une population de cartographie et une carte génétique saturée et enfin à une variation génétique du caractère d'intérêt au sein de la population de cartographie. Elle se déroule en trois étapes : une évaluation phénotypique fine, un génotypage robuste de la population de cartographie en vue de construire une carte génétique et une analyse des données à l'aide de logiciels statistiques adéquats.

Deux méthodes essentielles sont utilisées pour la cartographie de QTL. Il s'agit de la cartographie par liaison qui se base sur des populations de cartographie issues de croisement entre des parents connus et la cartographie par association qui se base sur des populations synthétiques.

1.5.1. Cartographie de QTL par analyse de liaison

1.5.1.1. Principe

La cartographie QTL par analyse de liaison requiert une descendance en ségrégation pour le caractère étudié et une carte génétique dense pour cette population (Darvasi *et al.*, 1993). Ce qui impose le développement de populations de cartographies bi-parentales. Ainsi différents types de populations de croisement bi-parentaux sont utilisés. Chez les plantes autogames des croisements sont réalisés entre parents homozygotes. les populations F2, de rétrocroisements BC (backcross), d'haploïdes doublés (DH), de lignées recombinantes (RIL) et de lignées isogéniques (NIL), sont les plus utilisées (Doerge R., 2002 ; Collard *et al.*, 2005). Chez les plantes allogames ou les ligneuses pour lesquelles la longueur de cycle constitue un obstacle, ce sont les populations de la première génération F1 issus de croisement de génotypes ou clones hétérozygotes qui sont utilisés comme populations de cartographies. Les différents schémas de

développement de ces différents types de populations sont résumés sur la Figure 7 ci-dessous.

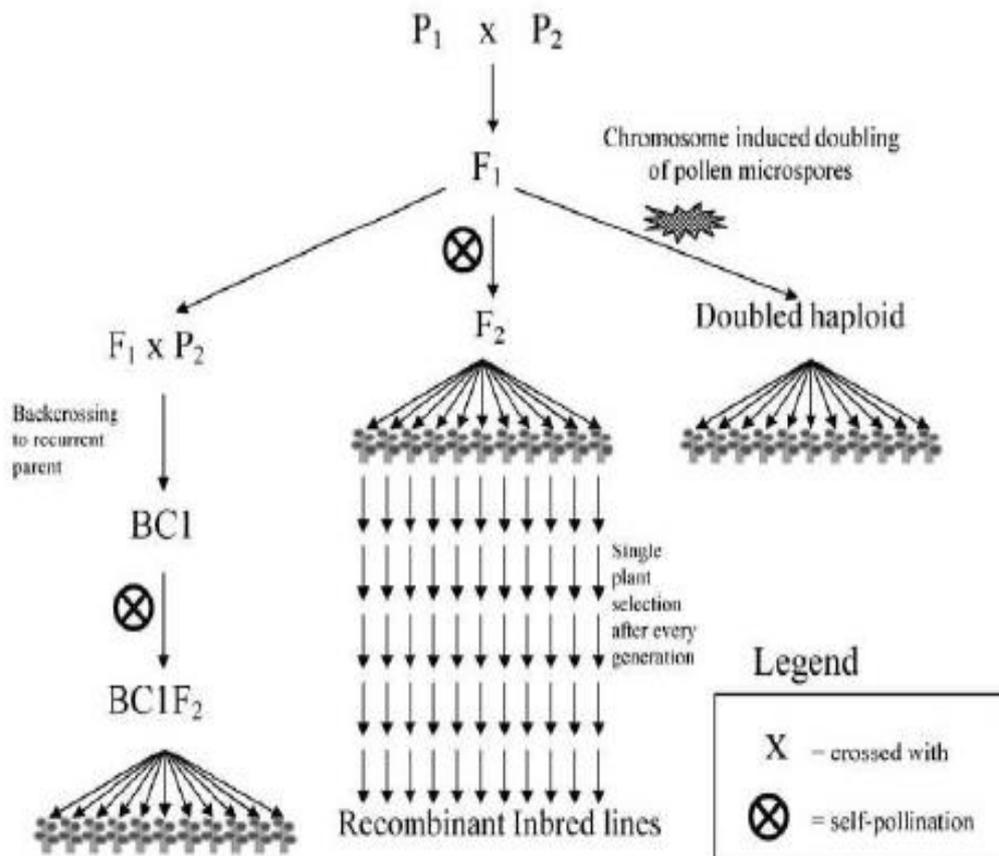


Figure 7: Types de populations biparentales utilisés pour la cartographie QTL (Collard *et al.*, 2005).

1.5.1.2. Détection de QTL par les méthodes d'analyses classiques

Le choix d'une méthode d'analyses QTL est conditionné par l'objectif de l'étude. Ainsi il s'avère nécessaire de connaître les principales caractéristiques de chaque méthode (Tableau I) afin d'optimiser le choix. Il en existe plusieurs méthodes d'analyse à savoir :

a) Analyse simple marqueur (single marker analysis): Les lois de base de la cartographie des QTLs ont été formulées par Soller en 1976. La plus simple est l'analyse simple marqueur qui n'est rien d'autre qu'une analyse de variance. Il s'agit d'une régression linéaire permettant d'apprécier le lien entre marqueur et le caractère étudié. Elle ne nécessite pas de carte génétique pour son effectivité. Cependant son inconvénient est qu'elle ne permet pas la détermination de la position du marqueur.

b) Cartographie d'intervalle (Interval Mapping) : Lander et Botstein (1989) ont été les premiers à décrire la méthode de cartographie par intervalle. Cette méthode utilise les génotypes à deux marqueurs flanquant la position d'intérêt pour définir la probabilité que le descendant ait reçu l'un ou l'autre des haplotypes d'un parent à la position testée. Elle nécessite une carte génétique et teste chaque point du génome comme position putative d'un QTL. Sa fiabilité est examinée suivant la méthode de maximum de vraisemblance basée sur un score appelé LOD score, qui explique la probabilité de présence d'un QTL par rapport à la probabilité d'absence de ce QTL en une position donnée du génome (Djedatin *et al.*, 2011). La caractéristique majeure de cette méthode s'est que des probabilités conditionnelles sont employées. Ainsi, les QTLs sont retenus en fonction de la valeur du LOD ; en général au seuil $LOD > 3$. Egalement un QTL est retenu que lorsque la probabilité de sa présence est au moins 1000 fois plus grande que celle de son absence (Lander et Botstein, 1989). L'insuffisance de cette méthode est son incapacité à détecter plusieurs QTL sur un même groupe de liaison.

c) Cartographie d'intervalles composés ou encore Composite Interval Mapping (Jansen, 1993 ; Zeng, 2004) : c'est une méthode qui permet de tester la position du QTL sans prendre en considération l'effet des autres QTL comme une variance résiduelle. Elle élimine donc tous les biais que peuvent engendrer les autres QTLs liés à celui dont la position est testée à un moment précis de l'analyse. Cette méthode est plus précise que les précédentes en ce sens qu'elle permet de prendre en compte la présence de plusieurs QTL sur un même groupe de liaison, sans aucun biais. Outre un gain de puissance, la méthode « composite interval mapping » permet généralement une meilleure précision d'estimation des paramètres, en particulier pour la localisation du QTL, avec des « pics » de LOD plus étroits (Charmet G., 2011).

d) Multiple Interval Mapping (Kao *et al.*, 1999) : Encore appelé Cartographie d'intervalles multiples, c'est une extension de la méthode cartographie d'intervalles composés. Elle permet la recherche simultanée d'un nombre quelconque de QTLs sur le génome. Comparativement aux méthodes précédentes, elle permet de disséquer l'architecture génétique d'un caractère car l'épistasie entre QTL, les valeurs génotypiques des individus, et les héritabilités des caractères quantitatifs peuvent être estimées (Djedatin *et al.*, 2011).

e) Cartographie par les méthodes bayésiennes : En statistique, deux approches différentes ont été développées pour l'étude des probabilités : les statistiques classiques et l'inférence bayésienne. L'approche bayésienne fait le choix de modéliser les résultats attendus en début de processus. Cette approche est utilisée pour la détection des QTLs (Wang *et al.*, 2005;

Bogdan *et al.*, 2004). Cette méthode à l'avantage de générer des multi-QTL offrant ainsi des possibilités de combinaison des QTLs, leurs positions et leurs effets.

Tableau I: Méthodes d'analyse QTL et leurs caractéristiques

METHODE D'ANALYSE	DESCRIPTION DE LA METHODE
Simple Marker Analysis (SMA)	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Principe de la régression linéaire ➤ Inclut le test-t d'ANOVA ➤ Pas besoin de carte génétique ➤ Position des marqueurs non précis.
Interval Mapping (IM)	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Donne les intervalles entre marqueurs ➤ Utilise le principe de LOD pour apprécier le lien entre un QTL et le phénotype ➤ Permet de tester l'hypothèse nulle ➤ Ne permet pas détecter les QTL proches sur le même chromosome
Composite Interval Mapping (CIM)	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Donne la position du QTL sans considérer le biais généré par les autres QTLs ➤ Prend en compte la présence d'autres QTL sans biais
Multiple Interval Mapping (MIM)	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Détecte plusieurs QTLs de façon simultanée ➤ Utilise les intervalles de marqueurs multiples ➤ Intègre les effets épistatiques
Bayesian Interval Mapping (BIM)	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Tient compte des données d'étude préalables ➤ Permet de nombreuses combinaisons de QTLs, position de QTL et effet de QTL

1.5.2. Cartographie de QTL par analyse associative : génétique d'association

1.5.2.1. Principe

La génétique d'association est aussi utilisée pour la détection des QTLs. Son principe est basé sur la recherche dans un ensemble de génotypes dont on ignore leur appartenance parentale, une association statistique entre la valeur du caractère étudié et les différents allèles au niveau des marqueurs ou des gènes candidats. Cette méthode permet d'étudier les différentes mutations qui peuvent intervenir chez les sujets. Comparativement aux méthodes classiques d'analyse QTL, la génétique d'association permet de gagner en temps en ce sens qu'elle ne nécessite pas de développement d'une population de cartographies qui est un processus long et coûteux ; ensuite cette méthode permet aussi une cartographie plus fine des polymorphismes candidats car elle exploite un historique d'événements de recombinaison accumulés pendant un grand nombre de générations pour chaque génotype de la population (Morgante et Salamini, 2003 ;

Durand, 2011). Elle permet également de suivre plusieurs allèles fonctionnels par locus (Djedatin *et al.*, 2011).

Les populations utilisées sont choisies pour représenter une large part de la diversité génétique pour l'organisme considéré. Il s'agit pour la plus part des cas des collections de centre de ressources génétiques, des lignées utilisées en sélection ou des populations mutagénisées.

Pour la détection de QTL par la génétique d'association, le déséquilibre de liaison (LD : Linkage Disequilibrium) des génotypes étudiés est le principal facteur à prendre en compte. Ainsi une détection fiable des QTLs, nécessite une forte densité de marqueurs moléculaires, une valeur élevée de LD et une population naturelle non structurée pour éviter les fausses associations génotype-caractère (Danan, 2009). La signification de l'association est basée sur un rapport de probabilité. Lorsque le LD est élevé, l'association marqueur-caractère peut être théoriquement forte avec un nombre de marqueurs moléculaires convenable. En revanche, lorsque le DL est faible, la puissance de détection d'un simple marqueur sera seulement étendue à une petite distance physique (Prithchard *et al.*, 2000 ; Djedatin *et al.*, 2011). De nos jours, les puces SNP permettent d'avoir un grand nombre de marqueurs qui couvrent l'ensemble du génome et ces marqueurs sont suffisamment proches pour exploiter le LD qui existe entre ces marqueurs et entre ces marqueurs et d'éventuels QTLs. De ce fait, lorsqu'une analyse d'association indique qu'un marqueur est significatif, l'hypothèse sous-jacente est qu'il existe un QTL, proche du marqueur, qui est en LD avec lui (Teyssède, 2011). L'association est dite directe si le polymorphisme observé est un locus de susceptibilité, ou indirecte si celui-ci se trouve physiquement proche du locus de susceptibilité et que leurs allèles sont statistiquement associés en raison du déséquilibre de liaison (LD). La génétique d'association s'est développée également selon différentes approches. Il s'agit de l'approche gène-candidat et l'approche génome entier.

1.5.2.2. Approche gène-candidat

L'approche gène-candidat consiste à cibler l'analyse de la diversité moléculaire au niveau de gènes candidats, de façon à inventorier toutes les formes alléliques présentes dans un échantillon donné et à rechercher les associations apparentes entre profil moléculaire et expression phénotypique. Ainsi, un choix préalable de gènes susceptibles de jouer un rôle dans l'étiologie du trait étudié. Ceci se fait, soit en choisissant des SNPs fonctionnels qui pourraient occasionner un changement dans la fonction de la protéine ou en choisissant des SNPs potentiellement en LD avec les variantes fonctionnelles (David *et al.*, 2006). Elle repose sur

une bonne connaissance de la physiologie et de la fonction du gène mis en examen et de ses interactions avec les autres partenaires.

1.5.2.3 Approche genome entier (Genome Wide Scan & Genome Wide Association Study)

L'approche génome entier consiste à génotyper la population avec un maximum de marqueurs très polymorphes, recouvrant la totalité du génome. Elle permet un balisage complet et sans à priori du génome, et tire avantage du déséquilibre de liaison (LD). Celui-ci vient du fait que les gènes sont liés entre eux par l'organisation physique des chromosomes. Se créent alors des propriétés d'association particulières entre les polymorphismes à des loci différents, avec une dépendance statistique globalement plus forte entre loci liés sur le même chromosome (David *et al.*, 2006). C'est une approche basée sur l'analyse de la liaison génétique entre chaque marqueur et le trait étudié. Par analogie avec le calcul du LOD score, la méthode Genome Wide Scan quantifie la liaison génétique entre chaque marqueur et le trait d'intérêt.

Le développement des technologies de séquençage et de génotypage à haut débit basées sur les "puces à ADN" a ouvert la voie à l'obtention rapide d'un très grand nombre de génotypes. Il est alors devenu facile de génotyper une large gamme de population avec un grand nombre de marqueurs. Cette opportunité technologique a ouvert la voie à l'approche "Genome Wide Association Study" (GWAS). C'est une méthode qui se résume à une étude d'association à très grande échelle ; autant d'analyses d'association que de variants génétiques analysés. Il consiste à génotyper le génome d'un grand nombre d'individus pour la plus part non apparentés à l'aide d'un grand nombre de marqueurs (pouvant atteindre 1 million). Les marqueurs SNP (single nucléotide polymorphism) sont en général les plus utilisés grâce à leur nature bi-allélique qui les rend plus accessibles au génotypage de masse au moyen des puces à ADN. La méthode consiste en des études d'association entre un allèle donné d'un SNP et le phénotype. Elle repose donc sur le déséquilibre de liaison génétique qui existe au sein du génome entre un allèle d'un marqueur génétique (SNP) et un variant génétique potentiellement impliqué dans l'expression du trait étudié (Vasseur, 2011).

1.5.2.3 Approches intégratives « cartographie QTL - génétique d'association »

Les dispositifs des méthodes classiques de détection de QTL et de génétique d'association peuvent être utilisés de façon conjointe afin de combiner les avantages des deux méthodes (Tableau II). L'utilisation conjointe deux approches permet d'évaluer le taux de faux positifs qui sont des QTLs statistiquement présents mais qui n'ont aucune réalité biologique (Djedatin

et al., 2011 ; Durand, 2011). Le principe de cette approche consiste à comparer les QTL détectés dans une série de croisements 2 à 2 entre des écotypes représentatifs de la diversité de l'espèce, et les locus détectés en génétique d'association dans la population qui contient aussi les parents des croisements utilisés pour la détection de QTL (Durand, 2011). Les types de populations développées sont entre autre les RIL (Recombinants Inbreds Lines) dites MAGIC (Multi-Parent Advanced Generation Inter-Cross) qui résultent de plusieurs cycles d'inter-croisement avant la série d'autofécondation pour la fixation des génotypes (Cavanagh *et al.*, 2008).

Un autre type de population dénommé NAM (Nested Association Mapping) est également utilisé dans cette approche. Ces types de populations sont obtenus par le croisement entre un grand nombre de lignées dites fondatrices avec une même lignée parentale. Une population NAM a fait déjà l'objet d'étude chez le maïs. Elle a été construite à partir de croisements entre une lignée commune et 25 autres lignées. Les individus issus des 25 croisements ont ensuite été autofécondés pendant plusieurs générations afin d'augmenter la taille de la population (Yu *et al.* 2008).

Tableau II: Avantages et inconvénients des différentes méthodes de détection QTL

METHODES	AVANTAGES	INCONVENIENTS
Détection de QTL	<ul style="list-style-type: none"> - Peu de marqueurs génétiques suffisent à parcourir un génome - Application directe en sélection assistée par marqueurs - Pas d'effet de la structure - Permet la détection d'allèles rares 	<ul style="list-style-type: none"> - Faible résolution: nombre de recombinaisons faible - Détection limitée aux allèles en ségrégation - Ne permet pas la distinction entre un gène pléiotrope et deux gènes proches
Génétique d'association: approche gène candidat	<ul style="list-style-type: none"> - Haute résolution 	<ul style="list-style-type: none"> - Nécessite une annotation fonctionnelle - Approche limitée aux gènes candidats identifiés
Génétique d'association: Approche génome entier	<ul style="list-style-type: none"> - Haute résolution - Détection sans a priori - Détection d'allèles communs 	<ul style="list-style-type: none"> - Faux positifs dus à la structure de la population - Faux négatifs après correction de la structure - Peu de puissance pour détecter les allèles rares ou à faible effet - Hétérogénéité génétique et allélique
Approche conjointe (Détection de QTL/Génétique d'association- génomique)	<ul style="list-style-type: none"> - Cartographie fine - Identification des faux positifs et des faux négatifs 	<ul style="list-style-type: none"> - Nécessite le phénotypage de plusieurs milliers d'individus - Nécessite de nombreuses populations de cartographie - Hétérogénéité génétique et allélique
Approche conjointe : (Nested Association Mapping) NAM	<ul style="list-style-type: none"> - Cartographie fine - Détection sans a priori - Haute densité de génotypage pour un faible nombre de lignées fondatrices 	<ul style="list-style-type: none"> - Phénotypage de plusieurs milliers d'individus - Hétérogénéité génétique et allélique - Importance du dispositif de croisements et du nombre de lignées fondatrices

Source : Bergelson et Roux, 2010

1.5.3. Cartographie QTL pour la résistance à la sécheresse du riz

Les travaux de la génétique classique entrepris dans les différents programmes de sélection ont permis une bonne compréhension du déterminisme génétique des caractères du riz. Mais ces connaissances étaient beaucoup plus cantonnées aux caractères mono ou oligogéniques (Courtois, 2007). Cependant l'avènement des techniques d'analyse moléculaire à la fin des

années 80 s'est traduit par un changement d'échelle dans les analyses génétiques. Ainsi l'identification de régions génomiques liées aux caractères quantitatifs tels que le rendement et la tolérance au stress chez les plantes a été facilitée grâce à la cartographie de QTL (Borbaet *et al.*, 2010). Cette technique est vite devenue une puissante méthode utilisée pour les analyses génétiques telles que l'analyse QTL des traits complexes sur le riz (Xiao *et al.*, 1996 ; Yano *et al.*, 1997). La première carte génétique du riz, fut établie par McCouch *et al.*, (1989) à partir d'une population F2 indica x japonica. Deux autres cartes plus fines ont été établies plus tard par Causse *et al.*, (1994) et Harushima *et al.*, (1998) respectivement à partir de populations issus des croisements interspécifique *O.sativa* x *O.longistaminata* et japonica x indica (Courtois, 2007). Les cartes génétiques ont permis de cartographier de nombreux gènes majeurs de résistance à des maladies, à des insectes et aux stress abiotiques. La sélection pour la tolérance aux stress abiotiques telle que la sécheresse est confrontée à d'énormes difficultés. En effet les sélectionneurs disposent de peu d'informations concernant le déterminisme génétique de la résistance à ce stress (Stuber, 1992). Ainsi l'étude de la sécheresse requiert une approche analytique de la contribution de ses différents composants par cartographie QTL.

Des études de cartographie QTL ont été menées afin de déterminer la base génétique de plusieurs traits relatifs à la tolérance à la sécheresse tel que l'ajustement osmotique (Robin *et al.*, 2003), la stabilité de la membrane cellulaire (Tripathy *et al.*, 2000), le contenu en acide abscissique (Quarrie *et al.*, 1997), la régulation des stomates (Price *et al.* 1997), l'état de l'eau contenue dans les feuilles (Courtois *et al.*, 2000; Kamoshita *et al.*, 2002) et la morphologie du système racinaire (Yue *et al.*, 2005).

Price *et al.*, (1997) et Courtois *et al.*, (2000) ont identifié des QTL associés à la teneur relative en eau, et à l'enroulement des feuilles du riz. Ces composantes permettent à la plante d'éviter une baisse de son potentiel hydrique.

Des QTL associés à la hauteur de la plante, le nombre de talles, le nombre de racines, le poids racinaire sec, sous stress hydrique ont été identifiés par Kanbar *et al.*, (2002).

Les caractéristiques des racines telles que l'épaisseur, la densité et la profondeur ont été associées aux caractères qui permettent à la plante d'éviter la sécheresse (O'Toole et Chang, 1979 ; Zhang *et al.*, 2001) ont identifiés des QTL associés à la morphologie et à l'indice de pénétration des racines en utilisant plusieurs populations de cartographie.

Kamoshita *et al.*, (2002) ont étudié les caractéristiques des racines du riz sous stress hydrique en utilisant une population de lignées recombinants. Ils ont identifiés 2, 12 et 8 QTL associés

respectivement à la biomasse végétative, la profondeur et l'épaisseur des racines avec des coefficients phénotypiques variant de 6 à 30%. De façon similaire, des QTL associés au système racinaire ont été également identifiés par Gomez *et al.*, (2009) Kanagaraj *et al.*, (2010).

Plusieurs études se sont intéressées aussi aux QTL associés aux composants du rendement sous stress hydrique. Babu *et al.*, (2003) a identifié 5 QTL associé au rendement grain sous haute pression de sécheresse. De même Zou *et al.*, (2005) a identifié 32 QTL associés au rendement grain du riz en étudiant une population issue du croisement Zhenshan 97B x IRAT109 sous différents niveaux de stress hydrique. Les études de Venuprasad *et al.*, (2011) ont permis d'identifier des QTL majeurs associés au rendement grain du riz sous stress hydrique en étudiant 5 populations de cartographie. Tous ces QTL sont situés sur le chromosome 1.

Lang *et al.*, (2013) ont révélé 4 QTL pour la tolérance à la sécheresse du riz en évaluant 229 lignées BC2F2 issues du croisement OM1490/WAB880-1-38-18-20-P1-HB. Deux QTL étaient associés à la longueur des racines (RL) et les deux autres au poids sec des racines (DRW) avec des coefficients de variations phénotypiques variant respectivement de 20,7 à 30.8% et de 6.2 à 3,4%.

Sangodele *et al.*, (2014) ont mené des études portant sur l'analyse des QTL pour la tolérance à la sécheresse associé aux caractères physiologiques et aux composants du rendement. L'étude a révélé 10 QTL associés à ces traits avec des coefficients de variations phénotypiques élevés. Henry *et al.*, (2014) ont identifié 2 QTL majeurs (*qDTY2.2* ; *qDTY4.1*) associés aux caractères physiologiques pour la tolérance à la sécheresse du riz.

Tout récemment Prakash *et al.*, (2015) ont identifié des marqueurs associés à l'Indice de sensibilité à la sécheresse « Drought Susceptibility Index » sur le riz. Sur un total de 66 marqueurs SSR testés, deux marqueurs (RM 202 ; RM 258) et deux QTL ont été identifiés comme étant associés au DSI. Les QTL sont localisés sur les chromosomes 10 et 11.

Vue la complexité du caractère, d'énormes d'efforts restent à fournir afin de pouvoir identifier des QTL associés à tous les traits contribuant à la résistance à la sécheresse du riz. Ainsi les paramètres tels que la transpiration reste à explorer.

**DEUXIEME PARTIE : DETECTION DU STRESS HYDRIQUE PAR
THERMOGRAPHIE INFRAROUGE ET PAR FLUORIMETRIE**

INTRODUCTION

Le stress hydrique affecte plusieurs variables physiologiques de la plante et est synonyme de baisse de la productivité pour les cultures de grande importance tel que le riz. Les paramètres biophysiques et physiologiques de la plante (photosynthèse, conductance stomatique, teneur en chlorophylle, potentiel hydrique, etc.), du fait de leur relation avec le statut hydrique de celle-ci, peuvent être utilisés comme des indicateurs de son état hydrique. L'utilisation de la température de surface dans le suivi de l'état hydrique d'un couvert végétal a vu le jour il y a plus de trente ans. L'évolution des techniques successivement développées est représentative des potentialités acquises ainsi que des limites persistantes de tels outils. Les premières études dans ce domaine ont mis en évidence des relations entre le stress hydrique, la température de couvert et des variables physiologiques, telles que la conductance stomatique (Idso et Reginato, 1982) ou encore le potentiel foliaire (Jackson, 1991). Depuis plus de vingt ans, la télédétection infrarouge thermique a permis de développer plusieurs outils de détection du stress hydrique. À travers des indices alliant des capteurs et des modèles tels que le CWSI (Crops Water Stress Index), la télédétection est utilisée pour répondre au besoin de dosage contrôlé des nouvelles pratiques agricoles et assurer une meilleure gestion de l'irrigation. Des appareils existants permettent de mesurer directement ces paramètres dans la culture, afin d'estimer ses besoins en eau et prévoir le rendement. Cependant à l'échelle des champs, ces mesures sont coûteuses en temps et délicates à mettre en œuvre (Luquet, 2002). Ces dernières années, la technique de la fluorescence chlorophyllienne est devenue omniprésente dans les études de stress hydriques chez les plantes (Saeidi *et al.*, 2015; Razavi, 2011 ;Guóth *et al.*,2009 ; Souza, 2004 ; Nyachiro *et al.*, 2001). Lorsqu'une plante subit un stress, la photosynthèse est perturbée. Or toutes les voies de désexcitation sont interdépendantes : si l'émission d'électrons est perturbée, la chaîne de transport détériorée, la dissipation d'énergie (chaleur ou fluorescence) augmente. L'intensité de la fluorescence est donc directement liée par une relation inverse au rendement photochimique. Il est donc permis de considérer la fluorimétrie comme un indicateur précis de l'état de la première phase de la photosynthèse, à savoir le piégeage de la lumière, le transport de l'énergie d'excitation au niveau des chlorophylles et l'émission d'électrons par le PSII. Dans le cadre de notre travail, nous allons précisément employer 2 techniques de phénotypage :

- mesure par thermographie infrarouge par l'utilisation du Crops Water Stress Index (CWSI) ;
- mesure de la fluorescence chlorophyllienne par l'utilisation du Drought Factor Index (DFI).

I. Matériel et Méthodologie

1.1. Sites d'étude

a) Le site de Banfora

Le site de Banfora est un bas-fond aménagé avec des diguettes en terre compactée. Il est situé dans la province de la Comoé (Figure 8), sur l'axe Bobo - Niangologo, frontière de la Côte d'Ivoire à 85 km de Bobo-Dioulasso. Il a pour coordonnées géographiques : $10^{\circ}37'50.13''\text{N}$; $04^{\circ}46'39.82''\text{O}$ et 300 m d'altitude.

b) Le site de Farako-Bâ

L'expérimentation a été conduite à la station de recherche agricole de Farako-Bâ à l'Ouest du Burkina Faso, située sur l'axe Bobo-Dioulasso-Banfora à 10 km au Sud-ouest de Bobo-Dioulasso de coordonnées géographiques ; ($11^{\circ}05'36.24''\text{N}$; $04^{\circ}19'58.83''\text{O}$).

c) Le site de la France (Montpellier-CIRAD)

Le CIRAD, Centre de coopération Internationale de Recherche Agronomique pour le Développement est situé à Montpellier. Ses coordonnées GPS sont : $43^{\circ}39'1.97''\text{N}$; $03^{\circ}52'8.23''\text{E}$ et 75 m d'altitude.

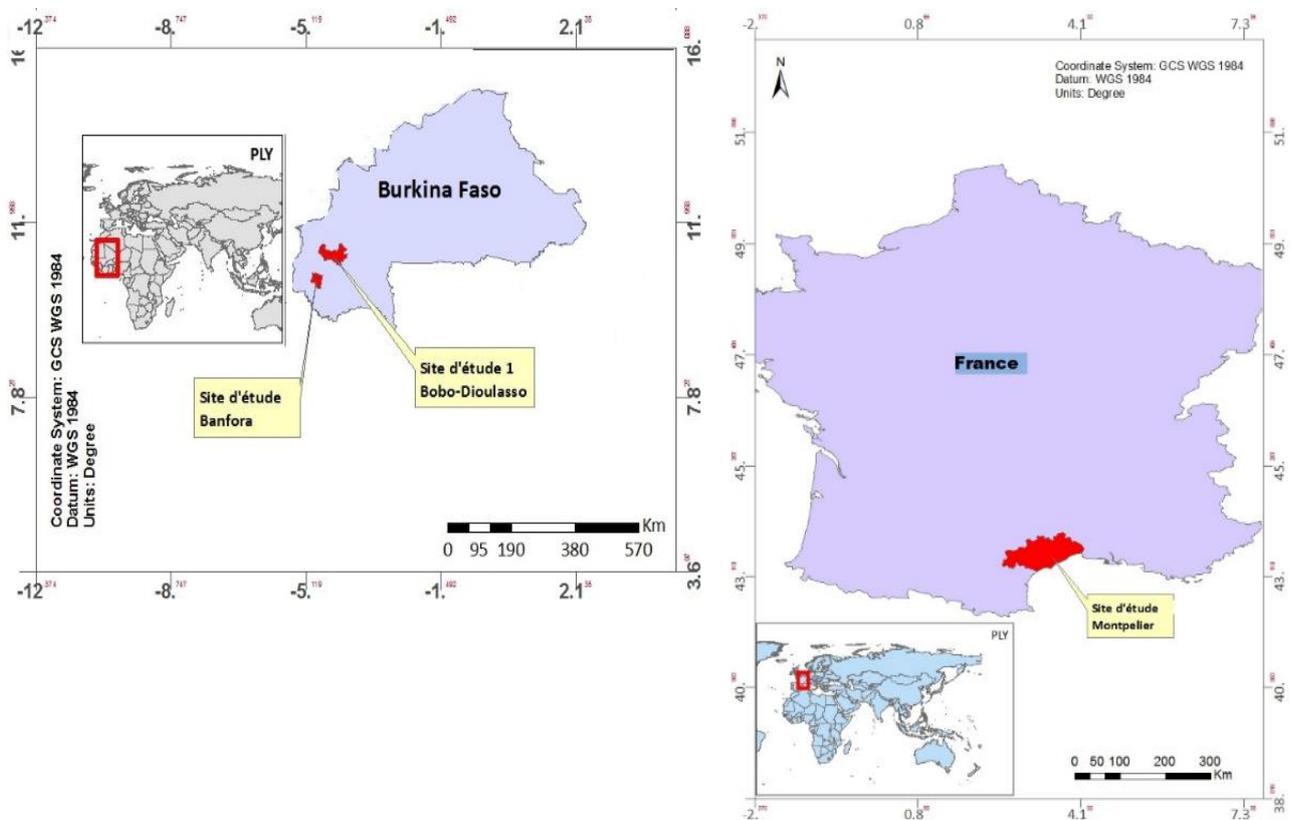


Figure 8: Cartographie des sites d'étude du Burkina Faso et de la France

1.2. Matériel

1.2.1. Matériel végétal

Le matériel végétal était composé de 18 lignées issues du croisement IR64 X B6144F-MR-6-0-0, et de 2 témoins que sont Apo qui est résistant et IR64 sensible à la sécheresse (Tableau III).

Tableau III: liste des 20 lignées utilisées

Numéros	Lignées	Numéros	Lignées
1	IRB-MR-208	11	IRB-MR-68
2	IRB-MR-167	12	IRB-MR-103
3	IRB-MR-108	13	IRB-MR-412
4	IRB-MR-463	14	IRB-MR-177
5	IRB-MR-278	15	IRB-MR-251
6	IRB-MR-349	16	IRB-MR-269
7	IRB-MR-130	17	IRB-MR-250
8	IRB-MR-232	18	IR64 Sensible
9	IRB-MR-420	19	B6144F-MR-6
10	IRB-MR-255	20	Apo Résistant

1.2.2. Matériel technique

Pour les mesures thermographiques, nous avons utilisé :

- une caméra infrarouge de marque : Infrared Analyzer NS9500 Standard software. NEC Avio Infrared technologies Co, Ltd; V. 2.0A; 2011. (Planche 1a).
- les stations météo de la gamme Vantage Pro2 du constructeur Davis Instruments sont des stations dites "semi-pro" et sont reconnues pour leur fiabilité et la qualité des mesures :
- une station météorologique Planche 1 (b et c) de marque : Vantage Pro2 version de base (6152EU) sont composées de deux éléments principaux, les capteurs extérieurs (ISS) et la console de réception. L'ISS permet de mesurer la température extérieure, l'humidité relative extérieure, les précipitations, la vitesse et la direction du vent ;
- un dispositif de normalisation de la température tapissé avec mèche sèche (1) et une mèche humide (2) tous coton.

Pour les mesures de la fluorescence chlorophyllienne, nous avons utilisé :

- Un fluorimètre de marque : Handy PEA (Hansatech Instruments, Norfolk, UK). (Planche 2a).
- Des clips (Planche 2b).



Planche 1: Photos de la caméra infrarouge (a) et de la station météorologique (b et c)

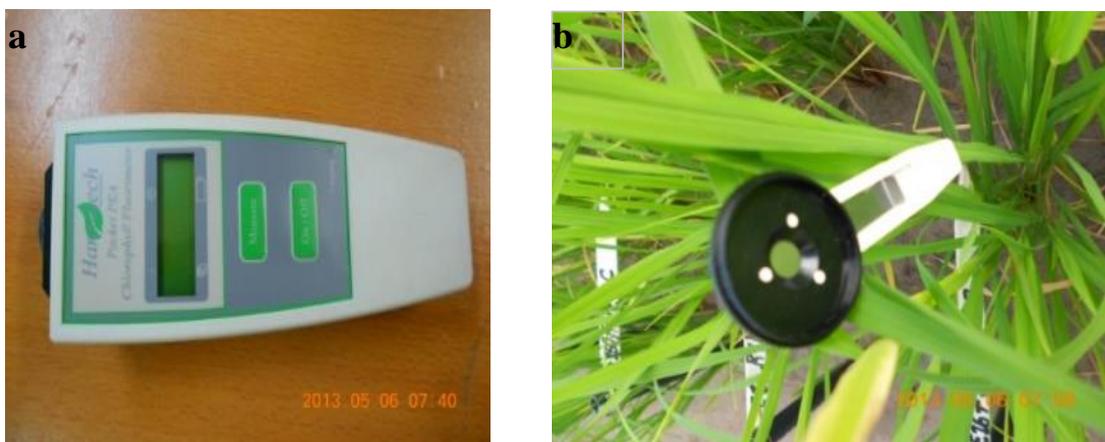


Planche 2: Photos du fluomètre (a) et du clip (b) utilisés

1.3. Méthodologie

1.3.1. Dispositifs expérimentaux

Les essais au champ ont été mis en place selon un dispositif en blocs complètement randomisés avec 4 répétitions et 2 traitements (contrôle et stress). Les écartements ont été de 20 x 20 cm entre les lignes et entre les poquets. 5 lignes de 2m par lignée et une allée de 1m entre les blocs. Pour les essais en serre des pots de 2 litres ont été utilisés. Le dispositif expérimental était des blocs complètement randomisés avec 5 répétitions et 2 traitements (contrôle et stress). Les pots étaient installés sur des tables et leur disposition était changée tous les deux jours afin d'uniformiser les conditions de stress.

1.3.2. Régime hydrique et mesures des traits physiologiques

Le stress hydrique cyclique de 2 semaines a été induit à 35 jours après levée par un arrêt total de l'apport en eau. Deux semaines après l'induction du stress hydrique, les mesures de température foliaire par thermographie infrarouge ont été effectuées sur les deux traitements entre 12h et 14h sur chaque site avec la caméra infrarouge thermique. Ces mesures ont été prises

au même moment que les mesures d'humidité du sol et les données de la station météorologique (température ambiante, humidité) de chaque site. Les mesures fluorimétriques ont été prises entre 8h et 10h en serre. A Banfrola et Farako-Bâ en conditions de champ les mesures fluorimétriques ont été prises la nuit entre 19h et 23h pour minimiser l'effet du rayonnement solaire et les variations de température.

1.3.3. Fertilisation

Comme fumure de fond le NPK= 15-15-15 a été appliqué à 200 kg/ha. La fumure de couverture urée à 46% appliquée à 100 kg/ha en deux fractions à 15 jours après semis et au 45ème jour après semis. Les mêmes dosages / ha ont été utilisés au champ et dans les pots.

1.3.4. Méthode de calcul du CWSI

Le CWSI a été calculé selon la méthode de Idso *et al.*, (1982) ci-dessous :

$$CWSI = \frac{(T_c - T_a) - D_2}{D_1 - D_2}$$

Avec $D_1 = A$; $D_2 = A+B$ VPD ; $(T_c - T_a) = B$; VPD: Déficit de Pression de Vapeur de l'air ; T_c = Température du couvert et T_a = Température ambiante.

$$CWSI(B) = \frac{AB}{AC}$$

La figure 9 montre une représentation graphique de l'indice du stress hydrique des cultures (CWSI) qui peut être calculé comme le rapport de la différence entre AB et AC. $CWSI = AB / AC$. Le point noir représente la différence mesurée entre les températures du couvert et l'air en relation avec VPD qui sont utilisés pour calculer le CWSI. (Figure adaptée de Idso *et Jackson al.*, 1981).

Son calcul fait appel à la régression des plantes bien alimentées en eau appelée ligne D2 (B) « non stressée » (figure 9). Le calcul de la ligne de base fait appel à la relation linéaire qui existe entre $[T_c - T_a]$ (B) et le VPD dans des conditions d'apport en eau maximale. Pour pouvoir comparer les CWSI des différents sites, nous avons regroupé les données de tous les essais dans la même base pour avoir la même ligne de base D1 (A) « du maximum de stress » et D2 (B) « non-stressée » pour tous les essais.

Le calcul du CWSI doit être théoriquement adapté selon les cas de figure car il n'a pas la même signification en fonction des conditions agro météorologiques (Jackson 1991).

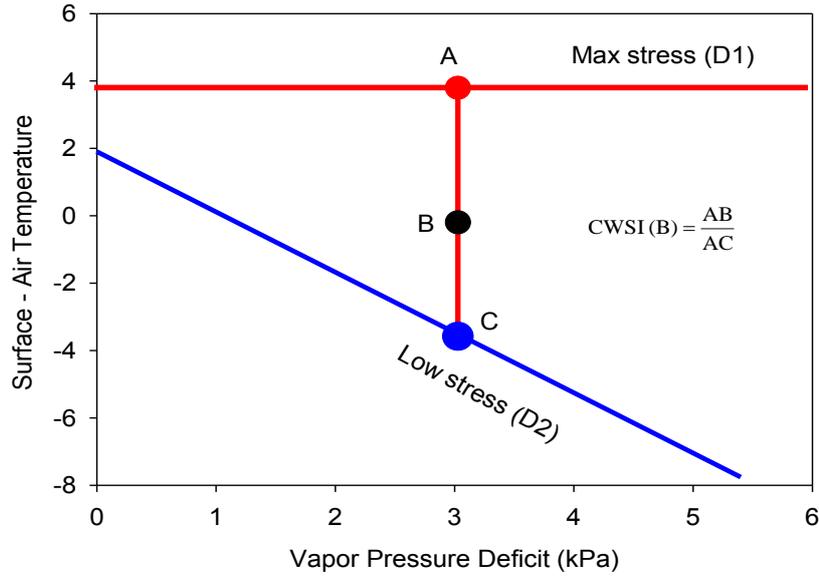


Figure 9: Représentation graphique du calcul du CWSI

1.3.5. Calcul du Drought Factor Index (DFI)

La fluorescence chlorophyllienne des feuilles adultes a été mesurée à la température ambiante avec le fluorimètre PEA les nuits de 19h à 24h pour les essais au champ. Pour les essais en serre, les mesures ont été prises de 7h à 9h. 4 à 6 clips sont placés par génotype sur la dernière feuille liguleuse. Après au moins 30 minutes d'adaptation à l'obscurité, les feuilles des plantes ont été exposées à un pulse lumineux fort (600 Wm⁻²) d'une seconde. Les mesures des Index de Performance sont notées. L'expression de l'Index de performance est dérivée par analogie à l'équation de Nernst qui est employée pour déterminer le potentiel redox d'un système.

$$PI_{ABS} = \frac{RC}{ABS} \times \frac{\phi P_o}{1 - \phi P_o} \times \frac{\psi_o}{1 - \psi_o}$$

$\Phi P_o/(1-\phi P_o)$: indiquant la performance des réactions photochimiques ou « light reactions »
 RC/ABS : le ratio entre la concentration des centres réactionnels et la chlorophylle,
 $\psi_o/(1-\psi_o)$ indiquant la performance des réactions non photochimiques liées au flux d'électrons.
 Le concept Drought Factor Index (DFI) présenté par Strauss *et al.*, (2006) a été utilisé pour l'identification des génotypes tolérants au stress hydrique. Le DFI assigne le degré d'importance de la réduction de l'index de performance (PI) pendant la période de déficit hydrique de deux semaines. DFI a été calculé par la formule : $DFI = \log A + 2\log B$. A est l'index de performance (PI) relatif au contrôle pendant la première semaine du déficit hydrique, B est l'index de performance relatif au contrôle à la fin de la deuxième semaine de déficit hydrique. Le PI relatif a été calculé comme $PI_{stress}/PI_{contrôle}$. Le DFI est présenté sur l'idée que les variétés tolérantes au déficit hydrique, capables de tolérer l'effet de stress pendant de longues périodes,

pourraient maintenir un PI plus élevé après un long terme de déficit hydrique que des variétés sensibles. Par conséquent, les variétés sensibles qui montrent la plus grande réduction de PI pendant les dernières étapes de stress auront également les valeurs les plus basses de DFI.

1.3.6. Caractères agro-morphologiques

Au total six (6) caractères agro-morphologiques ont été évalués à savoir:

- **le nombre de talles à 60 jours après semis (Talles) :** c'est une variable qui indique l'aptitude de la variété au tallage. C'est l'un des plus importants indicateurs d'un bon rendement en grains paddy car il détermine le nombre de panicules. Le comptage du nombre de talles à 60 jours après semis a été effectué sur 4 poquets choisis au hasard par parcelle élémentaire ;
- **la hauteur moyenne des plantes à maturité (Hauteur) :** la mesure de ce caractère a concerné 4 plantes par parcelle élémentaire. Cette mesure exprimée en centimètre sera effectuée à l'aide d'une règle graduée, de la surface du sol à l'extrémité de la plus haute panicule ;
- **le cycle semis-floraison 50% (CSF):** le CSF est le nombre de jours compris entre le semis et l'épiaison de 50% des talles ;
- **la Biomasse :** par répétition et pour chaque génotype, les feuilles, tiges et racines ont été séparées. Chaque fraction est introduite dans une étuve à 70°C pendant 72 heures. Cette opération a été effectuée à 50 jours après semis. La masse de la matière sèche de chaque fraction a été estimée grâce à une balance de précision et la masse de la matière sèche totale a été déterminée ;
- **le poids de 1000 grains (P1000g) :** c'est une composante importante du rendement. Il a été déterminé au laboratoire en pesant le poids de 1000 grains prélevés sur les grains obtenus par carré de rendement et par variété. Le poids est ajusté au taux d'humidité de 14% ;
- **le rendement à l'hectare (Rend) :** il est effectué en combinant les poids des grains (corrigé à 14% de leur taux d'humidité) du rendement poquet. Le rendement à l'hectare est obtenu par extrapolation du rendement parcellaire par variété.

1.4. Analyse statistique

Les images issues des caméras infrarouges ont été lues à l'aide du logiciel Infrared Analyzer NS9500 Standard. Toutes les données collectées ont fait l'objet d'une analyse de variance à l'aide du logiciel R. Les coefficients de corrélation entre les différents caractères ont été estimés en utilisant le logiciel XLSTAT pro 2016.

II. Résultats et discussion

2.1. Résultats

2.1.1. Températures foliaires des lignées

Les résultats des variations des températures des traitements dans les trois sites sont présentés dans la figure 10. Sur le site du CIRAD 2013 la moyenne des températures foliaires a été de $26,72 \pm 1,89^{\circ}\text{C}$ (contrôle) et $32,02 \pm 1,19^{\circ}\text{C}$ (stress). Au CIRAD 2014, la moyenne a été de $22,03 \pm 0,83^{\circ}\text{C}$ (contrôle) et $31,97 \pm 0,63$ (stress). Sur le site de Banfora 2014, les moyennes des températures foliaires ont été de $29,08 \pm 1,19^{\circ}\text{C}$ (contrôle) et $37,73 \pm 1,18^{\circ}\text{C}$ (stress). A Farako-Bâ 2014 la moyenne a été de $28,05 \pm 1,18^{\circ}\text{C}$ (contrôle) et $38,41 \pm 1,08$ (Stress). En conditions de serre (CIRAD 2013 et CIRAD 2014) il y a une variation d'environ $\pm 5^{\circ}\text{C}$ entre les traitements contrôle et stress. Dans les conditions de champs, la variation environne $\pm 8^{\circ}\text{C}$ entre les traitements stress et contrôle.

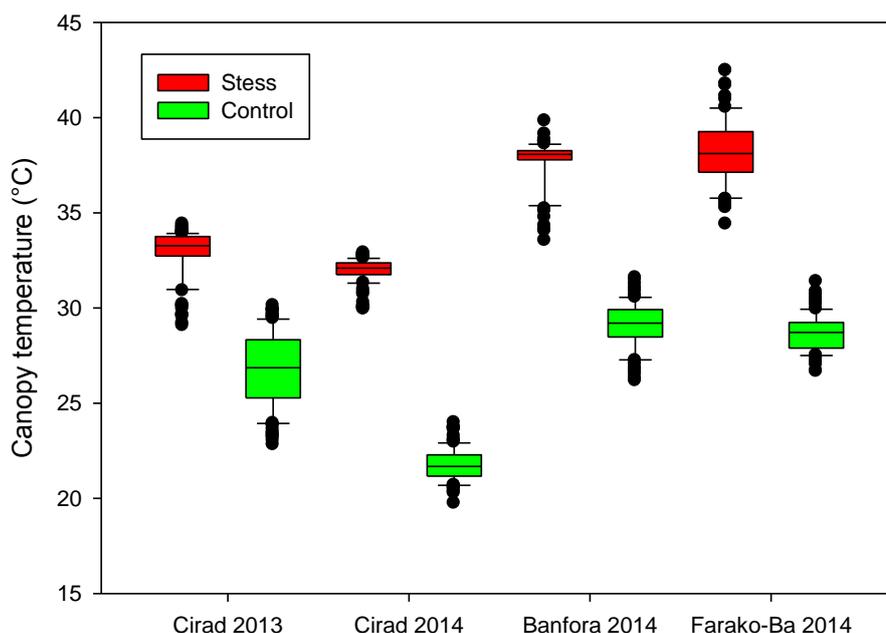


Figure 10: Box-plots des températures foliaires des 20 lignées

2.1.2. Estimation du CWSI relatif et absolu dans 4 situations différentes

Les résultats du calcul du CWSI (par site) sont présentés sur la figure 11. Comme les lignes de base étaient différentes dans chaque test (équations Ya, Yb, Yc et Yd), nous avons adopté une nouvelle approche pour comparer nos lignes de base en regroupant les résultats des 4 essais afin d'obtenir une ligne de base commune pour les 4 situations différentes sur les 3 sites. Cette ligne

de base commune permet de normaliser les 4 essais dans une même base de VPD. La ligne de base CWSI absolue a été calculée à partir de la régression des VPD par des traitements de contrôle Tc-Ta pour les 3 sites. Cette approche nous a permis d'ajuster les 4 tests dans un trapèze avec une ligne de base pour les 4 situations différentes (Figure 12).

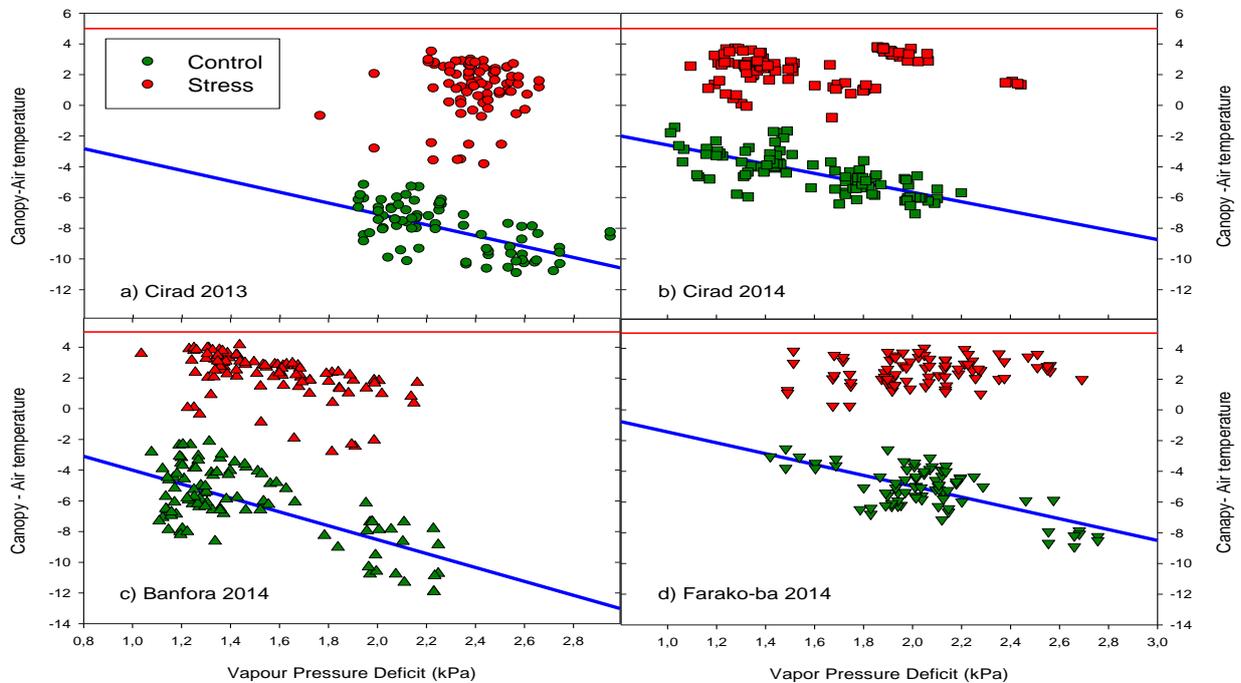


Figure 11: Relation entre le déficit de pression saturante (VPD, en kPa) et la température du couvert

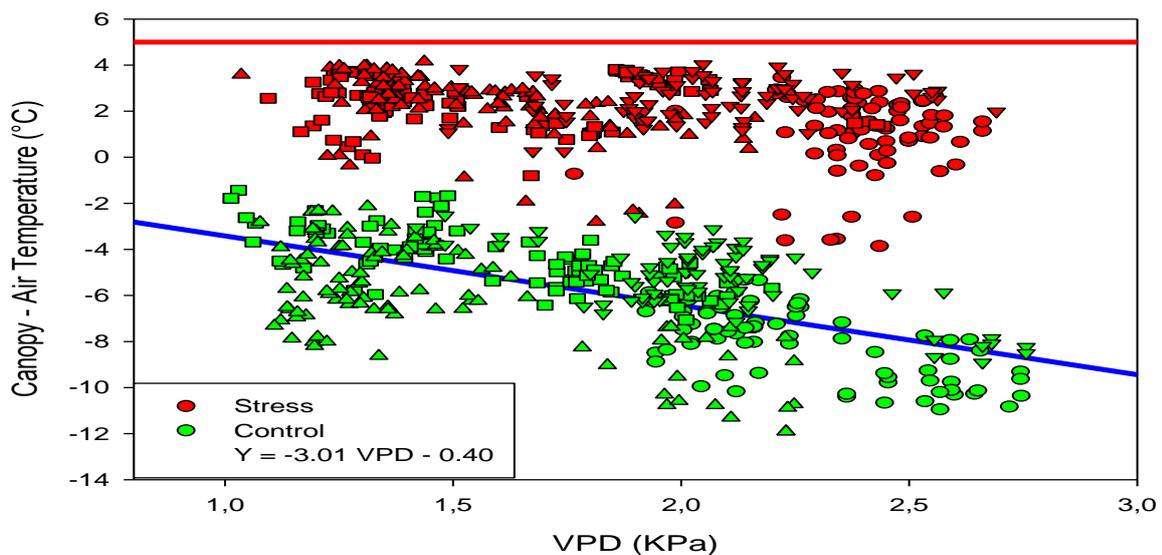


Figure 12: Corrélation entre le déficit de pression saturante (VPD kPa) et la température du couvert végétal

2.1.3. Résultats de l'analyse de variance du CWSI et DFI dans les 4 sites d'étude

Les résultats de l'analyse de variance des variables CWSI et DFI sont consignés dans le tableau IV. Dans les 4 environnements, les moyennes de CWSI varient de 0,170 à 0,768 et celles de DFI de -3,338 à -0,530. Les moyennes de CWSI des géotypes ont été de $0,249 \pm 0,083$ (CIRAD 2013); $0,374 \pm 0,118$ (CIRAD 2014); $0,322 \pm 0,091$ (Banfora 2014) ; $0,180 \pm 0,135$ (Farako-Ba 2014). Sur les trois sites, les résultats d'ANOVA montrent une différence hautement significative $P < 0.001$ entre les sites(S), entre géotypes (G) et l'interaction géotypes X sites (GXS). Pour les DFI des lignées, les moyennes ont été de -2.096 ± 0.54 ; -1.46 ± 1.04 ; -2.156 ± 0.806 ; -2.32 ± 0.803 respectivement pour le CIRAD 2013, CIRAD 2014, Banfora 2014 et Farako-Ba 2014. L'ANOVA des DFI indique une différence hautement significative $P < 0.001$ entre les sites(S), entre géotypes (G) et l'interaction géotypes X sites (GXS). Sur les 3 sites le témoin tolérant APO et la lignée IRB-MR-412 ont les meilleures valeurs de DFI et le témoin sensible IR64 est parmi les lignées susceptibles.

Tableau IV: Analyse de variance des variables CWSI et DFI en 2013 et 2014

Variabiles	Essais	Moyenne	Sites (S)	Genotypes (G)	G X S
CWSI	CIRAD 2013	$0,249 \pm 0,083$	***	***	***
	CIRAD 2014	$0,374 \pm 0,118$	***	***	
	Banfora 2014	$0,322 \pm 0,091$	***	***	
	Farako-Ba 2014	$0,180 \pm 0,135$	***	***	
DFI	CIRAD 2013	$-2,096 \pm 0,54$	***	***	***
	CIRAD 2014	$-1,46 \pm 1,04$	***	***	
	Banfora 2014	$-2,156 \pm 0,806$	***	***	
	Farako-Ba 2014	$-2,32 \pm 0,803$	***	***	

2.1.4. Evaluation des caractères agronomiques des géotypes à Banfora et Farako-ba

Les résultats de l'analyse de variance (ANOVA) des caractères agronomiques de Banfora et Farako-Ba 2014 sont consignés dans le Tableau V. Les moyennes des variables ont été de 279 ± 51 (talles/m²); 113 ± 5 (cycle semis 50% ou CSF-50%); 104 ± 7 (hauteurs en cm); 3280 ± 1509 (biomasse kg/ha) 21.5 ± 1.15 (poids de 1000 grains en g); 2358 ± 1256 (Rendement en kg/ha). L'ANOVA montre une différence très hautement significative entre les sites et les

génotypes pour toutes les variables. L'ANOVA de l'interaction GXS est très hautement significative (***) pour toutes les variables à l'exception du rendement qui est significatif (*).

Tableau V: ANOVA des traits agronomiques Banfora et à Farako-Ba (2014)

Lignées	Talles	Floraison	Hauteurs	Biomasse	P1000 g	Rendement
IRB_MR_208	287	115	99	3375	20.8	2244
IRB_MR_167	265	115	101	2457	20.8	2128
IRB_MR_108	247	111	105	3015	21.7	2196
IRB_MR_463	259	114	113	3648	20.5	2873
IRB_MR_278	303	112	103	2671	20.8	1732
IRB_MR_349	275	113	106	3045	21.2	2599
IRB_MR_130	224	117	106	2709	21.0	1666
IRB_MR_232	286	116	107	3217	21.3	2318
IRB_MR_420	287	115	105	2303	21.4	1832
IRB_MR_255	318	110	103	2353	22.6	1766
IRB_MR_68	247	112	98	2461	20.3	1653
IRB_MR_103	260	114	102	3108	20.4	2196
IRB_MR_412	352	111	104	6743	22.6	5423
IRB_MR_177	286	113	97	2641	23.5	1950
IRB_MR_251	276	117	96	2113	22.0	1499
IRB_MR_269	295	114	105	2384	21.5	1533
IRB_MR_250	249	110	109	2507	22.1	2033
IR64	285	110	100	2917	21.0	1685
B6144F_M_6	305	116	108	4684	22.6	3139
Apo	266	120	110	7593	21.9	5589
Moyennes	279 ± 51	113 ± 5	104 ± 7	3280 ± 1509	21.5 ± 1.15	2358 ± 1256
Sites (S)	***	***	***	***	***	***
Génotypes (G)	***	***	***	***	***	***
G X S	***	***	***	***	***	*

Talles = Nombre de talles/m²; **Hauteurs** = Hauteurs de plantes à maturité en cm; **Biomasse** = Poids de la matière sèche en kg/ha ; P1000g = Poids de 1000 grains en g; **Rendement** = rendement grains en kg/ha. * = Significatif; ** = Hautement significatif ; *** = très hautement significatif.

2.1.5. Corrélations entre le CWSI, DFI et les traits agronomiques

2.1.5.1. Estimation des coefficients de corrélation entre les variables

L'analyse de corrélation entre les traits a indiqué une corrélation positive et significative entre le nombre de talles/m² et le poids de 1000 grains, $r = 0.55$. Des corrélations significativement positives existent entre la hauteur des plantes et 4 variables (biomasse, rendement, CWSI et DFI). Respectivement $r = 0,46$; $r = 0,46$; $r = 0,45$; $r = 0,46$ (Tableau VI). Des corrélations très hautement significative existent entre la biomasse et 3 traits (rendement, CWSI et DFI) respectivement $r = 0,98$; $r = 0,91$; $r = 0,90$. Il en est de même que le rendement et le CWSI ($r = 0,95$) et le DFI ($r = 0,93$).

Les 2 variables physiologiques CWSI et DFI sont positivement corrélées ($r = 0,92$). Des corrélations négatives non significatives existent entre le poids de 1000 grains et le cycle semis

floraison 50% ($r = -0,108$) ; la hauteur des plantes et le nombre de talles ($r = -0,152$) ; la floraison et le nombre de talles ($r = -0,377$).

De l'étude des corrélations entre les DFI des 3 sites, il ressort des corrélations significativement positives entre des DFI sur les 3 sites (Figure 13). Le DFI du CIRAD 2014 est positivement corrélé aux DFI de CIRAD 2013 ; Banfora 2014 et Farako-Ba 2014. Pour les CWSI du CIRAD, il existe des corrélations très hautement significatives entre les CWSI observés en 2013 et 2014 ($r = 0,82$). Les mêmes tendances sont observées sur les CWSI de Banfora 2014 ($r = 0,81$) et Farako-Bâ 2014 ($r = 0,69$). Sur les 4 sites ce sont les mêmes lignées qui sont sensibles avec le témoin sensible (IR64) et les mêmes lignées qui sont tolérantes avec le témoin tolérant (Apo). La réponse des lignées est donc stable quel que soit l'environnement.

Tableau VI: Coefficient de corrélation de Pearson entre les variables

Variables	Talles	Floraison	Hauteur	Biomasse	poids1000g	Rendement	CWSI	DFI
Talles/m²								
Floraison (jrs)	-0,377							
Hauteur (cm)	-0,152	0,367						
Biomasse (kg/ha)	0,383	0,370	0,465					
poids1000 grains (g)	0,557	-0,108	0,008	0,400				
Rendement (kg/ha)	0,421	0,295	0,463	0,986	0,414			
CWSI	0,355	0,289	0,450	0,910	0,338	0,951		
DFI	0,400	0,305	0,467	0,903	0,352	0,937	0,919	

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$ NB: * = Significatif; ** = Hautement significatif; *** = très hautement significatif et NS = Non significatif

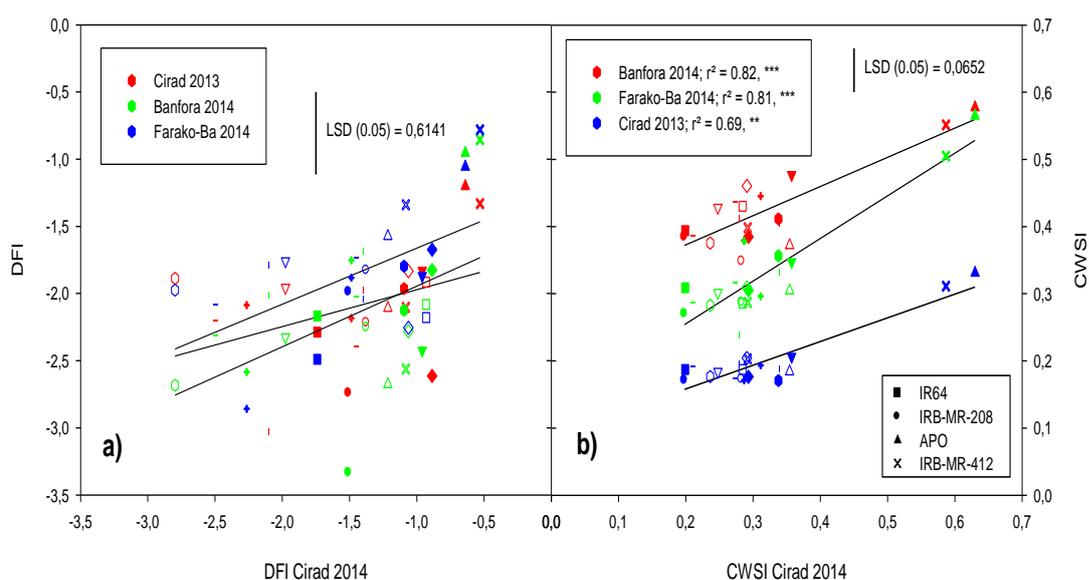


Figure 13: Relation entre les valeurs de CWSI et DFI des trois sites d'étude.

2.1.5.2. Analyse en Composantes Principales (ACP)

La figure 14 montre les rapports des variables avec les principaux axes F1 et F2. L'axe F1 (57.01% de l'inertie totale) et l'axe F2 (22.64% de l'inertie totale). Les variables CWSI, DFI, rendement et biomasse sont corrélés à l'axe F1 qui est un axe de productivité. Les talles /m², CSF_50%, la hauteur des plantes et le poids de 1000 grains sont corrélés à l'axe F2 qui est un axe de croissance. On constate que les variétés (IRB-MR412 et Apo) de la moitié droite de l'ACP sont tolérantes au stress hydriques et celle de la moitié gauche sont sensibles. Les variétés les plus proches de l'intersection des axes F1 et F2 ont une sensibilité intermédiaire au stress hydrique. Les 2 variétés tolérantes (IRB-MR412 et Apo) ont un fonctionnement différent.

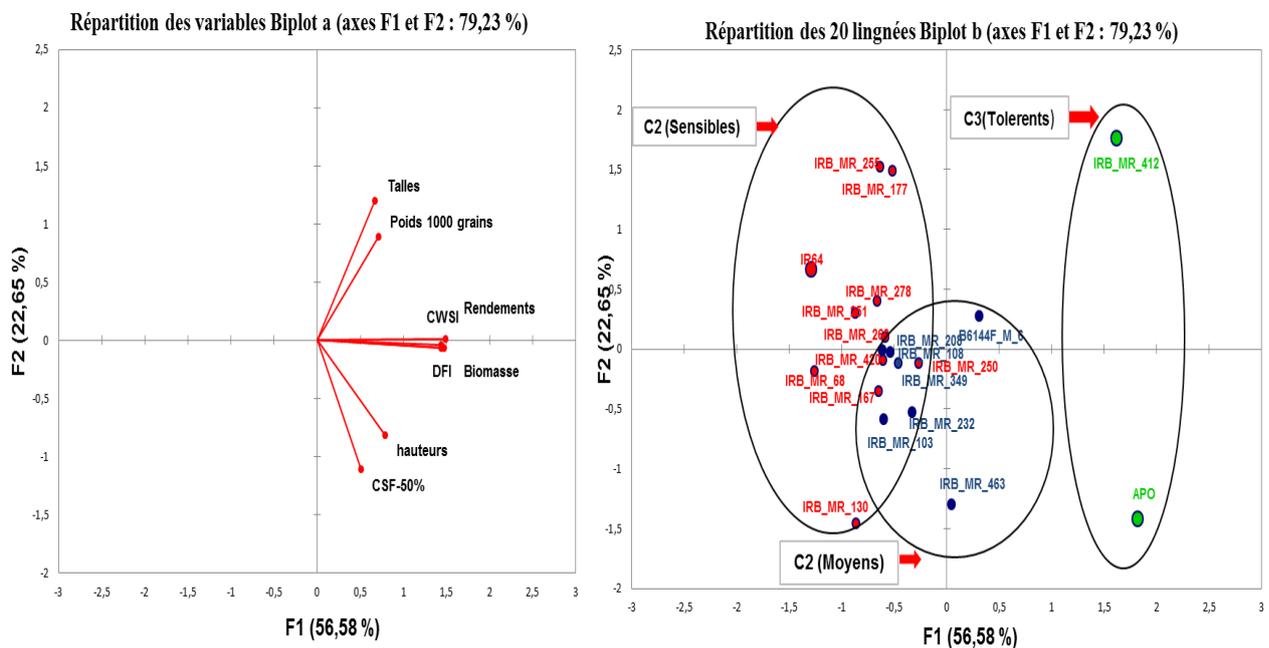


Figure 14: Analyse en composantes principales des variables physio-agronomiques sur les axes F1 et F2

2.1.6. Régression linéaire entre le rendement et CWSI, et entre le rendement et DFI

La figure 15 montre la régression entre le rendement et les caractères CWSI et DFI. On a de forts coefficients de régression linéaire entre le rendement et le CWSI d'une part et entre le rendement et le DFI d'autre part avec des valeurs respectivement de $r^2 = 0,826$ et $r^2 = 0,765$.

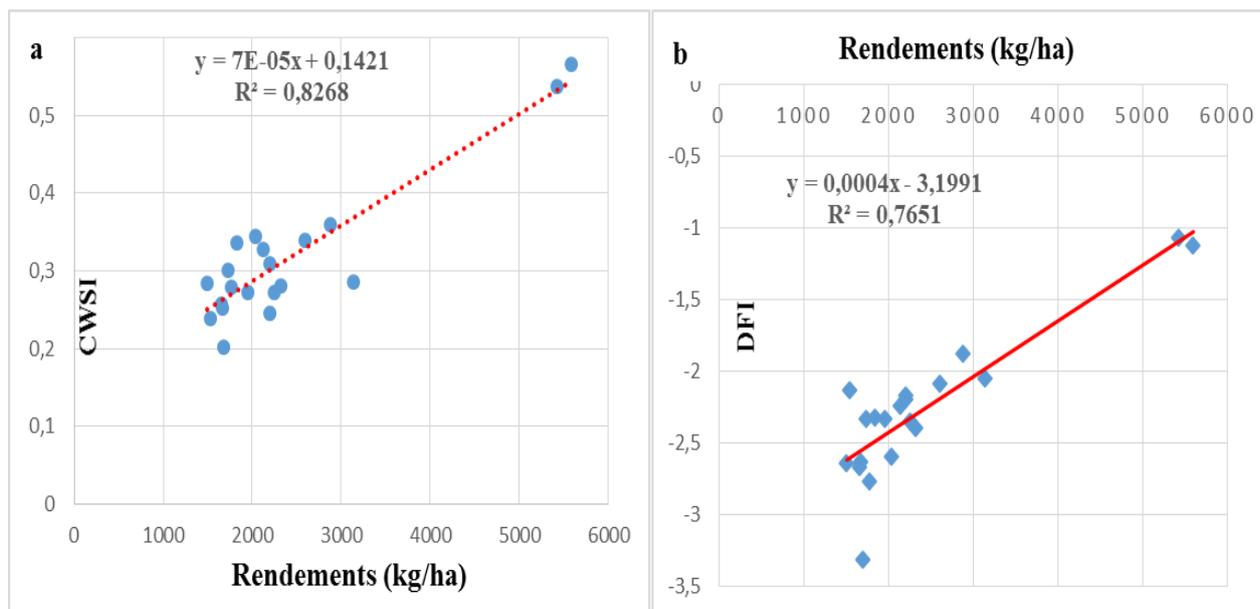


Figure 15: Régression linéaire entre le rendement et le CWSI et DFI

2.1.7. Classification Ascendante Hiérarchisée (CAH) des 20 lignées

La Classification Ascendante Hiérarchisée (CAH) des 20 lignées montre 3 classes distinctes pour le CWSI Figure 16a:

- une classe C1 (S) constituée de 13 génotypes caractérisée par une faible transpiration CWSI de 0,268 (sensible à la sécheresse)
- une classe C2 (M) avec 5 génotypes et une moyenne de CWSI = 0,342 (Moyennement sensible à la sécheresse)
- une classe C3 (T) composée de 2 génotypes avec une bonne transpiration CWSI = 0,552 (tolérante à la sécheresse).

La Classification Ascendante Hiérarchisée (CAH) des 20 lignées pour le DFI Figure 16b

Une classe C2 (S) constituée de 6 génotypes caractérisée par une moyenne de DFI = -2.199 (Sensibilité moyenne à la sécheresse).

Une classe C1 (M) avec 12 génotypes et un faible DFI (moyenne = -2.771) (Sensible à la sécheresse).

Une classe C3 (T) composée de 2 génotypes avec une moyenne de DFI = -1.068 (Tolérante à la sécheresse).

Selon les CAH des CWSI et DFI le témoin tolérant Apo et la lignée IRB MR-412 sont les plus résistant et la lignée IR64 sensible.

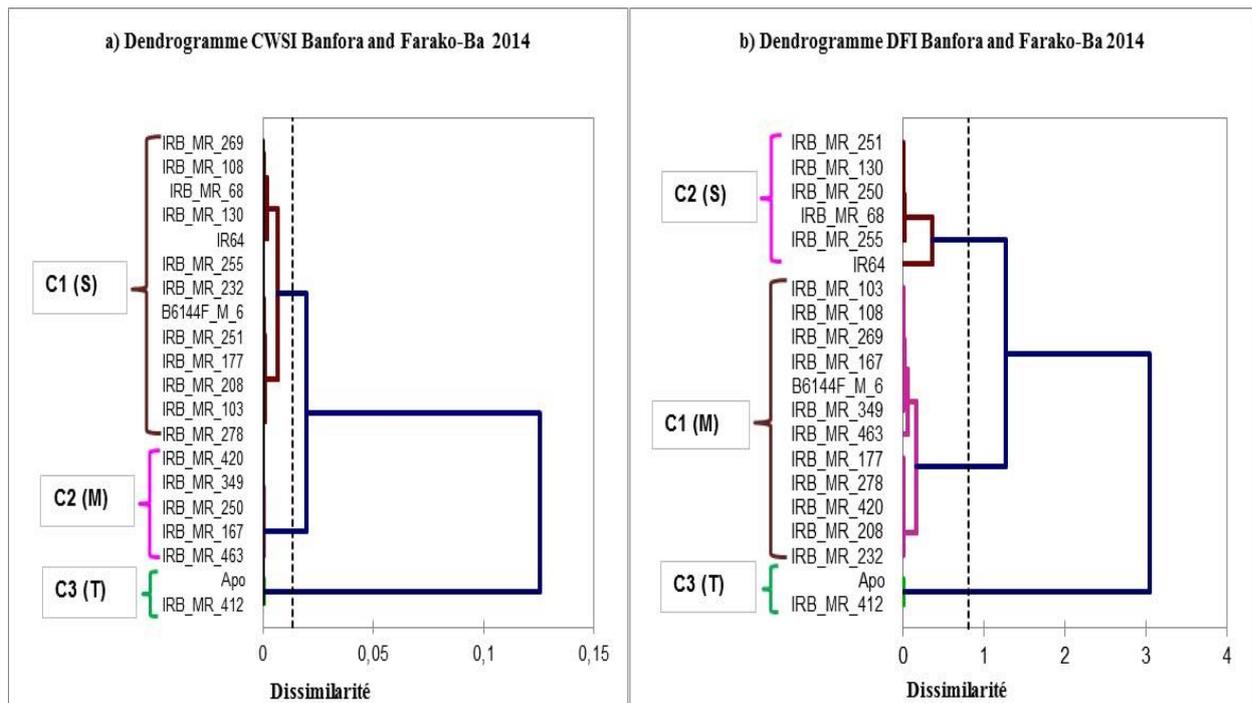


Figure 16: Dendrogrammes de la Classification Ascendante Hiérarchisée des 20 lignées

C = Classe, (S) = Lignées sensibles, (M) = Lignées à sensibilité intermédiaire et (T) = lignées tolérantes.

2.2. Discussion

L'analyse des résultats obtenus sur les températures foliaires montre des variations entre les températures des lignées. En conditions de serre (CIRAD 2013 et CIRAD 2014), il y a une variation d'environ ± 5 °C entre les traitements contrôle et stress. Dans les conditions de champs, la variation est d'environ ± 8 °C entre les traitements stress et contrôle. En conditions de stress hydrique, la température foliaire va augmenter considérablement et devient supérieure à la température de l'air, de sorte que la différence de température entre le couvert végétal et de l'air ($T_c - T_a$) devient un indicateur de l'état hydrique de la plante (Bariou *et al.*, 1985). Cette variation de température en condition de stress serait une résultante des effets de plusieurs caractéristiques biochimiques et morfo-physiologiques qui agissent au niveau des racines, des stomates et des feuilles (Tuberosa, 2012).

Les interactions génotypes par environnement étaient significatives pour tous les caractères agro-morphologiques et physiologiques en condition de stress hydrique. L'analyse de variance des traits agro-morphologiques a révélé des différences significatives entre les traitements et entre les génotypes. Ces résultats confirment que l'environnement a un effet considérable sur le comportement des lignées. Dans notre cas, le déficit de pression saturante (VPD) a été le principal facteur expliquant cette interaction génotype x site hautement significative.

En condition de sécheresse au champ, les lignées qui ont des faibles températures foliaires, utilisent plus l'eau disponible dans le sol pour éviter la déshydratation excessive (Reynolds *et al.*, 2007; Reynolds *et al.*, 2009; Tuberosa, 2012). Cependant, en raison de la méthode de mesure utilisée et la variation climatique, la température foliaire ne pouvait pas être utilisée pour comparer les lignées, ce qui nous a suscité l'utilisation du Crops Water Stress Index.

Il a été démontré que le Crops Water Stress Index, basé sur la mesure de la température foliaire est un bon indicateur de l'état hydrique des cultures (Testi *et al.*, 2008.). Dans notre étude, les résultats de ANOVA montrent une différence hautement significative entre les génotypes; les sites et les interactions génotypes x sites CWSI. Les CWSI répondent à une loi classique où sur les trois sites le témoin résistant APO a le meilleur indice de transpiration suivi d'une lignée IRB-MR-412 et le témoin sensible IR64 est parmi les CWSI les plus bas. Nos résultats sont similaires à ceux obtenus par Gontia et Tiwari (2008), Bijanzadeh (2012) et Bayoumi *et al.*, (2014) sur le blé.

La seconde méthodologie testée est la fluorescence chlorophyllienne par l'utilisation du Drought Factor Index (DFI). Le DFI a été utilisé pour cribler les 20 génotypes pour la tolérance à la sécheresse sur 3 sites et 4 situations différentes. Le témoin tolérant APO et la ligne IRB-MR-412 avaient les valeurs les plus élevées DFI et le témoin sensible IR64 a obtenu de faibles valeurs de DFI et classée parmi les lignées sensibles à la sécheresse. La méthode de la fluorescence chlorophyllienne par l'utilisation du Drought Factor Index répond également à la loi classique où dans 3 situations la lignée IRB-MR-412 a le meilleur indice de DFI suivi du témoin résistant APO. Le témoin sensible IR64 fait partie des lignées sensibles avec un faible indice de DFI sur les 3 sites. Nos résultats sont conformes à ceux obtenus par Strauss *et al.*, (2006) pour la tolérance au froid du blé ; Oukarroum *et al.*, (2009) pour la tolérance de l'orge à la sécheresse et Boureima *et al.*, (2012) pour la tolérance du sésame au stress hydrique.

De l'analyse de corrélation, il ressort que des corrélations très hautement significatives existent entre la biomasse et 3 traits (rendement, CWSI et DFI). De même les 2 variables physiologiques CWSI et DFI sont très fortement corrélées positivement. Ceci est confirmé par les forts coefficients de régression entre le rendement et le CWSI ($r^2 = 0,82$) et le rendement et le DFI ($r^2 = 0,76$). Nous pourrions prédire que si un trait physiologique fiable avec une forte héritabilité est utilisé comme critère de tolérance à la sécheresse, cela pourrait contribuer à accroître les rendements des cultures. Ces résultats montrent également que l'augmentation CWSI et du DFI pourrait augmenter simultanément le rendement des lignées en conditions de stress hydrique.

Des résultats similaires ont été obtenus par Gupta *et al.* (2001) ; Jatoi *et al.*, (2011) et Bayoumi *et al.*, (2014) sur le blé. Cette étude a montré des corrélations significativement positives entre le rendement et la hauteur des plantes et la biomasse. Aucune corrélation significative n'est observée entre CSF 50%, le poids de 1000 grains et les autres traits en conditions de stress hydrique. Ces résultats sont conformes à ceux de plusieurs études telles que le riz (Murthy *et al.*, 2011; Mohankumar *et al.*, 2011 ; Kumar *et al.*,2014).

CONCLUSION

La thermographie infrarouge et la fluorescence chlorophyllienne se sont révélés être des outils efficaces pour la détection précoce du stress hydrique du riz de bas-fond. Ce sont deux méthodes de phénotypage nous ont permis de quantifier l'effet du stress hydrique sur les traits physiologiques tels que la température foliaire et l'état des photosystèmes II. Notre étude montre clairement l'intérêt d'utiliser une ligne de base commune pour les mesures de thermographie de plusieurs sites ce qui permet d'harmoniser les calculs du CWSI. L'étude a également confirmé que, pendant la phase de reproduction, le stress hydrique peut affecter CWSI et le DFI à un degré significatif, donc un impact négatif sur le rendement. Des résultats de l'étude il ressort des corrélations significativement positives entre les caractères secondaires (CWSI et DFI) et quelques traits agronomiques (talles / m², hauteur des plantes, la biomasse, et le rendement). La combinaison des méthodes décrites nous a permis d'identifier précocement dans une population en ségrégation une lignée recombinante (IRB-MR-412) à haut rendement avec un niveau de tolérance à la sécheresse équivalente à celui du témoin résistant, résultat validé dans les essais sur le terrain. Comme la méthode a été validée sur 20 lignées et nous envisageons de l'utiliser pour phénotyper un panel de 250 lignées. À notre avis, cette étude montre clairement que les méthodes décrites, utilisées en combinaison, (température du couvert, l'utilisation de CWSI (corrigées des variations climatiques) et l'utilisation de fluorescence chlorophyllienne par DFI) peuvent être utilisés au champ pour un phénotypage à haut débit du riz, et éventuellement d'autres cultures, pour la recherche de la tolérance à la sécheresse. Afin de mieux cerner les mécanismes intervenant dans la gestion de l'eau par la plante du riz, des expérimentations multilocales ont été menées dans la partie suivante.

**TROISIEME PARTIE: EVALUATION ET ANALYSE DES MECANISMES
INTERVENANT DANS LA GESTION DE L'EAU PAR LE RIZ DE BAS-FOND**

INTRODUCTION

Le riz est sans conteste une des principales productions vivrières mondiales car il représente la base de l'alimentation d'une grande partie de population des pays les plus moins avancés.

D'origine semi-aquatique, le riz depuis sa domestication a colonisé un spectre d'écosystème très large (plateau, pluvial, pluvial irrigué, mangrove, etc..). Cette capacité à s'établir dans différents milieux rend compte d'un patrimoine génétique recouvrant divers mécanismes d'adaptation. Certains de ces mécanismes peuvent être utilisés pour améliorer la capacité de la plante à s'établir, croître, se développer et produire en conditions de sécheresse. Ces mécanismes doivent cependant être reliés au milieu et ne sont pas nécessairement un trait de résistance à la sécheresse en soi.

Les poches de sécheresse liées à la mauvaise répartition spatio-temporelle des pluies peuvent avoir un impact significatif sur les rendements grains du riz de bas-fond. Lorsque ce déficit de pluviométrie est systématique sur une région donnée, cette région devient une zone aride. Dans ce contexte, une plante tolérante à la sécheresse est celle qui permet d'atteindre une production aussi élevée que possible dans un scénario donné de sécheresse.

L'installation d'une sécheresse se manifeste par la combinaison d'une part, de la restriction de la disponibilité en eau du sol, et d'autre part de l'augmentation de la demande évaporatoire de l'air. Des géotypes soumis aux mêmes contraintes hydriques ne perçoivent pas de la même façon ces contraintes. Des mécanismes très variés, résumés par Tardieu *et al.*, (2007) entrent en jeu à des pas de temps différents. Une importante variabilité génotypique est associée à ces mécanismes chez la plupart des espèces cultivées. Selon son intensité et son apparition dans le développement de la plante, le stress hydrique peut entraîner ou non une modification des processus de croissance. La réaction d'une plante face à un déficit hydrique dépend de la capacité de ses organes à maintenir leurs fonctions physiologiques (Morgane, 1984).

Dans le cas de riziculture dans les bas-fonds sans maîtrise d'eau, la production est quasi dépendante des pluies. La croissance de la plante s'effectue par l'absorption racinaire pour élaborer de la biomasse végétale par le processus de la photosynthèse.

Dans ce Chapitre, les activités sont focalisées sur l'évaluation et l'analyse des mécanismes intervenant dans la gestion de l'eau par la plante.

I. MATERIEL ET METHODES

1.1. Sites d'étude

Les expérimentations ont été conduites dans cinq sites : Bénin (Cotonou-AfricaRice Center) ; Burkina Faso (Banfora et Bobo-Dioulasso (Farako-Bâ) ; France (CIRAD-Montpellier) ; Philippines (IRRI Los-Bagnos) comme le montre la figure 17.

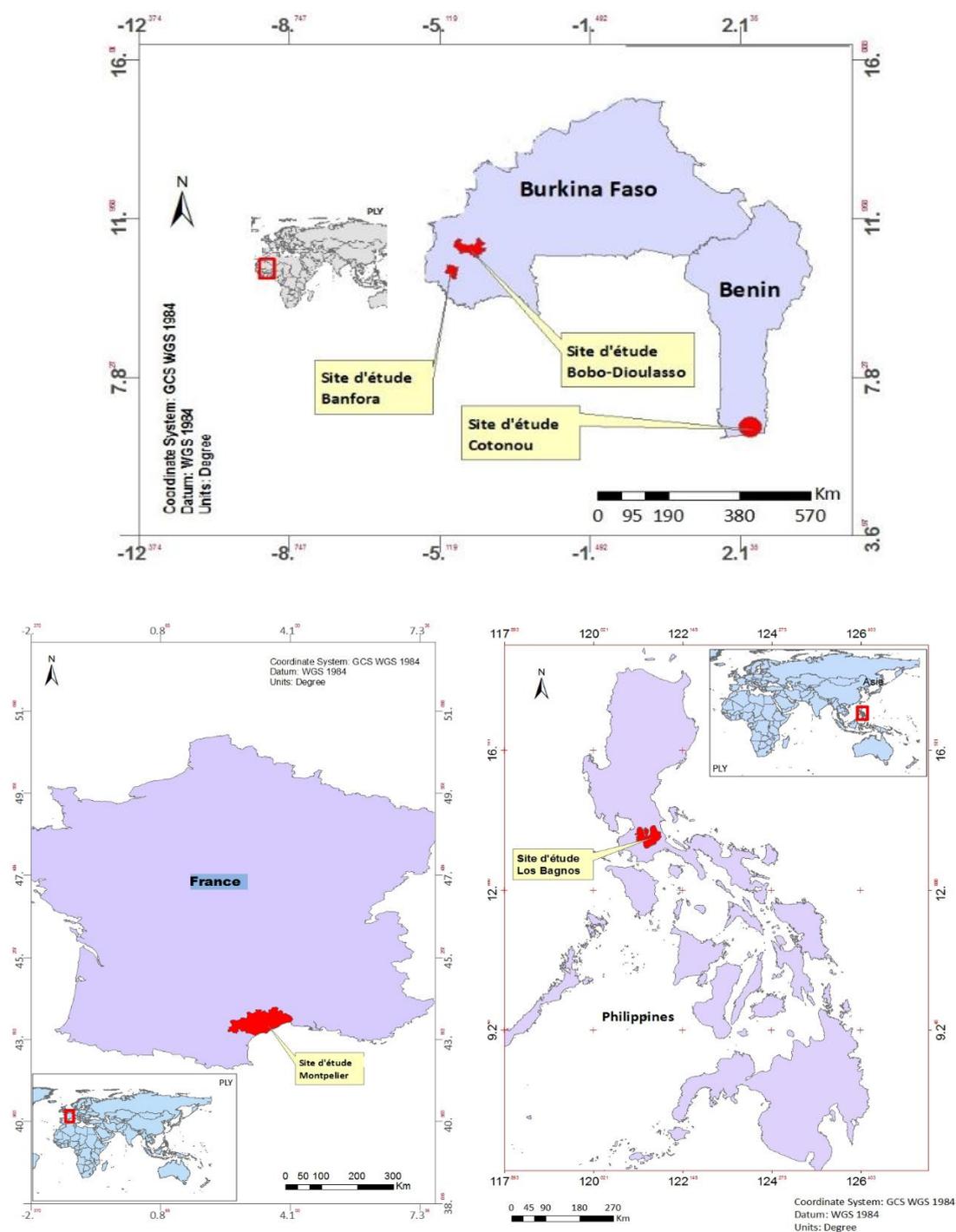


Figure 17: Localisation des sites d'étude au Bénin, au Burkina Faso, en France et aux Philippines

1.1.1. Site du Bénin

Les expérimentations ont été conduites à AfricaRice situé sur la station IITA-Cotonou. Ce site expérimental (06°25'9.64''N ; 02°19'42.14''E et 21m d'altitude), se trouve dans le département de l'Atlantique (Sud Bénin) précisément dans la commune d'Abomey-Calavi à 12 kilomètres au Nord-Ouest de Cotonou.

1.1.2. Sites du Burkina Faso

a) Le site de Banfora

Le site de Banfora est un bas-fond aménagé avec des diguettes en terre compactée. Il est situé dans la province de la Comoé, sur l'axe Bobo-Niangologo, frontière de la Côte d'Ivoire à 85 km de Bobo-Dioulasso. Il a pour coordonnées géographiques: 10°37'50.13''N ; 04°46'39.82''O et 300 m d'altitude.

b) Le site de Farako- Bâ

L'expérimentation a été conduite à la station de recherche agricole de Farako-Bâ, située sur l'axe Bobo-Dioulasso-Banfora à 10 km au Sud-ouest de Bobo-Dioulasso de coordonnées géographiques ; (11°05'36.24''N; 04°19'58.83''O).

1.1.3. Site de Montpellier en France

Le CIRAD, Centre de coopération Internationale de Recherche Agronomique pour le Développement est situé à Montpellier. Ses coordonnées GPS sont : 43°39'1.97''N ; 03°52'8.23''E et 75 m d'altitude.

1.1.4. Site d'étude des Philippines

Le site de l'IRRI (International Rice Research Institut) à Los Bagnos est situé entre Southern et Laguna à 63 km au sud de Manilla. Ses coordonnées GPS sont : (10°21.86''N ; 121°15'33.99''E et 100 m d'altitude).

1.2. Matériel végétal

Le matériel végétal est composé de 18 lignées issues du croisement IR64 X B6144F -MR-6-0-0, et 2 témoins : Apo qui est résistant et IR64 sensible au stress hydrique. Cf liste matériel végétal deuxième partie.

1.3. Méthodes

1.3.1. Dispositifs expérimentaux

Les expérimentations ont été conduites en serre et aux champs pour cette étude. Au total 9 expérimentations ont été conduites durant les années 2013 et 2014 (Tableau VIII et Planche 3). Le dispositif expérimental utilisé est un bloc complétement randomisé à 5 et 4 répétitions respectivement pour les expérimentations en serre (essais N°4 ; 5 et 6) et les expérimentations au champ (essais N°1 ; 2 ; 3 ; 7 ; 8 et 9). Les écartements étaient de 20 x 20 cm entre les poquets et les lignes de semis. La distance inter-bloc était de 2m. Deux types de traitements (control et stress) ont été appliqués dans tous les essais. Pour les essais sur la capacité d'extraction d'eau des racines, on attend que le sol des pots soit complètement colonisé par le système racinaire (35ème jours après levée) pour arrêter l'irrigation. Les mesures des traits agro-morphologiques et la caractérisation du système racinaire ont été prises en conditions de stress et en conditions optimales. Les mesures des traits physiologiques (Capacité d'extraction d'eau des racines, CWSI et DFI) ont été prises en conditions de stress. La densité stomatique et la teneur en chlorophylle ont été prises en condition optimale de culture.

Tableau VII: Détails des expérimentations conduites en 2013 et 2014 par site

Années	N°	Types d'essais	Sites	Date de semis	Date de récolte
2013	01	Capacité d'extraction de l'eau par les racines	Bénin-AfricaRice	14 /03	22 /05
2013	02	Mesure surface foliaire et matières sèches (tiges, feuilles, racines, panicules)	Bénin-AfricaRice	14 /03	06 /05
2013	03	Mesure des caractères agro-morphologiques	Bénin-AfricaRice	14 /03	25 /07
2013	04	Mesure du CWSI et DFI	France- Cirad	08 /10	17 /12
2014	05	Mesure du système racinaire.	Philippines- IRRI		
	06	Mesure du CWSI et DFI	France- Cirad	09 /09	27 /10
		Taux de chlorophylle	France- Cirad	09 /09	27 /10
2014		Mesure de la densité des stomates	France- Cirad	09 /09	27 /10
2014	07	Mesure des caractères agro-morphologiques, du CWSI et du DFI	Burkina-Banfora	05 /02	12 /07
2014	08	Mesure des caractères agro-morphologiques, du CWSI et du DFI	Burkina-Farako-Ba	21 /02	24 /07
2014	09	Capacité d'extraction de l'eau par les racines	Burkina-Farako-Ba	21 /02	28 /04



Essai n°1 photo a et b : capacité d'extraction d'eau des racines à Farako-ha



Essai n°5 photo c et d : mesures sur la caractérisation du système racinaire dans les tubes cylindriques.



Essai n°6 photo e et f : mesures du CWSI et DFI en serre à Montpellier.



Essai n°7 photo g et h : mesure des caractères agro-morphologiques, du CWSI et du DFI à Banfora

Planche 3: Illustration des essais n°1, n°5, n°6 et n°7

1.3.2. Conduites des expérimentations

- **Semis**

Des semis directs à 3 grains par poquet/pot ont été pratiqués sur tous les essais suivis du démariage à un plant par poquet/pot 15 jours après semis (les plants les plus vigoureux ont été choisis).

- **Le régime hydrique:**

L'essai a été répété avec un essai témoin inondé (par arrosage) jusqu'à la récolte et un essai avec un stress cyclique où l'irrigation s'est arrêtée au 35^{em} jour après semis jusqu'à l'enroulement des feuilles.

- **La fertilisation :**

Comme fumure de fond le (NPK= 15-15-15) a été appliqué à 200 kg/ha. La fumure de couverture urée à 46% appliquée à 100 kg/ha en deux fractions à 15 jours après semis et au 45^{eme} jour après semis. Les mêmes dosages / ha ont été utilisées au champ et dans les pots.

Pour cette étude, les activités des expérimentations se sont réalisées sous conditions semis contrôlés (serres, Ros) et généralement en pot. Le sol utilisé est représentatif des conditions naturelles (sol de bas-fonds). Dans les expérimentations de Cotonou (Caractérisation agro-morphologique, surface foliaire, et l'essai sur la capacité d'extraction d'eau des racines), le ROS « Rainout Shelter» a été utilisé.

Pour les semis en pots à AfricaRice au Benin, 240 pots de 2 litres ont été utilisés dont 80 pots par essai (Caractérisation agro-morphologique, surface foliaire, et l'essai sur la capacité d'extraction d'eau des racines). Le même dispositif a été mis en place au Burkina Faso à Farako-Bâ. Les pots de 2 litres ont été remplis avec 2300 g de sol de bas-fond hydro morphe. Les pots utilisés à cet effet n'ont pas été perforés. Ainsi, l'eau d'arrosage s'accumule entraînant une saturation du sol en eau dans les pots sans stagnation.

Concernant les essais en serre en France - CIRAD 200 pots de 1 litre ont été utilisés. Aux Philippines pour la caractérisation du système racinaire 200 tubes cylindriques de 20 cm de diamètre sur 1m de hauteur ont été utilisés.

1.3.3. Observations et collecte des données

Trois types de collecte des données ont été effectués. Il s'agit (i) des caractères agro-morphologiques, (ii) le système racinaire et (iii) les traits physiologiques. En fonction du type d'expérimentation, les types de variables à évaluer diffèrent comme indiqué dans le tableau IX.

Les caractères agro-morphologiques

Au total dix (10) caractères ont été évalués à savoir:

- **Le nombre de talles à 55 jours après semis (Talles) :** c'est une variable qui indique l'aptitude de la variété au tallage. C'est l'un des plus importants indicateurs d'un bon rendement en grains paddy car il détermine le nombre de panicules. Le comptage du nombre de talles à 60 jours après semis a été effectué sur 4 poquets choisis au hasard par parcelle élémentaire.
- **La hauteur moyenne des plantes à maturité (Hauteur) :** la mesure de ce caractère a concerné 4 plantes par parcelle élémentaire. Cette mesure exprimée en centimètre a été effectuée à l'aide d'une règle graduée, de la surface du sol à l'extrémité de la plus haute panicule.
- **Le cycle semis-floraison 50% (CSF):** c'est le nombre de jours compris entre le semis et l'épiaison de 50% des talles.
- **La surface foliaire :** La surface foliaire a été déterminée au 50^{ème} jour après semis au tallage maximum. La surface foliaire de l'ensemble des feuilles a été mesurée pour chaque plante. L'appareil utilisé pour déterminer la surface foliaire est le planimètre (modèle LI-3000A; LI-COR, USA). Les valeurs de sortie donnent une surface foliaire totale en centimètre carré (cm²). Le principe de fonctionnement du planimètre est en annexe.
- **La masse de la matière sèche :** Par répétition et pour chaque génotype, les feuilles, tiges et racines ont été séparées. Chaque fraction est introduite dans une étuve à 70°C pendant 72 heures. Cette opération a été effectuée à 50 jours après semis. La masse de la matière sèche de chaque fraction a été estimée grâce à une balance de précision et la masse de la matière sèche totale a été déterminée.
- **L'épaisseur des feuilles (SLA) :** Exprimée en mètre carré par kilogramme au 50^{ème} jour après semis, la surface spécifique des feuilles est le rapport entre la surface foliaire et la masse de la matière sèche des feuilles.
- **La Densité des stomates :** Deux préparations microscopiques d'empreintes d'épiderme sont réalisées, sur une feuille de riz (dernière feuille liguleuse): l'une de la face supérieure, l'autre de la face inférieure. A l'aide d'une goutte de vernis incolore étalée sur les 2 faces de la feuille, les empreintes ainsi réalisées et déposées sur une lame avec les références de

la lignée. Un microscope électronique relié à la caméra (Utilitaire/Scope photo), permet de compter le nombre de stomates sur chaque face de la feuille.

- **Le poids de 1000 grains (P1000g) :** c'est une composante importante du rendement. Il a été déterminé au laboratoire en pesant le poids de 1000 grains prélevés sur les grains obtenus par carré de rendement et par parcelle. Le poids est ajusté au taux d'humidité de 14%.
- **Le rendement à l'hectare (Rend) :** il est effectué en combinant les poids des grains (corrigé à 14% de leur taux d'humidité) du rendement poquet. Le rendement à l'hectare est obtenu par extrapolation du rendement parcellaire par variété.
- **Evaluation de la teneur en chlorophylle (Ch g/l) :** Les chlorophylles ont été dosées selon la méthode de Mac Kibbey (Bruisnsma, 1963). On mesure la densité optique à 645 nm et à 663 nm d'une solution de chlorophylles dans l'acétone à 80%. Environ 100 mg de matière fraîche sont prélevées sur la dernière feuille ligulée. La formule est la suivante : Chlorophylle (g/l) = $0.0202 * DO_{645} + 0.008 * DO_{663}$ où *DO* = densité optique On ramène à 20 ml, puis en g de matière fraîche

Evaluation du système racinaire dans les tubes cylindriques.

Les tubes cylindriques de 1m de long sur 20 cm de large contenant des enveloppes en sachets plastiques sont remplis de terre de bas-fond compactée. L'essai est irrigué normalement depuis le semis. 33 jours après semis l'irrigation est arrêtée pour mettre les tubes à la capacité au champ. Au 35^{ème} jour après semis, les bouts des tubes cylindriques sont enveloppés avec un film plastique de telle sorte que toute perte d'eau dans les tubes soit faite par absorption par les racines et transpiration par les feuilles. Les pots sont pesés chaque 72h pour voir le poids de l'eau perdu par lignée. Un ordinateur est relié à une bascule pour permettre de recueillir directement les poids des cylindres. Les racines sont ensuite récoltées en faisant sortir les enveloppes plastiques contenant la terre et le système racinaire. Les enveloppes contenant les racines dans les sols sont sectionnées en 4 portions (0-20, 20-40 ; 40-60, et 60-90). Dans chacune des portions, la longueur maximale est relevée et le sol est lavé pour récolter les racines. Les racines sont scannées et les diamètres sont mesurés avec le logiciel Image J. Chaque fraction de racine est introduite dans une étuve à 70°C pendant 72 heures.

Evaluation des paramètres physiologiques

- **Capacité d'extraction de l'eau par les racines (g) :** Pour évaluer la capacité d'extraction de l'eau par les racines, le semis a été effectué dans des pots de 2 litres contenant chacun 2300 g de sol de bas-fond. L'essai est irrigué normalement depuis le semis. Au 35^{ème} jour

après semis, les racines des plants de riz ont colonisé au maximum les pots. L'irrigation est arrêtée pour mettre les pots à la capacité au champ. Les pots sont enveloppés avec un film plastique de telle sorte que toute perte d'eau dans les pots soit faite par absorption par les racines et transpiration par les feuilles. Les pots sont pesés chaque 72 h pour voir le poids de l'eau perdue par lignée.

- **Evaluation du Crops Water Stress Index (CWSI):** l'évaluation de cet indice a été faite selon la méthodologie expliquée à la deuxième partie.
- **Evaluation du Drought Factor Index (DFI):** comme le CWSI, le DFI a été évalué selon la méthodologie expliquée à la troisième partie.
- **1.4. Analyse des données**

Les données collectées au cours des observations ont fait l'objet d'analyse de variance à l'aide du logiciel R. une comparaison de moyenne selon le test de FISHER au seuil de 5% a été faite à l'aide du même logiciel. Les analyses de corrélations et test de normalité ont été effectués par le logiciel XLSTAT 2016.

L'estimation de ces paramètres génétiques a été faite suivant les formules ci-dessous :

$$V_p = V_g + \frac{V_r}{r}$$

Où V_g = variance génotypique ; V_r = variance de la résiduelle et r = nombre de répétition

Les coefficients de variance génotypique (**GCV**) et phénotypique (**PCV**) sont respectivement égaux au rapport respectivement des déviations standard génotypique et phénotypique et la moyenne de la variable ramené à 100.

$$GCV = \frac{\sqrt{V_g}}{M} 100$$

$$PCV = \frac{\sqrt{V_p}}{M} 100$$

Où $\sqrt{V_g}$ = déviation standard génotypique ; $\sqrt{V_p}$ = déviation standard phénotypique et M = moyenne générale de la variable

L'estimation de l'héritabilité au sens large (H^2) a été faite à partir des variances génotypique et phénotypique. Elle donne une mesure du degré de confiance dans l'évaluation de la valeur génotypique par la valeur phénotypique et permet de mesurer l'efficacité de la sélection de la variable concernée. $H^2 = \frac{V_g}{V_p} 100$

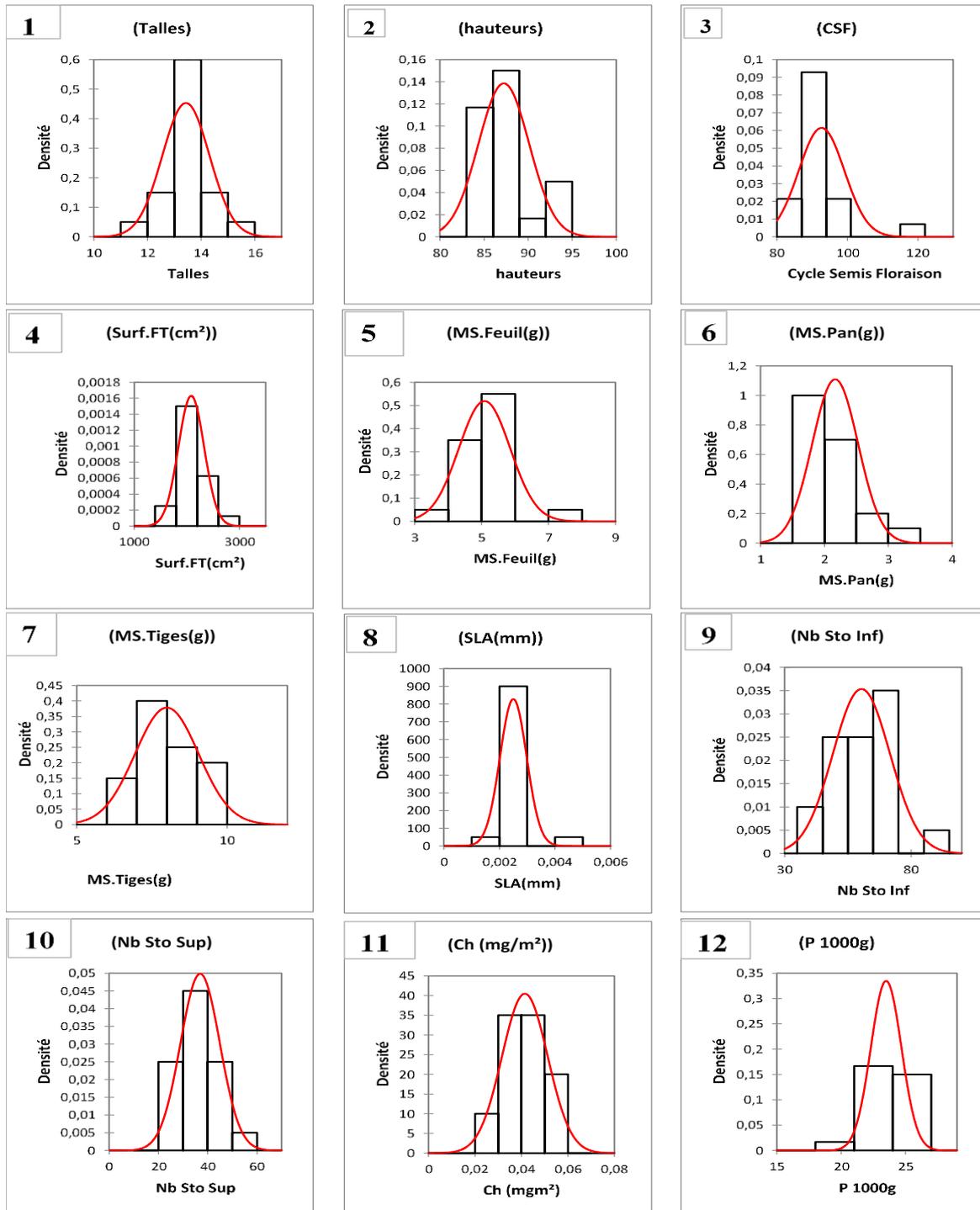
Où V_g = variance génotypique ; V_p = variance phénotypique

II. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. Résultats

2.1.1. Courbe de distribution des lignées en fonction des variables étudiées

La figure 18 montre la distribution des lignées en fonction des variables mesurées. A l'exception des variables P40-60 et P60-90 du système racinaire et le rendement, nous avons des courbes de distributions normales pour tous les paramètres observés. Ce qui montre qu'il y a une diversité entre les 20 lignées retenues pour notre étude.



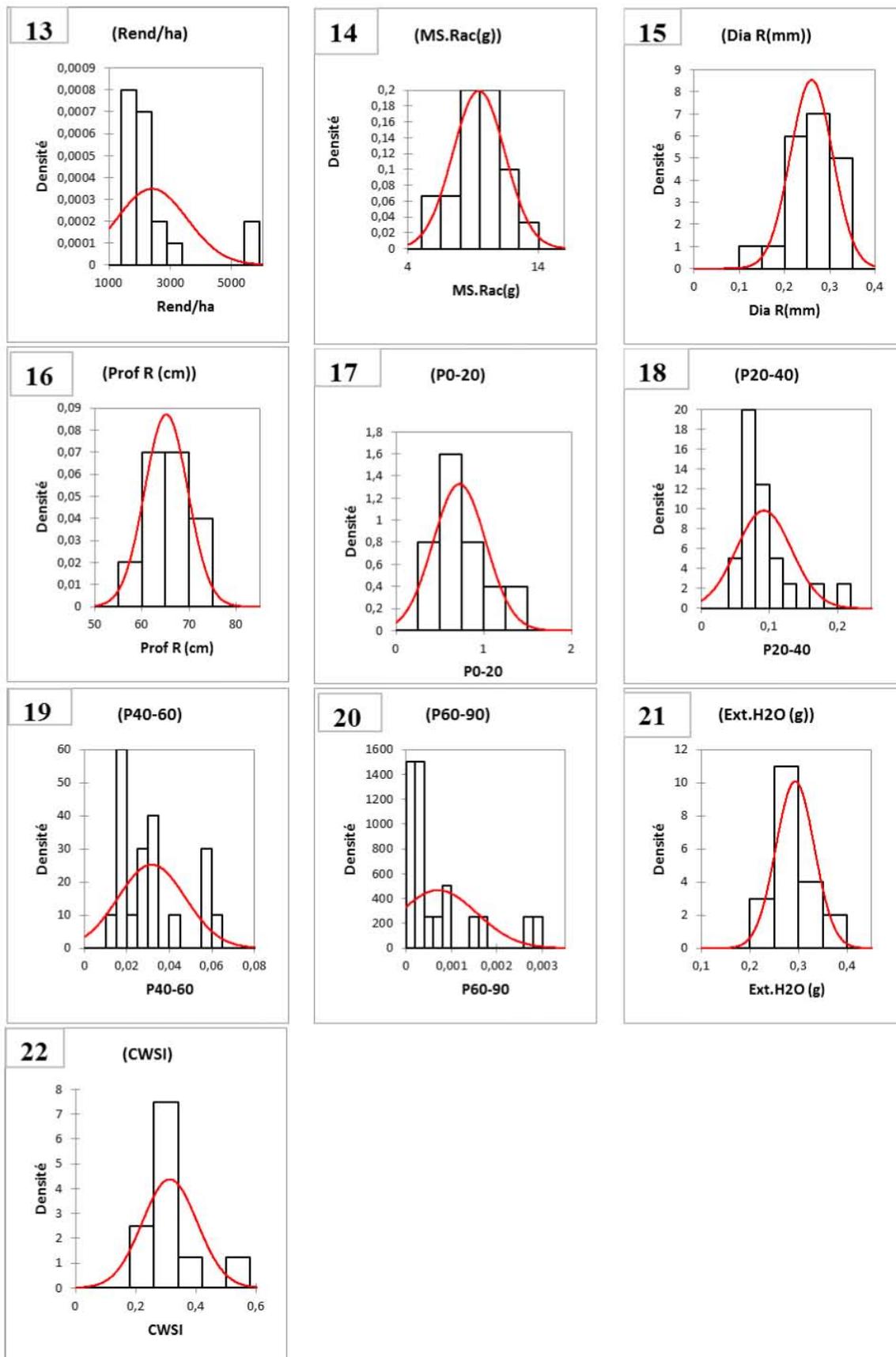


Figure 18: Courbes de distribution des variables étudiées

2.1.2. Analyse de variance des variables étudiées

Les résultats de l'analyse de variance de toutes les variables étudiées sont consignés dans le tableau X.

- Variables agro-morphologiques

Sur les 20 lignées, le nombre de talles (Talles) a varié de 10 talles à 16 talles par poquet. La moyenne a été 13 talles avec un écart type de 0,26. L'héritabilité pour le nombre de talles $H^2 = 0,62$. Concernant la taille des lignées (hauteur), elle a varié de 0,79 à 100,28 cm avec un écart type de 4,82. $H^2 = 0,59$. Pour le cycle semis 50 % floraison (CSF), il a varié de 82 jours à 118 jours avec un écart type de 7 jours et $H^2 = 0,98$. La surface foliaire (Surf FT) elle a varié de 136 cm² à 198 cm² avec un écart type de 27cm² et une héritabilité $H^2 = 0,39$. Quant aux matières sèches des feuilles (MS Feuilles), des panicules (MS Pan) des tiges (MS Tiges) elles ont varié respectivement de 3,13 à 8,42 g ; 1,24 à 2,02 g ; 4,5 à 7,90 g. Les écarts types et héritabilités ont été respectivement de 0,96 ; 0,84 ; 1,81 et $H^2 = 0,78$; $H^2 = 0,50$ et 0,57. L'épaisseur des feuilles (SLA) a oscillé entre 0,0001 à 0,004 mm avec un écart type de 0,002mm. L'héritabilité de l'épaisseur des feuilles a été de 0,82.

La moyenne des densités des stomates est plus forte sur la face inférieure (StoInf) que sur la face supérieure (Sto Sup). Sur la face inférieure, les densités de stomate ont varié de 30 à 90 et sur la face supérieure elles ont varié de 8 à 63 stomates. Les moyennes générales des densités ont été de 60 (StoInf) et 37 (Sto Sup) stomates avec des héritabilités respectives $H^2 = 0,82$ et 0,76. La teneur en Chlorophylle (Ch) a varié de 0,02 à 0,08 mg/m² avec une moyenne de 0,04mg/m². $H^2 = 0,76$ pour la (Ch). Les poids de 1000 grains ont varié de 12,85 à 26,53g avec une moyenne de 22,95 et une héritabilité $H^2 = 0,54$. Le rendement grains (Rend/ha) a oscillé entre 878 et 5963kg/ha. La moyenne du rendement est de 2358kg/ha et $H^2 = 0,53$. A l'exception de la densité des stomates sur la face supérieure (Sto Sup), l'ANOVA montre une différence très hautement significative pour toutes les variables agro-morphologiques $P < 0,001$. Pour (Sto Sup) $P = 0,214$.

- Les variables du système racinaire.

A l'exception de la matière sèche racinaire (MS. Rac) ou $P < 0,001$ aucune différence n'a été observée sur les autres paramètres du système racinaire (profondeur des racines Prof rac; diamètre des racines Dia R (mm) ; poids des racines (g) à la profondeur 0-20 cm (P0-20) ; poids des racines (g) à la profondeur 20-40 cm (P20-40) ; poids des racines (g) à la profondeur 40-60 cm (P40-60) poids des racines (g) à la profondeur 60-90 cm (P60-90)). Les probabilités ont

été respectivement de 0,816 ; 0,800 ; 0,211 ; 0,07 ; 0,625 ; 0,379. Des faibles héritabilités sont observées sur ces variables respectivement $H^2 = 17\%$; 11% ; 24% ; 43% et 20%).

- Les variables physiologiques

Pour les variables physiologiques observées (Ext H₂O ; CWSI et DFI), les poids de l'eau utilisés par les lignées ont varié de 177 g à 460 g (Ext H₂O). Les indices ont oscillé entre 0,107 et 0,778 (CWSI), -6,334 et -0,114 (DFI). Les moyennes générales ont été respectivement de 296g, 0,323 et -2,157. L'analyse de variance montre une différence très hautement significative entre les lignées pour les 3 traits physiologiques. $P < 0,001$ avec des H^2 de 65% pour la capacité d'extraction d'eau, de 72% pour le CWSI et 67 % pour le DFI.

Tableau VIII: Résultats de l'analyse de variance de tous les variables étudiées montrant les valeurs moyennes enregistrées par les lignées

Varités	Talles	hauteur	CSF	Surf.FT(cm ²)	MS.Feuil(g)	MS.Pan(g)	MS.Tiges(g)	SLA(m ² /kg)	Sto Inf	Sto Sup	Ch (g/l)	P 1000g	Rend/ha	MS.Rac(g)	Dia R (mm)	ProfR(cm)	P0-20	P20-40	P40-60	P60-90	Ext.H2O (g)	CWSI	DFI
Apo	15	92	116	189	7,76	2,53	9,72	0,004	68	34	0,038	24	5589	8,87	0,31	57	1,01	0,09	0,02	9E-05	371	0,567	-1,121
B6144F-MR-6	14	86	92	198	5,12	1,87	7,23	0,003	50	36	0,040	21	3139	8,16	0,28	66	0,82	0,07	0,03	0,0003	291	0,286	-2,248
IR64	14	89	90	285	3,68	2,33	6,21	0,001	68	39	0,025	24	1685	6,48	0,26	66	0,70	0,08	0,03	4E-05	279	0,202	-3,313
IRB-MR-103	13	87	86	206	5,20	1,87	7,33	0,003	49	30	0,042	23	2196	6,62	0,22	68	0,37	0,08	0,04	0,0029	281	0,262	-2,093
IRB-MR-108	13	83	90	194	5,05	1,93	6,70	0,003	43	26	0,056	24	2196	12,85	0,27	70	0,77	0,21	0,06	0,0008	339	0,245	-2,199
IRB-MR-130	13	84	89	224	5,20	1,98	6,43	0,002	69	43	0,045	24	1666	8,53	0,28	66	0,50	0,08	0,03	4E-05	351	0,253	-2,542
IRB-MR-167	13	86	91	187	4,70	3,37	8,06	0,003	54	29	0,054	22	2128	11,69	0,21	71	0,56	0,17	0,06	0,0016	228	0,328	-2,238
IRB-MR-177	13	85	91	222	5,70	2,01	7,36	0,003	50	56	0,039	24	1950	8,79	0,24	72	0,91	0,12	0,03	0,0008	300	0,272	-2,328
IRB-MR-208	15	88	94	173	5,12	2,54	8,32	0,003	60	25	0,057	25	2244	12,20	0,30	66	0,64	0,05	0,02	0,0003	312	0,272	-2,236
IRB-MR-232	12	85	94	210	5,21	1,99	8,83	0,002	61	34	0,035	24	2318	10,92	0,24	62	0,76	0,09	0,02	4E-05	327	0,281	-2,300
IRB-MR-250	13	87	85	225	5,21	1,85	7,94	0,002	67	36	0,030	25	2033	10,01	0,15	59	0,62	0,08	0,02	0,0001	284	0,344	-2,601
IRB-MR-251	12	87	87	201	5,20	1,98	7,66	0,003	68	49	0,032	24	1499	8,14	0,31	75	1,42	0,11	0,06	0,0009	276	0,285	-2,513
IRB-MR-255	12	93	94	205	4,99	2,47	7,62	0,002	62	44	0,043	23	1766	10,61	0,25	64	0,53	0,09	0,03	0,0003	264	0,279	-2,396
IRB-MR-269	13	85	96	177	4,58	2,21	7,45	0,003	72	39	0,041	22	1533	7,09	0,32	62	1,07	0,07	0,02	0,0004	276	0,238	-2,132
IRB-MR-278	14	87	95	227	5,28	2,16	9,32	0,002	46	44	0,033	21	1732	10,60	0,17	60	0,36	0,05	0,02	0,0002	300	0,301	-2,332
IRB-MR-349	13	89	94	193	4,72	1,93	8,36	0,002	62	29	0,029	23	2599	10,57	0,27	63	0,65	0,06	0,02	0,0003	343	0,340	-1,928
IRB-MR-412	14	86	88	233	4,86	1,94	7,58	0,002	86	45	0,036	24	5423	11,66	0,32	67	1,36	0,13	0,06	0,0027	296	0,538	-1,068
IRB-MR-420	13	85	91	206	5,30	2,24	9,95	0,003	71	32	0,050	25	1832	9,73	0,24	68	0,50	0,07	0,03	0,0017	289	0,336	-2,322
IRB-MR-463	14	87	98	217	4,64	1,98	9,35	0,002	43	32	0,060	23	2873	5,82	0,27	61	0,42	0,07	0,01	0,0001	226	0,360	-1,882
IRB-MR-68	13	94	93	199	4,22	2,19	8,54	0,002	62	38	0,044	24	1653	9,17	0,31	60	0,54	0,07	0,03	0,0006	233	0,266	-2,983
Minimum	10,00	79,000	81,600	136	3,13	1,24	4,50	0,000	30	8	0,02	12,85	878	3,05	0,154	20	0,071	0,00	0,000	0,000	177	0,206	-3,875
Maximum	15,50	100,280	118,320	264	8,42	8,73	13,78	0,004	97	123	0,08	26,53	5963	16,86	0,477	83	3,993	0,36	0,194	0,013	460	0,637	-0,748
Moyenne	12,89	87,238	92,667	198	4,67	2,02	7,90	0,002	60	37	0,04	22,95	2358	8,95	0,271	66	0,735	0,09	0,032	0,001	296	0,323	-2,157
Ecart-type	1,26	4,827	6,514	27	0,96	0,84	1,81	0,001	13	14	0,01	2,38	1256	2,84	0,064	11	0,588	0,07	0,035	0,002	60,00	0,091	0,806
ANOVA	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,003	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,214	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,816	0,8	0,221	0,07	0,625	0,379	0,001	< 0,001	< 0,001
Seuil	***	***	***	**	***	***	***	***	***	(NS)	***	***	***	***	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**	***	***
Heritabilité (%)	62	59	98	39	78	5	57	82	87	82	76	54	53	79	17	11	24	43	4	2	65	72	67

Talles = Nombre de talles par poquet ; Hauteurs = hauteurs des plantes ; CMS = cycle semis 50% floraison ; Surf.FT(cm²) = Surface foliaire ; MS.Feuil(g) = Matière sèche des feuilles ; MS.Pan(g) = Matière sèche des panicules ; MS.Tiges(g) = Matière sèche des tiges ; SLA(m²/kg) = Epaisseur des feuilles ; StoInf = Densité des stomates sur la face inférieure des feuilles ; Sto Sup = Densité des stomates sur la face supérieure des feuilles ; Ch (g/l) = Teneur en chlorophylle ; P 1000g = Poids de 1000 grains ; Rend/ha = rendement grains par hectare ; MS.Rac(g) = Matière sèche des racines ; Prof rac (cm) = profondeur des racines ; Dia R (mm) = Diamètre des racines ; P0-20 = Poids des racines (g) à la profondeur 0-20 cm ; P20-40 = Poids des racines (g) à la profondeur 20-40 cm ; P40-60 = Poids des racines (g) à la profondeur 40-60 cm ; P60-90 = Poids des racines (g) à la profondeur 60-90 cm ; Ext.H₂O (g) = capacité d'extraction de l'eau ; CWSI = crops water stress index ; DFI = draught factor index. * = Significatif ; ** = Hautement significatif ; *** = Très hautement significatif.

2.1.3. Corrélations entre les traits étudiés

2.1.3.1. Analyse en Composantes Principales des variables observées

2.1.3.1.1 Corrélation des variables sur les axes F1 et F2

Sur la Figure 19a la contribution des 2 axes F1 (25,78%) et F2 (16,06%) explique 41,84% de l'inertie totale du nuage de points. Pour les variables agro-morphologiques, sept variables sont positivement corrélées à l'axe F1. (Le nombre de talles par poquet ;(Talles), la hauteur des plantes (Hauteurs), cycle semis 50% floraison (CSF50), Matière sèche des feuilles MS.Feuil(g) ; Matière sèche des tiges MS.Tiges(g) ; l'épaisseur des feuilles SLA (mm) le rendement/ ha (Rend/ha)). La surface foliaire est négativement corrélée à l'axe F1. Il n'y a pas de corrélations significatives entre les variables observées sur le système racinaire et l'axe F1. Par contre les autres traits agro morphologiques (tallage, matière sèche des feuilles, matière sèche des tiges, l'épaisseur des feuilles, le cycle semis 50% floraison et le rendement) sont corrélés positivement à l'axe F1. L'axe F1 peut être considéré comme l'axe de la « partie aérienne ».

2.1.3.1.2. Répartition des 20 lignées sur les axes F1 et F2

Sur la Figure 19b nous avons une répartition des lignées en 2 classes :

- une première classe (C1) constituée par le quart supérieur droit de l'ACP (IRB-MR-412 et le témoin tolérant Apo).
- Une seconde classe (C2) :IRB-MR- 108 ; IRB-MR-167 ; IRB-MR-251 ;IRB-MR- 103; IRB-MR-130 ; IRB-MR-177 ; IRB-MR-250 ; IRB-MR-255 ; IRB-MR-269 ; IRB-MR-278 ;IRB-MR-420 ; IRB-MR- 208 ; IRB-MR-232 ; IRB-MR-349; IRB-MR-68 et IRB-MR-463) et les 2 parents IR64 et B6144-F-MR-6.

La classe C1 est caractérisée par une tolérance à la sécheresse avec un système racinaire dense et profond et une faible partie aérienne (IRB-MR-412) et une partie aérienne dense(Apo). Les 2 variétés dites résistantes n'ont pas le même fonctionnement. L'une s'oriente plus vers les parties aériennes (Apo) avec une forte capacité d'extraction et l'autre (IRB-MR-412) met en place une adaptation qui porte sur l'économie d'eau (racine et transpiration).

Quant à la classe C2 (moitié gauche et quart inférieur droit de l'ACP) elle est caractérisée par une faible production de matière végétale, un faible système racinaire et une sensibilité au stress hydrique. L'analyse de l'ACP nous donne un cercle divisé en quatre. Les variétés positionnées dans le quart supérieur droit sont performantes à l'inverse les variétés du quart inférieur gauche

sont sensibles. Ainsi on se rend compte que pour l'axe F1 et F2 il y a encore du travail pour les sélectionneurs afin que les variétés additionnent les caractères de F1 et de F2.

Etant donné que nous avons effectué trois types de mesures (agro-morphologiques, système racinaire et traits physiologique) sur 23 variables nous allons faire une seconde analyse en composante principale et voir les corrélations des variables sur les axes F1 et F3.

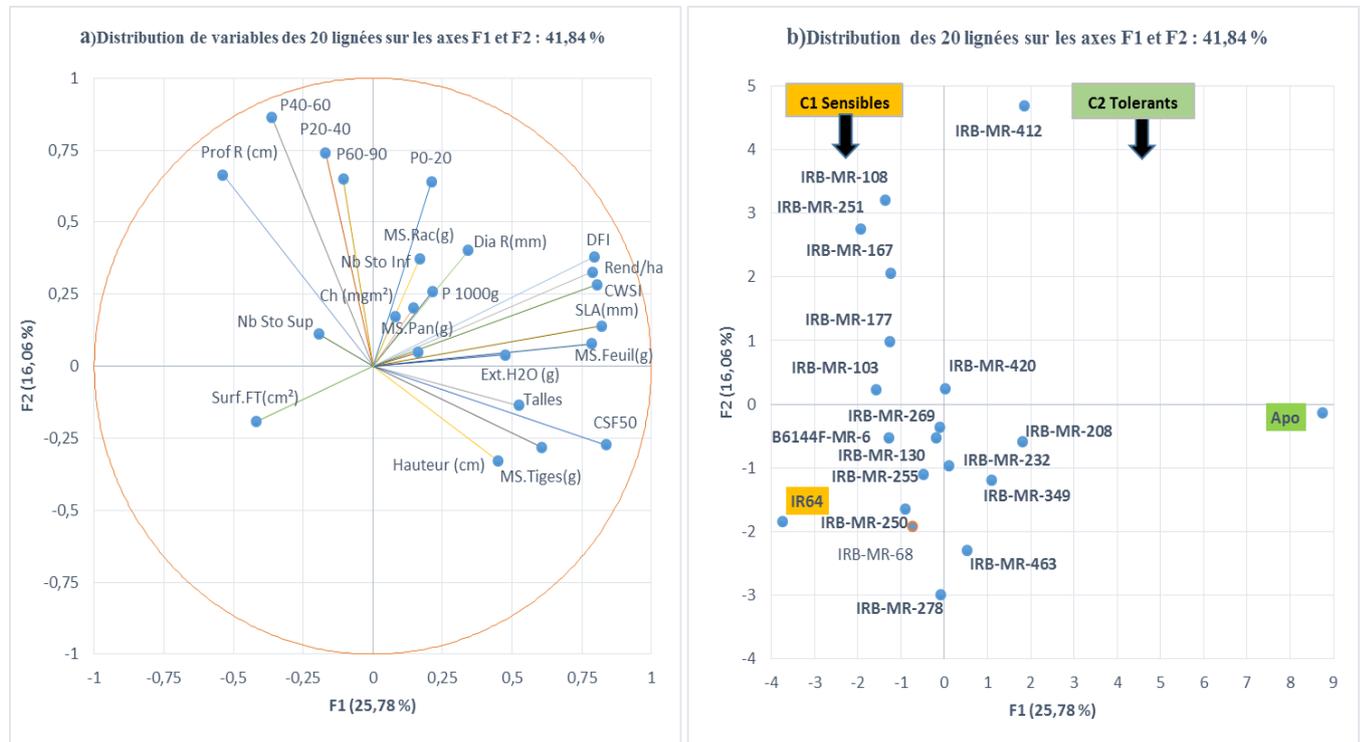


Figure 19: Analyse en composante principale montrant la répartition des variables (a) et des lignées(b) sur les axes F1 et F2

Talles = Nombre de talles par poquet ; **Hauteurs** = hauteurs des plantes ; **CMS** = cycle semis 50% floraison ; **Surf.FT(cm²)** = Surface foliaire ; **MS.Feuil(g)** = Matière sèche des feuilles ; **MS.Pan(g)** = Matière sèche des panicules ; **MS.Tiges(g)** = Matière sèche des tiges ; **SLA(m²/kg)** = Epaisseur des feuilles ; **StoInf** = Densité des stomates sur la face inférieure des feuilles ; **Sto Sup** = Densité des stomates sur la face supérieure des feuilles ; **Ch (g/l)** = Teneur en chlorophylle ; **P 1000g** = Poids de 1000 grains ; **Rend/ha** = rendement grains par hectare ; **MS.Rac(g)** = Matière sèche des racines ; **Prof rac (cm)** = profondeur des racines ; **Dia R (mm)** = Diamètre des racines ; **P0-20** = Poids des racines (g) à la profondeur 0-20 cm ; **P20-40** = Poids des racines (g) à la profondeur 20-40 cm ; **P40-60** = Poids des racines (g) à la profondeur 40-60 cm ; **P60-90** = Poids des racines (g) à la profondeur 60-90 cm ; **Ext.H₂O (g)** = capacité d'extraction de l'eau ; **CWSI** = crops water stress index ; **DFI** = draught factor index.

2.1.3.1.3. Corrélation entre les variables sur les axes F1 et F3

Sur la Figure 20a, la contribution des 2 axes F1 (24,78%) et F3 (13,46%) explique 38,24% de l'inertie totale du nuage de points. Six variables agro-morphologiques (Le nombre de talles par poquet ;(Talles), la hauteur des plantes (Hauteurs), matière sèche des feuilles MS.Feuil(g) ; Matière sèche des tiges MS.Tiges (g) ; l'épaisseur des feuilles SLA (mm) le rendement/ ha (Rend/ha)) SLA (mm) le rendement/ha (Rend/ha)) sont positivement corrélées à l'axe F1. La surface foliaire est négativement corrélée à l'axe F1.

La teneur en chlorophylle Ch (mg/m²) est fortement corrélée positivement à l'axe F3. Par contre la surface foliaire Surf.FT (cm²) et la densité des stomates (faces supérieures et inférieures) sont négativement corrélées à l'axe F3. L'axe F3 est l'axe de la « photosynthèse ».

2.1.3.1.4. Répartition des 20 lignées sur les axes F1 et F3

De la répartition des 20 lignées sur les axes F1 et F3 (Figure 20b), il ressort 2 classes proches de la répartition des lignées sur les axes F1 et F2. Les variétés positionnées dans le quart inférieur droit sont performantes à l'inverse les variétés du quart inférieur gauche sont sensibles.

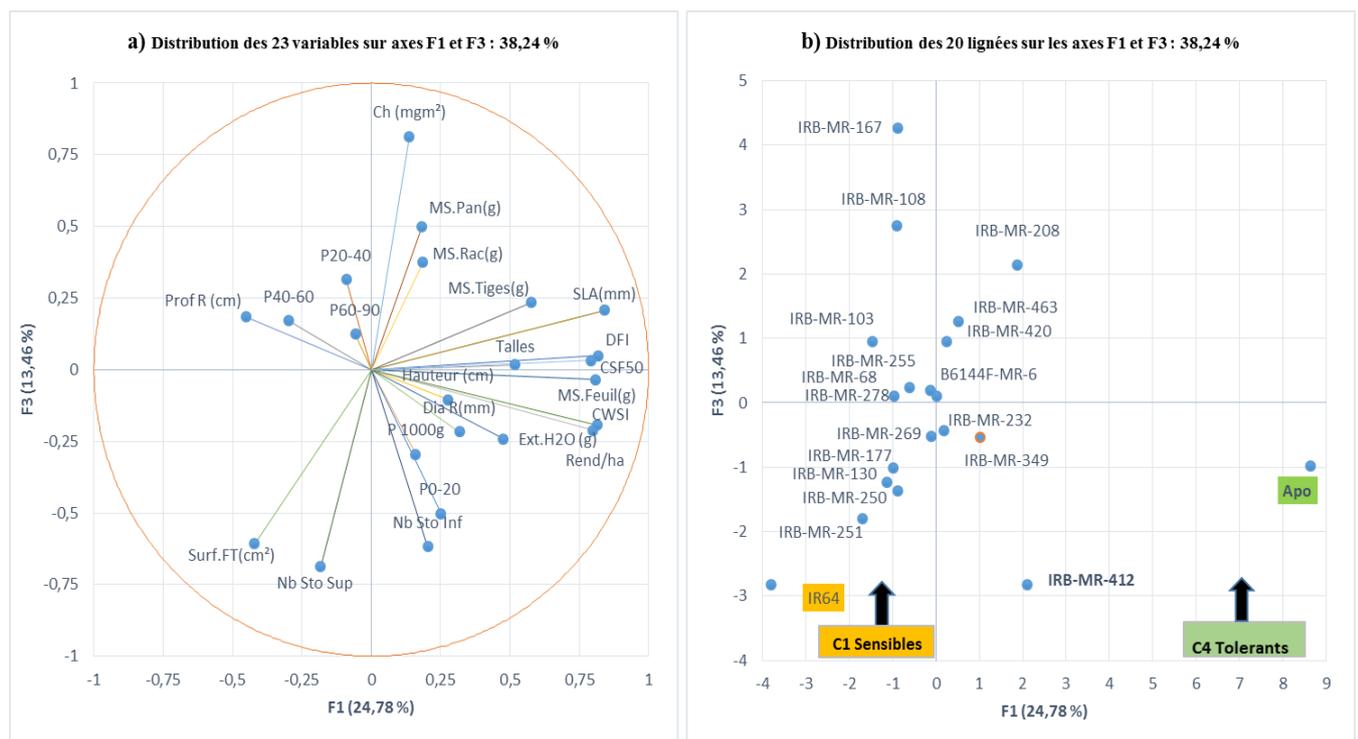


Figure 20: Analyse en composante principale montrant la répartition des variables (a) et des lignées (b) sur les axes F1 et F3

Talles = Nombre de talles par poquet ; *Hauteurs* = hauteurs des plantes ; *CMS* = cycle semis 50% floraison ; *Surf.FT(cm²)* = Surface foliaire ; *MS.Feuil(g)* = Matière sèche des feuilles ; *MS.Pan(g)* = Matière sèche des panicules ; *MS.Tiges(g)* = Matière sèche des tiges ; *SLA(m²/kg)* = Epaisseur des feuilles ; *StoInf* = Densité des stomates sur la face inférieure des feuilles ; *Sto Sup* = Densité des stomates sur la face supérieure des feuilles ; *Ch (g/l)* = Teneur en chlorophylle ; *P 1000g* = Poids de 1000 grains ; *Rend/ha* = rendement grains par hectare ; *MS.Rac(g)* = Matière sèche des racines ; *Prof rac (cm)* = profondeur des racines ; *Dia R (mm)* = Diamètre des racines ; *P0-20* = Poids des racines (g) à la profondeur 0-20 cm ; *P20-40* = Poids des racines (g) à la profondeur 20-40 cm ; *P40-60* = Poids des racines (g) à la profondeur 40-60 cm ; *P60-90* = Poids des racines (g) à la profondeur 60-90 cm ; *Ext.H₂O (g)* = capacité d'extraction de l'eau ; *CWSI* = crops water stress index ; *DFI* = draught factor index.

2.1.3.2. Estimation des coefficients de corrélation entre les variables étudiées sur les axes F1, F2 et F3

Les tableaux XI et XII présentent les coefficients de corrélation entre les variables étudiées respectivement sur les axes (F1 ; F2) et (F1, F3). De l'étude des corrélations entre les 23

variables observées sur les 20 lignées, il ressort de corrélations (positives et négatives) entre les caractères agro-morphologiques, les composantes du rendement et les traits physiologiques.

Une corrélation positive et significative existe entre le nombre de talles (Talles) et le rendement par ha (Rend/h), $r = 0,53$. De même des corrélations significativement positives existent entre cycle semis 50% floraison (CSF50) et la matière sèche des feuilles (MS.Feuil) $r = 0,63$; le CSF50 et la matière sèche des tiges (MS.Tiges) $r = 0,55$ et le CSF50 et l'épaisseur des feuilles (SLA) $r = 0,69$. La matière sèche (MS.Feuil) $r = 0,90$ et avec le rendement grains/ha (Rend/ha) $r = 0,54$. L'épaisseur des feuilles (SLA) est corrélée positivement au rendement grains/ha (Rend/ha). Des corrélations significatives et négatives existent entre la surface foliaire (SurfFT) et la SLA d'une part, ($r = -0,67$) et d'autres part entre SurfFT et la teneur en chlorophylle ($r = -0,58$).

Une corrélation positive et significative existe entre la densité des stomates sur la face inférieure (StoInf) et le poids des racines (P0-20) $r = 0,53$. Par contre le CSF50 est corrélé négativement à la profondeur des racines ($r = -0,56$) et au poids des racines (P0-20), $r = -0,50$. La profondeur des racines est négativement corrélée à la hauteur des plantes ($r = -0,46$) et à la matière sèche des tiges (MS.Tiges) $r = -0,45$.

La profondeur des racines est positivement corrélée aux poids des racines (P20-40), (P40-60) et (P60-90). Respectivement $r = 0,50$; $r = 0,78$ et $r = 0,74$. Le diamètre des racines (DiamR) est corrélé positivement au poids des racines (P20-40) $r = 0,63$. Le poids des racines à (P20-40) est positivement corrélé au poids des racines à (P40-60), $r = 0,79$. Le poids des racines aux profondeurs (P40-60) et (P60-90) sont positivement corrélées, $r = 0,63$.

Le cycle semis 50% floraison (CSF50) est positivement corrélé au Crops Water Stress Index (CWSI) et au Drought Factor Index (DFI) respectivement, $r = 0,51$ et $r = 0,50$. La matière sèche des feuilles (MS.Feuil) est corrélée aux 3 traits physiologiques (la capacité d'extraction d'eau des racines (Ext.H₂O), le CWSI et le DFI), respectivement $r = 0,54$; $0,58$ et $0,54$. Une corrélation positive existe entre la matière sèche des tiges (MS.Tiges) et le CWSI, $r = 0,51$. Des corrélations significativement positives existent entre l'épaisseur des feuilles (SLA) et les trois traits physiologiques ((Ext.H₂O), le CWSI et le DFI), respectivement $r = 0,49$; $0,49$ et $0,58$. Le rendement grain est très fortement corrélé positivement au CWSI et au DFI, respectivement $r = 0,90$ et $r = 0,85$. Enfin le CWSI et le DFI sont fortement corrélés positivement, $r = 0,84$.

Tableau IX: Coefficients de corrélation de Pearson entre les 23 variables sur les axes F1 et F2

Variables	Talles	Hauteur (cm)	CSF50	Surf.FT(cm ²)	MS.Feuil(g)	MS.Pan(g)	MS.Tiges(g)	SLA(mm)	Nb Sto Inf	Nb Sto Sup	Ch (mgm ²)	P 1000g	Rend/ha	MS.Rac(g)	Prof R (cm)	Dia R(mm)	P0-20	P20-40	P40-60	P60-90	Ext.H2O (g)	CWSI	DFI	
Talles	-																							
Hauteur (cm)	0,18	-																						
CSF50	0,42	0,50*	-																					
Surf.FT(cm ²)	-0,01	0,01	-0,31	-																				
MS.Feuil(g)	0,21	0,26	0,64*	-0,37	-																			
MS.Pan(g)	0,16	0,33	0,33	-0,25	0,04	-																		
MS.Tiges(g)	0,15	0,23	0,55*	-0,31	0,46*	0,19	-																	
SLA(mm)	0,26	0,27	0,70**	-0,69*	0,89***	0,23	0,45*	-																
Nb Sto Inf	0,02	0,12	-0,01	0,15	0,02	0,02	-0,04	0,01	-															
Nb Sto Sup	-0,21	-0,04	-0,14	0,43	0,06	-0,23	-0,25	-0,20	0,26	-														
Ch (mgm ²)	0,19	-0,23	0,10	-0,49*	0,02	0,33	0,17	0,21	-0,42	-0,48*	-													
P 1000g	-0,01	0,03	-0,08	0,19	0,24	-0,21	0,03	0,10	0,38	0,02	0,01	-												
Rend/ha	0,53*	0,30	0,51*	-0,07	0,52*	-0,01	0,28	0,47*	0,29	-0,07	-0,03	0,15	-											
MS.Rac(g)	0,09	-0,06	-0,08	-0,32	0,11	0,27	0,12	0,20	0,05	-0,23	0,18	0,16	0,13	-										
Prof R (cm)	-0,33	-0,41	-0,56*	-0,04	-0,28	0,10	-0,45	-0,21	-0,10	0,19	0,22	0,03	-0,32	0,09	-									
Dia R(mm)	0,23	0,08	0,32	-0,26	0,08	-0,03	-0,15	0,28	0,39	0,06	0,13	0,07	0,39	-0,14	0,20	-								
P0-20	-0,04	-0,06	0,06	-0,09	0,17	-0,14	-0,19	0,21	0,53*	0,43	-0,33	0,16	0,40	0,03	0,28	0,64**	-							
P20-40	-0,26	-0,32	-0,20	-0,07	-0,01	0,22	-0,34	0,02	-0,15	-0,05	0,26	0,07	0,10	0,45	0,50*	0,01	0,28	-						
P40-60	-0,31	-0,35	-0,50*	0,01	-0,17	0,10	-0,42	-0,14	0,01	0,09	0,14	0,03	0,00	0,29	0,78**	0,10	0,38	0,79**	-					
P60-90	-0,13	-0,20	-0,40	-0,03	-0,06	0,01	-0,06	-0,06	0,14	-0,03	0,15	0,04	0,22	0,08	0,47*	0,01	0,13	0,32	0,63**	-				
Ext.H2O (g)	0,24	0,01	0,32	-0,12	0,54*	-0,29	0,00	0,49*	0,19	-0,06	-0,24	0,33	0,32	0,30	-0,25	0,23	0,15	-0,03	-0,20	-0,25	-			
CWSI	0,40	0,32	0,51*	-0,10	0,58**	0,09	0,51*	0,49*	0,39	0,00	-0,05	0,23	0,90***	0,18	-0,37	0,22	0,34	0,05	-0,02	0,24	0,21	-		
DFI	0,37	0,16	0,50*	-0,42	0,54*	-0,01	0,44	0,58**	0,17	-0,12	0,19	0,03	0,85***	0,21	-0,26	0,39	0,33	0,11	0,01	0,35	0,25	0,84***	-	

Talles valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de significativité de 0,05 (F1, F2) floraison ; Surf.FT(cm²) = Surface foliaire ; MS.Feuil(g) = Matière sèche des feuilles ; MS.Pan(g) = Matière sèche des panicules ; MS.Tiges(g) = Matière sèche des tiges ; SLA(mm) = Epaisseur des feuilles ; StoInf = Densité des stomates sur la face inférieure des feuilles ; Sto Sup = Densité des stomates sur la face supérieure des feuilles ; Ch (mg/m²) = Teneur en chlorophylle ; P 1000g = Poids de 1000 grains ; Rend/ha = rendement grains par hectare ; MS.Rac(g) = Matière sèche des racines ; Prof rac = profondeur des racines ; Dia R (mm) = Diamètre des racines ; P0-20 = Poids des racines (g) à la profondeur 0-20 cm ; P20-40 = Poids des racines (g) à la profondeur 20-40 cm ; P40-60 = Poids des racines (g) à la profondeur 40-60 cm ; P60-90 = Poids des racines (g) à la profondeur 60-90 cm ; Ext.H2O (g) = capacité d'extraction de l'eau ; CWSI = crows water stress index ; DFI = draught factor index. * = Significatif ; ** = Hautement significatif ; *** = Très hautement significatif.

Tableau X: Coefficients de corrélation de Pearson entre les 23 variables sur les axes F1 et F3

Variables	Talles	Hauteur (cm)	CSF50	Surf.FT (cm ²)	MS.Feuil(g)	MS.Pan(g)	MS.Tiges(g)	SLA(mm)	Nb Sto Inf	Nb Sto Sup	Ch (mgm ²)	P 1000g	Rend/ha	MS.Rac(g)	Prof R (cm)	Dia R(mm)	P0-20	P20-40	P40-60	P60-90	Ext.H2O (g)	CWSI	DFI
Talles	-																						
Hauteur (cm)	0,16	-																					
CSF50	0,42	0,43	-																				
Surf.FT (cm ²)	-0,01	-0,02	-0,31	-																			
MS.Feuil(g)	0,20	0,08	0,63**	-0,36	-																		
MS.Pan(g)	0,16	0,31	0,34	-0,28	0,02	-																	
MS.Tiges(g)	0,15	0,25	0,55*	-0,31	0,43	0,20	-																
SLA(mm)	0,25	0,13	0,69**	-0,67**	0,90***	0,23	0,43	-															
Nb Sto Inf	0,02	0,11	-0,01	0,16	0,02	0,03	-0,04	0,01	-														
Nb Sto Sup	-0,22	0,01	-0,14	0,40	0,02	-0,27	-0,23	-0,21	0,28	-													
Ch (mgm ²)	0,20	-0,14	0,12	-0,57*	-0,03	0,30	0,21	0,19	-0,42	-0,58*	-												
P 1000g	-0,01	0,06	-0,08	0,18	0,21	-0,22	0,04	0,09	0,39	0,00	-0,02	-											
Rend/ha	0,53*	0,17	0,51*	-0,05	0,54*	0,00	0,26	0,49*	0,29	-0,07	-0,03	0,14	-										
MS.Rac(g)	0,09	-0,08	-0,09	-0,30	0,13	0,30	0,11	0,21	0,04	-0,21	0,23	0,17	0,13	-									
Prof R (cm)	-0,32	-0,46*	-0,54*	-0,03	-0,22	0,07	-0,45*	-0,16	-0,10	0,15	0,17	0,00	-0,27	0,11	-								
Dia R(mm)	0,22	0,19	0,31	-0,28	0,02	-0,02	-0,12	0,22	0,38	0,07	0,15	0,09	0,34	-0,15	0,13	-							
P0-20	-0,04	-0,12	0,06	-0,08	0,19	-0,15	-0,20	0,23	0,52*	0,42	-0,36	0,14	0,41	0,05	0,30	0,59**	-						
P20-40	-0,26	-0,33	-0,19	-0,09	0,01	0,19	-0,34	0,04	-0,15	-0,10	0,21	0,05	0,13	0,48*	0,50*	-0,02	0,29	-					
P40-60	-0,31	-0,30	-0,50*	-0,02	-0,18	0,06	-0,41	-0,14	0,02	0,04	0,08	0,01	0,02	0,33	0,76**	0,10	0,38	0,78**	-				
P60-90	-0,13	-0,18	-0,40	-0,05	-0,06	-0,01	-0,05	-0,06	0,14	-0,06	0,12	0,03	0,23	0,10	0,46*	0,01	0,13	0,31	0,62**	-			
Ext.H2O (g)	0,23	-0,23	0,30	-0,04	0,65**	-0,25	-0,07	0,54*	0,16	0,00	-0,18	0,33	0,35	0,27	-0,11	0,12	0,22	0,08	-0,12	-0,20	-		
CWSI	0,40	0,20	0,51	-0,08	0,60**	0,10	0,49*	0,51*	0,38	0,01	-0,03	0,23	0,90***	0,18	-0,32	0,18	0,36	0,08	0,00	0,25	0,23	-	
DFI	0,35	-0,08	0,47	-0,35	0,61**	0,01	0,36	0,61**	0,15	-0,09	0,21	0,03	0,84***	0,19	-0,14	0,27	0,37	0,18	0,05	0,37	0,32	0,83***	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification alpha=0,05 (F1 F3)

Talles = Nombre de talles par poquet ; Hauteurs = hauteurs des plantes ; CMS = cycle semis 50% floraison ; Surf.FT (cm²) = Surface foliaire ; MS.Feuil(g) = Matière sèche des feuilles ; MS.Pan(g) = Matière sèche des panicules ; MS.Tiges(g) = Matière sèche des tiges ; SLA(mm) = Epaisseur des feuilles ; StoInf = Densité des stomates sur la face inférieure des feuilles ; Sto Sup = Densité des stomates sur la face supérieure des feuilles ; Ch (mg/m²) = Teneur en chlorophylle ; P 1000g = Poids de 1000 grains ; Rend/ha = rendement grains par hectare ; MS.Rac(g) = Matière sèche des racines ; Prof rac = profondeur des racines ; Dia R (mm) = Diamètre des racines ; P0-20 = Poids des racines (g) à la profondeur 0-20 cm ; P20-40 = Poids des racines (g) à la profondeur 20-40 cm ; P40-60 = Poids des racines (g) à la profondeur 40-60 cm ; P60-90 = Poids des racines (g) à la profondeur 60-90 cm ; Ext.H₂O (g) = capacité d'extraction de l'eau ; CWSI = crops water stress index ; DFI = draught factor index. * = Significatif ; ** = Hautement significatif ; *** = Très hautement significatif.

2.2. Discussion

L'analyse de variance (ANOVA) a révélé une différence très hautement significative entre les lignées recombinantes pour tous les caractères étudiés exceptés les caractères Sto Sup, Dia R, ProfR la masse racinaire à des profondeurs 20 ; 40 ; 60 et 90 cm indiquant l'existence d'une forte variabilité entre les lignées. Ainsi les deux parents utilisés pour les croisements seraient génétiquement très différents. Selon Robinson, (1966), l'héritabilité au sens large est dite élevée lorsque sa valeur est supérieure à 0,60 (60%) faible lorsqu'elle est inférieure à 0.30 (30%) et modérée lorsqu'elle est comprise entre 0,30 à 0,60 (30 – 60%). Cette faible héritabilité des caractères observés sur le système racinaire serait liée à la perte des fractions de racine pendant le lavage des portions de sols lors de la récolte. Ce problème de perte de portion des racines est bien connu et des résultats similaires ont été obtenus par Henry *et al.*, (2012). Ainsi les caractères Talle, CSE, MS Feuille, SLA, MS Rac, Sto Inf, Stop sup, Ch, Ext H₂O, CWSI et DFI ont enregistré de fortes valeurs d'héritabilité au sens large indiquant que ces caractères seraient facilement héréditaires en peu de générations. Plus la valeur de l'héritabilité au sens large d'un trait est élevée, plus il peut être facilement amélioré par les méthodes classiques de sélection (Falconer et Mackay, 1996). Ainsi ces caractères pourraient être améliorés sur la base de l'observation phénotypique. Des résultats similaires avaient été obtenus par Al-Tabbal *et al.*, (2012) ; Dutta *et al.*, (2013) et Rafii *et al.*, (2014).

La lignée IRB-MR- 412 est tolérante au stress hydrique. Elle est caractérisée par un système racinaire dense et profond à grand diamètre, une grande densité des stomates sur la face inférieure. Son état hydrique est directement lié à la différence entre le flux d'eau entrant par ses racines abondantes et celui qui s'échappe par les stomates des feuilles. En condition de stress hydrique elle peut réduire sa transpiration en fermant ses stomates (pores microscopiques sur les feuilles par lesquels s'effectuent les échanges gazeux (H₂O et CO₂). Il s'agit d'un mécanisme adaptatif qui consiste à limiter la croissance des tissus foliaires. De la même façon les racines sont concernées avec une conséquence majeure : le maintien de la croissance des racines permet de prospecter des couches de sol plus profondes, là où les réserves d'eau sont plus importantes. Les feuilles ne sont pas les seuls organes à restreindre leur expansion en conditions de stress hydrique. En réalité tous les organes d'une plante réduisent leur vitesse de croissance mais avec des sensibilités différentes (Spollen *et al.*, 1993). De façon très générale, chez des plantes cultivées, les racines sont moins sensibles.

La lignée IRB-MR- 412 ayant des racines à grand diamètre, le transport d'eau par les racines est régi selon la loi de Hangen-Poiseuille qui veut qu'une augmentation de diamètre à même

différence de pression augmente le débit à la puissance quatre de l'augmentation. Son mécanisme d'absorption de l'eau par les racines est le flux de transpiration (par les stomates) et la poussée racinaire. Le transfert de l'eau est d'abord radical au travers du cortex puis longitudinal par les vaisseaux contenus dans la stèle. Durant un stress hydrique, cette lignée fonctionne par une différence de potentiel (évapotranspiration, poussée racinaire) et diamètre de ses racines. Il a été montré qu'en théorie qu'une grande densité racinaire suffit à la plante pour prélever l'eau disponible en quelques jours. Chez les plantes fourragères, le diamètre des racines est en général très fin (Hummel *et al.*, 2006), variable justement en fonction de la densité locale du sol (Pierret *et al.*, 2005).

Les lignées Apo (témoin résistant) IRB-MR- 412 (lignée tolérante) ne fonctionnent pas de la même manière pour résister au stress hydrique. Le témoin Apo est corrélé positivement à l'axe F2 « partie aérienne ». Elle est caractérisée par une grande biomasse (MS Pan, MS Tiges, MS Feuill, talles, Rend/ha et P1000g). En plus Apo a un long cycle semis floraison 50%(CSF), des feuilles épaisses (SLA), une grande capacité d'extraction d'eau des racines, bonne transpiration (CWSI) et réalise une bonne photosynthèse. La lignée Apo (témoin résistant) est opposée à IRB-MR- 412 par son fonctionnement. Apo a une biomasse importante. Son nombre de feuilles important ou organe photosynthétique plus grand augmente aussi le nombre de stomates disponibles pour la transpiration. Apo aura donc plus d'échanges gazeux (H₂O et CO₂) avec le milieu externe.

Les lignées IRB-MR-68 et IR64 (témoin sensible) fonctionnent de la même façon. Elles sont caractérisées par une faible capacité d'extraction d'eau des racines, partie aérienne faible, une faible épaisseur des feuilles (SLA), une faible densité des racines, et des faibles CWSI et DFI. Par contre elles ont une grande teneur en chlorophylle. La principale cause de la réduction de la photosynthèse est la fermeture des stomates (Durand, 2007). C'est donc le prix énergétique à payer pour l'économie de l'eau. Les processus photosynthétiques internes à la feuille sont moins sensibles que la conductance somatique qui, du fait de son rôle dans la régulation de la transpiration, intervient en premier dans la dégradation de l'assimilation chlorophyllienne.

Les lignées IRB-MR-68 et IR64 ont un fonctionnement différent de ceux de Apo et IRB-MR-412. Une feuille épaisse transpire moins vite qu'une feuille fine, car il y a moins de pores disponibles pour les pertes d'eau. L'épiderme de la plus part des végétaux terrestres est couvert d'une cuticule. Cet atout apporte une protection imperméabilisante qui prévient les assèchements. Selon Campbel *et al.*, (2007), plus la cuticule est épaisse, plus la transpiration

sera faible. Nos résultats sont conformes à ceux de Nicotra *et al.*, (2002), qui relatent qu'un enracinement profond est considéré comme un trait important de la résistance à la sécheresse. L'estimation des coefficients de corrélation entre les traits d'intérêt est un élément important en sélection. Elle est capitale en ce sens qu'elle permet d'orienter le sens de la sélection. L'analyse corrélative a révélé une association positive et significative entre CWSI et DFI d'une part et entre CWSI, DFI et les caractères CSF50, MSFeuil, SLA, rendement d'autre part, indiquant que la sélection de l'un des caractères entraîne celle de l'autre. Ainsi une amélioration du CWSI et / ou du DFI entraîne simultanément celle de CSF50, MSFeuil, SLA et du rendement. Des résultats similaires ont été notés précédemment par Gupta *et al.* (2001), Jatoi *et al.*, (2011) sur le riz et Bayoumi *et al.*, (2014) sur le blé en étudiant les mêmes indices (CWSI et DFI). Des corrélations positives et significatives ont été également enregistrées entre le rendement et les caractères Talles, CSF50, MSFeuil et SLA. Cependant une corrélation négative significative a été révélée entre le cycle semi floraison (CSF50) et les caractères ProfR et P40-60, indiquant ainsi que plus le cycle est court, plus sont élevées les valeurs de la profondeur des racines (ProfR) et P40-60 en condition de stress hydrique. Ainsi la sélection de l'un des caractères défavorise celle de l'autre. Ces résultats s'accordent avec ceux obtenus lors de l'étude précédente sur le riz (Murthy *et al.*, 2011; Mohankumar *et al.*, 2011; Kumar *et al.*, 2014).

CONCLUSION

Il ressort de l'étude de l'ACP des 4 variétés contrastées que la lignée IRB-MR- 412 est corrélée à l'axe F1 «partie souterraine » et Apo (témoin résistant) est corrélée à l'axe F2 «partie aérienne ». De l'analyse de ces résultats nous pouvons donc dire que les 2 variétés (Apo et IRB-MR-412) dites résistantes n'ont pas le même fonctionnement. Apo s'oriente plus vers les parties aériennes avec une forte capacité d'extraction. IRB-MR-412 met en place une adaptation qui porte sur l'économie d'eau (avec un système racinaire dense et profond, plus une bonne régulation de la transpiration). Les sélectionneurs doivent travailler à créer des variétés sur le quart supérieur droit. L'idiotype sera une lignée qui ait une forte partie aérienne (un tallage important, des panicules bien remplies, des feuilles épaisses avec une bonne teneur en chlorophylle, une bonne régulation de la transpiration) et un système racinaire dense et profond avec une forte capacité d'extraction d'eau des racines. Pour une meilleure exploitation des mécanismes intervenant dans la gestion de l'eau, il serait intéressant de faire une étude d'association pour détecter les QTLs liés à la tolérance à la sécheresse du riz.

**QUATRIEME PARTIE : ANALYSE GENETIQUE ET IDENTIFICATION DE QTLs
ASSOCIES A LA TOLERANCE A LA SECHERESSE DU RIZ**

INTRODUCTION

Le riz constitue une spéculiation de première importance dans le monde. Il est l'une des céréales la plus consommée au monde. Son intérêt sur le plan économique, commercial et alimentaire fait de lui une spéculiation cultivée partout à travers les 5 continents. Malgré son importance, la production du riz est confrontée à des contraintes d'ordre biotique et abiotique. La sécheresse constitue l'une des contraintes majeures de la production rizicole. Ainsi, le défi actuel du sélectionneur est de créer des variétés de riz à même d'avoir une production acceptable en condition de stress hydrique. L'amélioration des espèces cultivées y compris le riz a pour but de créer des variétés présentant des caractéristiques nouvelles pour des caractères d'intérêt agronomique comme la tolérance à la sécheresse. De manière classique, les individus sont sélectionnés sur la base de leur phénotype, c'est-à-dire la résultante de l'expression de leurs gènes dans un environnement particulier. Cependant, la nature polygénique des composantes de la tolérance à la sécheresse rend son amélioration difficile sur la base de l'observation phénotypique. Ainsi, l'avènement des techniques de marquage moléculaire constitue une solution afin d'optimiser la sélection des traits polygéniques telle que la sécheresse. Contrairement aux marqueurs traditionnels, les marqueurs moléculaires ne sont pas influencés par les fluctuations de l'environnement et sont indépendants de l'organe analysé et du stade de développement de la plante. Ils constituent de nos jours un outil essentiel d'amélioration des plantes et ouvrent de nouvelles perspectives pour le sélectionneur. Il existe plusieurs applications des marqueurs moléculaires dans la sélection, mais la plus prometteuse pour la mise au point de cultivars est la sélection assistée par marqueurs (SAM). Elle permet d'accélérer les schémas de sélection en ce sens que le sélectionneur peut inférer la présence du gène par la présence du marqueur avant même l'expression du phénotype. Des études antérieures (Lafitte *et al.*, 2004; Gomez *et al.*, 2006 ; Kamoshita *et al.*, 2008; Sabouri *et al.*, 2013; Ye *et al.*, 2015) ont permis d'identifier des QTLs et marqueurs associés à divers traits agro-morphologiques et physiologiques du riz en condition de stress hydrique. Cependant en fonction des populations utilisées et des environnements d'étude, le nombre de QTLs varie. Des études multilocales s'avèrent ainsi nécessaires afin d'identifier les QTLs majeurs pour la tolérance à la sécheresse. C'est dans ce sens que s'inscrit la présente étude. Elle vise à cartographier les QTLs et marqueurs SNPs associés aux caractères morphologiques, agronomiques et physiologiques du riz en condition de sécheresse.

MATERIEL ET METHODES

1.1. Sites d'étude

Trois localités nous ont servi de site d'étude pour cette expérimentation (Figure 22). La population d'étude constituée de lignées recombinantes F₅ a été développée à la station expérimentale de AfricaRice à Cotonou au Bénin (6°25.415N et 2°19.684E; altitude: 21 m) suivant la méthode de Single Seed Descent. L'expérimentation a été conduite dans deux localités que sont :

Le bas-fond irrigué de Banfora situé à l'Ouest du Burkina Faso (N: 10°63067 W: 004°77846). Il est situé dans la province de la Comoé sur l'axe Bobo-Niangologo, frontière de la Côte d'Ivoire à 85 km de Bobo-Dioulasso. Le climat y est de type Sud soudanien avec une tendance Soudano Guinéenne vers l'extrême sud. Il est caractérisé par deux saisons : une saison humide d'avril à octobre et une saison sèche de novembre à mars. La structure du bas-fond comprend une zone de plateau appelée haut de pente où se pratiquent les cultures pluviales strictes ; une zone basse appelée lit mineur à inondation précoce à partir de la fin du mois de juillet avec une lame d'eau à retrait tardif et une zone hydro morphe de transition entre les deux précédentes dénommée bas de pente avec une inondation progressive et lente ; la lame d'eau est sensible aux variations pluviométriques et se retire en premier lieu par rapport au lit mineur dès l'arrêt des pluies.

Le bas-fond irrigué de Longorola situé au Sud de la république du Mali (N : 11°38364 ; W : 005°66168). Il est situé à 10 km de Sikasso sur l'axe Sikasso - kléla. Le périmètre couvre une superficie de 21 ha situé à moitié dans le bas-fond et l'autre sur les terres exondées (plateau).

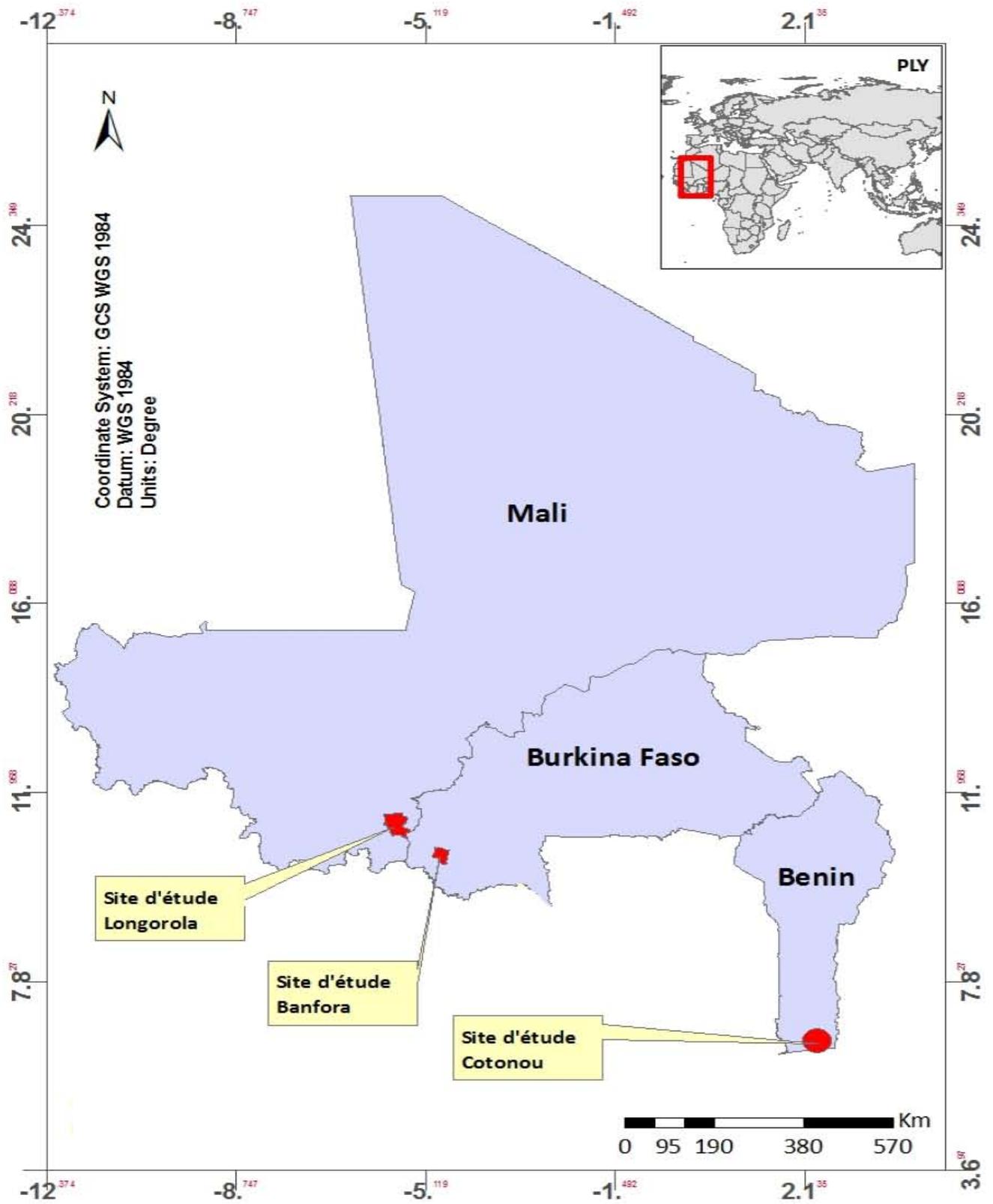


Figure 22: Cartographie des sites d'étude de Banfora, Longorola et Cotonou

1.2. Matériel végétal

Le matériel génétique était constitué d'une population de 250 lignées recombinantes F₅ issue du croisement entre la variété IR64 et ITA212. Ce sont des variétés présentant des origines géographiques différentes, mais aussi des réactions différentes vis-à-vis de la sécheresse. Ainsi, IR64 est sensible à la sécheresse tandis que ITA212 est reconnu pour sa tolérance à la sécheresse. Toutes ces deux sont de type *Indica*. Les lignées recombinantes ont été développées suivant la méthode Single Seed Descent (SSD) à partir de la génération F₂.

1.3. Méthodes

1.3.1. Expérimentation

Les expérimentations ont été conduites à Banfora à l'Ouest du Burkina Faso et à Longorola au Sud du Mali. Le dispositif expérimental utilisé dans les deux localités est un Bloc Fischer à deux répétitions complètement randomisé. Chaque parcelle élémentaire est composée de 3 lignes de 2,80 m de long. L'écartement était de 20 cm entre les lignes de semis, 0,3 m entre les parcelles élémentaires et de 0,8 m entre les répétitions soit une superficie de 1,68 m². Le repiquage a été effectué à raison d'un brin par poquet avec une densité de 20x20 cm. Les opérations culturales et l'apport des intrants ont été faits suivant les besoins de la plante. Au repiquage, NPK (14-23-14+6S) a été utilisé comme fumure de fond à la dose de 200 kg/ha. L'urée a été utilisée en fumure de couverture à la dose de 100kg/ha. Le NPK (14-23-14+6S) a été apporté aussi à 15 jours après repiquage et pendant la phase de l'initiation paniculaire à la dose de 50kg/ha.

Un stress hydrique cyclique de deux semaines a été appliqué aux plants à partir du 45^{ème} jour après repiquage. Ainsi, les plants sont privés d'eau pendant ces périodes.

1.3.2. Paramètres phénotypiques étudiés

Au total, douze (12) caractères agro-morphologiques ont été collectés tout au long du cycle de développement des plantes. L'évaluation a porté sur les caractères que sont le nombre de talles par poquet (NT), le cycle semi épiaison (CSE, en nombre de jours après repiquage), le cycle semi maturité (CSM, en nombre de jours après repiquage), la hauteur de la plante (HP, cm), la longueur de la feuille paniculaire (LFP, cm), la largeur de la feuille paniculaire (LarFP, cm), la longueur de la panicule (LP, cm), le pourcentage d'épillets fertiles (PEF), le nombre de panicule par m² (NP/m²), la biomasse (Biom, kg/ha), le poids de 1000 graines (P1000G, g) et le rendement (Rdt, kg/ha) en condition de sécheresse.

Des traits physiologiques tels que la température de la canopy , la température foliaire et la température ambiante aux alentours des plantes ont été collectés. Ces données ont été utilisés pour estimer le crop water stress index (CWSI) et le Drought Factor Index (DFI) pour chaque lignée comme indiqué à la deuxième partie.

1.3.3. Génotypage de la population de lignées recombinantes (RILs)

Initialement, les parents IR64 et ITA212 ont été génotypés à l'aide de 369 marqueurs SNPs afin d'identifier les marqueurs polymorphes. 253 des 369 marqueurs utilisés ont révélé un polymorphisme entre les deux parents. Ainsi, ces 253 marqueurs polymorphes ont été par la suite utilisés pour le génotypage des 230 lignées recombinantes issues du croisement entre les deux parents.

L'ADN génomique des parents et des lignées recombinantes a été extrait suivant le protocole d'extraction cetyltrimethyl ammonium bromide (CTAB) comme décrit par Xu *et al.*, (2005) avec cependant de légères modifications. Ainsi des jeunes feuilles âgées de deux (2) à trois (3) semaines ont été échantillonnées pour l'extraction d'ADN génomique. Le tampon d'extraction est constitué de 2% (w/v) hexadecyltrimethylammoniumbromide (CTAB), 100 mM Tris-Cl (pH 8.0), 20 mM EDTA (pH 8.0), 1.4 M NaCl plus 10% (w/v) SDS and 10% (w/v) sodium laurylsarcosine au ratio de 13:7 (v/v). Le processus de l'extraction est le suivant :

- environ 100 mg de feuilles fraîches sont broyées dans de l'azote liquide à l'aide d'un mortier;
- le broyat est transféré dans un tube eppendorf contenant 150 µl de tampon 2% CTAB ;
- le mélange est ensuite incubé à 60 °C au bain-marie pendant 30 minutes. Les tubes sont agités manuellement par inversion tous les 15 mn ;
- après incubation, 20 µl de chloroforme iso-amylique alcool (C: IAA=24:1) ont été ajoutés au mélange et l'ensemble est agité pendant 10 secondes et centrifugé à 6200 rpm pendant 10 minutes à 4 °C ;
- après la centrifugation, le surnageant (environ 100 µl) est récupéré dans la plaque à 96 tubes ;
- 80 µl d'isopropanol à -20°C ont été ajoutés à chaque puis, puis mélangés doucement par retournement. Les tubes ont été centrifugés à 6200 rpm pendant 15 minutes ;
- après élimination du surnageant, le culot est séché dans un évaporateur pendant au moins 10 minutes ;

- un volume de 100 µl du tampon TE et 30 mg de RNase ont été ajoutés à chaque tube puis mélangés proprement ;
- le mélange a été par la suite incubé à 37°C pendant au moins 15 minutes ;
- après incubation, 100 µl d'un mélange chloroforme/alcool iso amylique 24:1 ont été ajoutés aux tubes puis agités manuellement. Les tubes ont été par la suite centrifugés à 5000 rpm pendant 10 minutes à 4°C ;
- dans les tubes contenant la phase aqueuse, 20 µl (approximativement 1/10 volume), de Sodium acétate (3M) et 150 µl (2 vol) d'éthanol 100% ont été ajoutés puis centrifugés à 6200 rpm pendant 15 minutes ;
- après l'élimination du surnageant, 100 µl d'éthanol 70% ont été ajoutés au culot d'ADN puis centrifugés à 5000 rpm pendant 3 minutes ;
- le culot d'ADN obtenu après élimination du surnageant, est séché à l'évaporateur concentrateur centrifuge sous vide pendant 1 heure ;
- après le séchage, l'ADN est suspendu à nouveau dans 50 µl d'eau distillée conservé à 4°C pour l'amplification PCR ;
- l'ADN est ensuite conservé à 4°C pour une utilisation immédiate ou à -20°C pour une longue durée.

La qualité et la quantité de l'ADN extrait ont été vérifiées sur gel d'agarose 1%. Les concentrations de l'ADN de chaque variété ont été déterminées en les comparant à celles 5 concentrations d'échantillons d'ADN témoins (50, 100, 150, 200 et 300 ng/µl). Des dilutions ont été par la suite réalisées pour avoir une concentration totale de 10 ng/µl. Les concentrations ont été vérifiées à l'aide d'un spectrophotomètre de type Smart Spec Plus spectrophotometer. Par la suite les échantillons d'extraits d'ADN ont été préparés, scellés puis envoyés au laboratoire de génomique du groupe LGC Genomic(<http://www.lgcgenomics.com>) basé en Grande Bretagne pour génotypage. Les génotypages ont été réalisés à l'aide de la technologie Kompetitive AlleleSpecific PCR (KASP) tel que décrit par le LGC Genomic (<http://www.lgcgenomics.com>). Il s'agit d'une technologie basée sur une amplification spécifique d'allèles par Polymorphism Chain Reaction (PCR).

1.4. Analyse statistique

1.4.1. Analyse des données phénotypiques

Les valeurs moyennes de tous les traits étudiés ont été utilisées pour la construction de courbes de fréquence de distribution. Ce qui a permis de vérifier la distribution des données et de comparer les lignées recombinantes aux deux parents. La distribution des données étant normale, alors nous avons procédé à l'analyse statistique. Une analyse de variance (ANOVA) a été réalisée à l'aide du logiciel Genstat 14th édition (Payne *et al.*, 2011) et a permis d'identifier les caractères discriminants au mieux les génotypes.

Les résultats de cette analyse ont été utilisés pour estimer les variables génétiques de chacun des caractères étudiés. Ainsi, les variances génotypique (V_g) et phénotypique (V_p), les coefficients de variance génotypique (GCV) et phénotypique (PCV), l'héritabilité au sens large (H^2), le gain génétique (GA) et le gain génétique attendu par rapport à la moyenne (GAM) ont été calculés suivant les formules développées par Burton et De Vane (1953); Johnson *et al.*, (1955) et reprises par Tuhina-Khatun *et al.*, (2015) ci-dessous :

$$V_p = V_g + \frac{V_r}{r}$$

Où V_p = variance phénotypique ; V_g =variance génotypique ; V_r =variance de la résiduelle et r =nombre de répétition. Les valeurs des variances génotypique et résiduelle sont obtenues à travers les résultats de l'analyse.

$$GCV = \frac{\sqrt{V_g}}{M} 100$$

$$PCV = \frac{\sqrt{V_p}}{M} 100$$

Où GCV= coefficient de variation génotypique ; PCV= coefficient de variation phénotypique
 $\sqrt{V_g}$ = déviation standard génotypique ; $\sqrt{V_p}$ = déviation standard phénotypique
et M=moyenne générale de la variable

$$H^2 = \frac{V_g}{V_p} 100$$

Où H^2 = héritabilité au sens large ; V_g =variance génotypique ; V_p =variance phénotypique.

Le gain génétique attendu (GA) et le gain génétique attendu par rapport à la moyenne (GAM) ont été calculés suivant les formules ci-dessous.

$$GA = H^2 i \sqrt{Vp}$$

$$GAM = \frac{GA}{M} 100$$

Où H^2 =héritabilité au sens large ; i =constante=2,06 ; pour l'intensité de sélection $k=5\%$; M = moyenne de la variable

1.4.2. Analyse d'association et détection de QTLs

Les données génotypiques issues des 253 marqueurs SNP polymorphes ont été combinées aux données phénotypiques de tous les caractères étudiés pour l'analyse d'association. Cette analyse a permis d'identifier les marqueurs moléculaires SNP associés aux traits étudiés sous condition de sécheresse. L'analyse a été réalisée suivant le modèle General Linear Model (GLM) à l'aide du logiciel statistique Tassel version 5.2.0.

La recherche de QTLs a été effectuée en utilisant le modèle Inclusive Composite Interval Mapping (ICIM). C'est un modèle qui à chaque pas, procède à une régression linéaire incluant tous les marqueurs simultanément, sauf les deux marqueurs flaquant l'intervalle testé. Il a été proposé par Li *et al.*, (2007) en réponses aux controverses qu'occasionne la méthode Composite Interval Mapping (CIM). La valeur minimale de LOD pour la détection d'un QTL a été fixée à 2,5. L'effet d'additivité et le pourcentage de variation phénotypique exprimé par chaque QTL détectés ont été estimés. Les QTLs ont été détectés en utilisant le logiciel QTL Ici Mapping 3.3 (Meng *et al.*, 2015).

RESULTATS ET DISCUSSION

1.5. Résultats

1.5.1. Etude de la variabilité génétique des caractères étudiés

1.5.1.1. Analyse de variance des caractères étudiés

Les variations phénotypiques observées sur les lignées recombinantes et leurs parents IR64 et IT212 en condition de stress hydrique sont présentées dans le tableau XIII. Un effet au moins significatif a été observé pour presque tous les caractères étudiés excepté la longueur de la feuille paniculaire (LFP), le nombre de panicules par m² (NP/m²) et le poids de 1000 graines (P1000G). Les valeurs moyennes du CSE, CSM et HP varient respectivement de 64 à 158 ; 138 à 163 et de 53,4 à 106,6 pour les lignées recombinantes avec des moyennes respectives de 126,7 ; 145,7 et 77,33. En comparant les valeurs moyennes des lignées recombinantes à celles des parents, on note de façon générale une distribution biaisée des valeurs moyennes vers le parent résistant pour la majorité des caractères excepté le CSE et CSM. Quant aux caractères physiologiques (DFI et CWSI) on observe une distribution plus ou moins intermédiaire par rapport aux deux parents.

Les coefficients de variation sont relativement faibles (<30%) pour tous les caractères étudiés. Ils varient de 1,308 à 29,017% respectivement pour les caractères CSM et CWSI. Ce qui témoigne d'une faible variation entre les lignées recombinantes intra-population.

Tableau XI: Analyse de variance de tous les caractères étudiés

Variable	ITA212	IR64	Lignées recombinantes			P proba	CV%
			Minimum	Moyenne	Maximum		
NT	321,14	441,41	130	435,6 ± 8,60	775	*	15,077
CSE	142,24	121,41	64	126,7 ± 0,59	158	**	3,576
CSM	152,90	145,51	138	145,7 ± 0,24	163	**	1,308
HP	79,25	67,22	53,4	77,33 ± 0,50	106,6	**	5,038
NP/m ²	332,40	391,73	140	329,1 ± 6,02	625	ns	13,954
LFP	22,22	18,07	11	21,7 ± 0,34	39	ns	12,036
LarFP	1,17	1,16	0,7	1,21 ± 0,02	1,9	*	7,793
PEF	35,81	63,93	13,43	60,39 ± 1,44	95	**	18,449
LP	22,89	18,69	14	21,11 ± 0,19	29	**	6,916
Biom	10887,5	7150	2450	8050 ± 124,55	13950	**	11,797
P1000G	22,28	20,80	11,25	22,21 ± 0,18	31,28	ns	6,389
Rdt	3804,53	1052,32	187,7	2258 ± 50,11	5125	**	16,943
DFI	-4,30	-4,86	-6,71	-3,644±0,09	-1,01	**	-20,039
CWSI	0,59	0,23	-0,12	0,3704 ± 0,014	0,64	**	29,017

NT : nombre de talles par poquet, CSE : cycle semi épiaison, CSM : cycle semi maturité, la HP : hauteur de la plante, LFP : longueur de la feuille paniculaire, LarFP : largeur de la feuille paniculaire, LP : longueur de la panicule, PEF : pourcentage d'épillets fertiles, NP/m² : nombre de panicule par m², Biom : biomasse, P1000G : poids de 1000 graines, Rdt : rendement, CWSI : crop water stress index, DFI : drought factor index, * : significatif à 0,05, ** : significatif à 0,01, ns : non significatif

1.5.1.2. Estimation des variables génétiques des caractères

Les résultats de l'estimation des variances génotypique (V_g) et phénotypique (V_p), des coefficients de variation génotypique (GCV) et phénotypique (PCV), de l'héritabilité au sens large (H^2), du gain génétique attendu (GA) et du gain génétique attendu par rapport à la moyenne (GAM) pour tous les caractères sont représentés dans le tableau XIV.

Variances génotypique (V_g) phénotypique (V_p): les valeurs des variances génotypique et phénotypique varient respectivement de 0,001 à 3026366,828 et de 0,01 à 3930066,82 obtenu avec la largeur de la feuille paniculaire (LarFP) et la biomasse (Biom). La longueur et largeur de la feuille paniculaire (LFP et LarPF), la longueur de la panicule (LP), le drought factor index (DFI), le crop water stress index (CWSI) et le poids de 1000 graines (P1000G) ont enregistré des variances génotypique (V_g) et phénotypique (V_p) faibles (<10). La marge différentielle entre la V_p et V_g est relativement faible pour tous les caractères étudiés.

Coefficients de variation génotypique (GCV) et phénotypique (PCV) :

Le GCV a révélé des valeurs de magnitude faible (<10) pour tous les caractères excepté le pourcentage d'épillets fertiles (PEF), la biomasse (Biom) et le rendement (Rdt). Les traits physiologiques ont cependant enregistré des valeurs de GCV modérées (comprise entre 10 et 20) à élevées (>20) respectivement pour le DFI et le CWSI. Le même constat été fait concernant les valeurs de PCV exception faite pour le nombre de talles par poquet (NT), le nombre de panicule/m² (NP/m²), la longueur de la feuille paniculaire (LFP) et le poids de 1000 graines (P1000G). Les caractères DFI et CWSI ont enregistré des valeurs de PCV respectivement de 28,69 et 45,48. De façon générale tous les caractères ont enregistré des valeurs élevées de PCV comparée aux valeurs du GCV.

Héritabilité au sens large ($H^2\%$) : des pourcentages élevés d'héritabilité au sens large ont été obtenus avec les caractères DFI, et le cycle semi épiaison (CSE), le cycle semi maturité (CSM), la hauteur de la plante (HP), la biomasse (Biom) et le rendement (Rdt). La longueur de la panicule (LP) et le CWSI ont enregistré des taux héritabilité modérés avec respectivement 32,80 et 59,30%. Le plus faible taux d'héritabilité a été enregistré par la longueur de la feuille paniculaire (LFP) avec 1,61%.

Gain génétique attendu par rapport à la moyenne (GAM) : La valeur de l'héritabilité seule ne donne aucune indication sur l'importance du progrès génétique qui résulterait du choix des meilleurs individus, mais couplée avec le gain génétique, cette valeur est plus utile. De valeurs élevées de gain génétique (>20) ont été obtenus avec le rendement (Rdt), le CWSI, le DFI et la biomasse (Biom) avec respectivement de 70,49 ; 55,56 ; 30,18 et 39,02. Les plus faibles gains génétiques attendus par rapport à la moyenne ont été enregistré

par la longueur de la feuille paniculaire (LFP), le poids de 1000 graines (P1000G) avec respectivement 0,40 et 1,48.

Tableau XII: Estimation des paramètres génétiques pour tous les caractères étudiés

Variable	Moy	Vg	Vp	GCV	PCV	H ² (%)	GA	GAM
NT	435,78	1187,397	5503,97	7,91	17,02	21,57	32,97	7,57
CSE	126,85	36,310	56,89	4,75	5,95	63,83	9,92	7,82
CSM	145,80	7,878	11,52	1,93	2,33	68,40	4,78	3,28
HP	77,17	26,838	41,95	6,71	8,39	63,97	8,54	11,06
NP/m ²	329,66	253,787	2369,76	4,83	14,77	10,71	10,74	3,26
LFP	21,67	0,111	6,91	1,54	12,13	1,61	0,09	0,40
LarFP	1,21	0,001	0,01	2,97	8,34	12,71	0,03	2,18
PEF	59,82	51,574	173,36	12,01	22,01	29,75	8,07	13,49
LP	21,09	1,038	3,17	4,83	8,44	32,80	1,20	5,70
Biom	8058,42	3026366,828	3930066,82	21,59	24,60	77,01	3144,77	39,02
P1000G	22,19	0,239	2,25	2,20	6,76	10,62	0,33	1,48
Rdt	2257,51	718339,905	864636,41	37,54	41,19	83,08	1591,40	70,49
DFI	-3,65	0,562	1,10	-20,54	-28,69	51,23	1,11	-30,28
CWSI	0,37	0,016	0,03	35,03	45,48	59,30	0,21	55,56

NT : nombre de talles par poquet, CSE : cycle semi épiaison, CSM : cycle semi maturité, la HP : hauteur de la plante, LFP : longueur de la feuille paniculaire, LarFP : largeur de la feuille paniculaire, LP : longueur de la panicule, PEF : pourcentage d'épillets fertiles, NP/m² : nombre de panicule par m² Biom : biomasse, P1000G : poids de 1000 graines, Rdt : rendement, CWSI : crop water stress index, DFI : drought factor index.

1.5.1.3. Fréquence de distribution des données

Les courbes de distribution de tous les caractères étudiés sont présentées dans la figure 23. Les valeurs moyennes des traits sont présentées en abscisse (axe X) par classe d'intervalles égales et les fréquences des génotypes en ordonnées (axe Y). Sur chaque graphique, les classes d'intervalles auxquelles appartiennent les deux parents ITA212 et IR24 sont indiquées. Les histogrammes résultants montrent une distribution normale pour tous les traits étudiés. En générale, les lignées recombinantes étaient dans les limites parentales exceptées certaines lignées qui ont présentées des comportements en dehors de la limite parentale pour certains traits tels que les cycles semi épiaison et maturité (CSE et CSM), hauteur de la plante (HP), le pourcentage d'épillets fertiles (PEF), la longueur de la panicule (LP) et la biomasse (Biom).

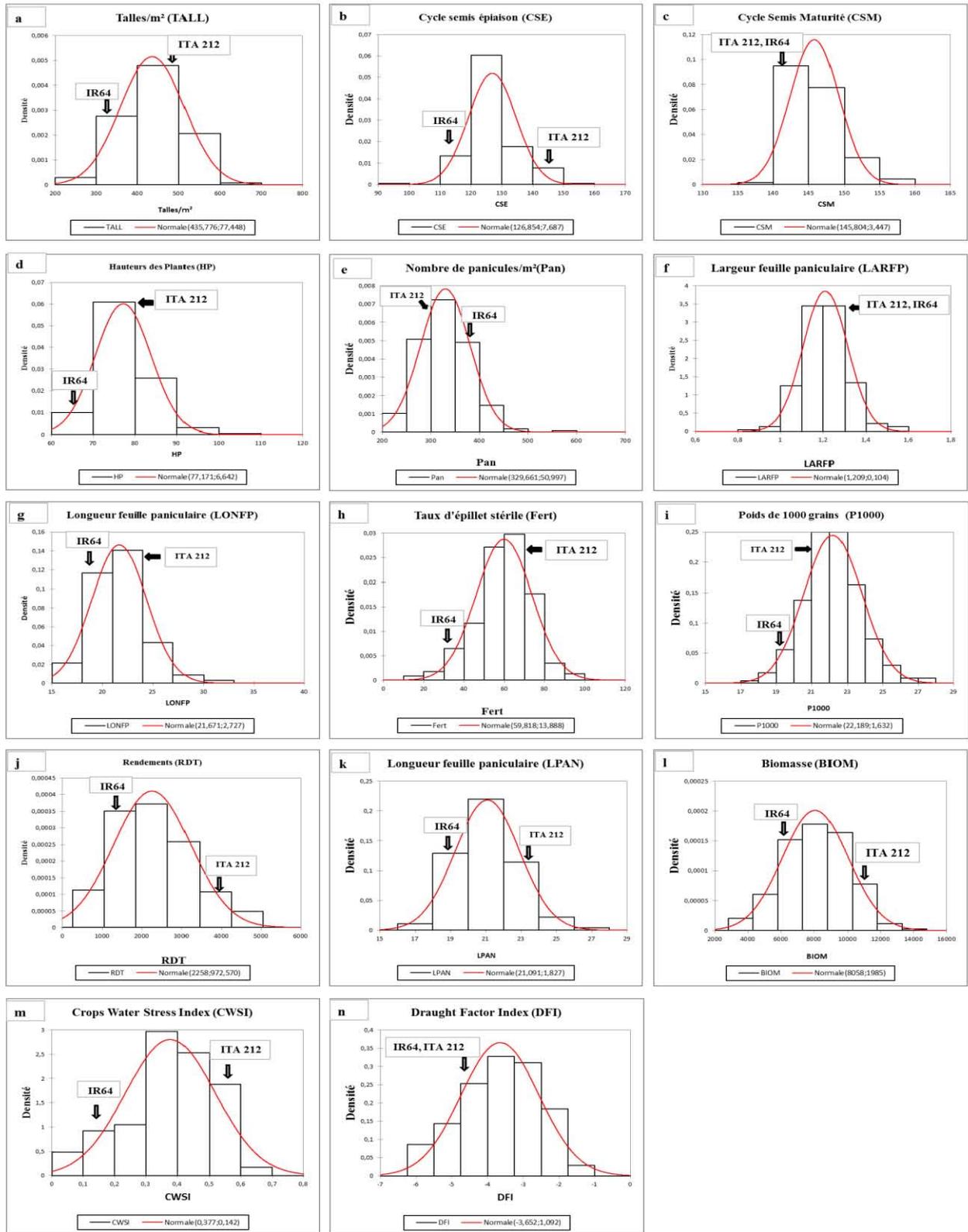


Figure 23: Courbe de distribution de fréquence des lignées recombinantes IR64 x ITA212 pour tous les traits étudiés

1.5.2. Génotypage des lignées parentales et des lignées recombinantes (RIL)

Initialement, les deux parents IR64 et IT212 ont été génotypés à l'aide de 369 marqueurs SNP afin d'identifier les marqueurs polymorphes. Ainsi 253 des 369 marqueurs ont été polymorphes pour les deux parents soit un taux de polymorphisme de 68,56%. Les 253 marqueurs polymorphiques identifiés ont été utilisés pour le génotypage des 230 lignées recombinantes issues du croisement entre les deux parents. Les données génotypiques issues de ce génotypage et les données phénotypiques issues de la caractérisation des lignées recombinantes ont été utilisées pour l'analyse d'association et l'analyse QTL afin de déterminer respectivement des marqueurs SNP et des QTL associés aux traits agro-morphologiques et physiologiques sous l'effet du stress hydrique.

1.5.2.1. Identification de marqueurs SNPs associés aux traits agronomiques du riz en condition de sécheresse

1.5.2.1.1. Cycle semi-épiaison

Les résultats de l'analyse d'association pour le caractère cycle semi-épiaison sont consignés dans le tableau XV. L'analyse a révélé au total soixante-dix-neuf (79) marqueurs SNPs associés au CSE sous l'effet de stress hydrique. Les marqueurs identifiés sont localisés sur les 11 premiers chromosomes. Les chromosomes 11 et 9 sont ceux qui possèdent respectivement le plus grand nombre et le plus faible nombre de marqueurs associés avec respectivement 16 et 01 marqueurs. Le pourcentage de coefficients de variation phénotypique ($R^2\%$) varie de 2,867 à 19,472 % obtenus respectivement avec les marqueurs ud4000418 et id3000019 localisés sur les chromosomes 4 et 3. Les marqueurs id3000019, id3000090, id3000197, K_id3000111, id3000946, id3001701 situés sur le chromosome 3 et le marqueur K_id5006332 situé sur le chromosome 5 ont enregistré des pourcentages de variation phénotypiques supérieurs à 10% et sont dit marqueurs majeurs.

Tableau XIII: Marqueurs SNPs associés au cycle semi-épiaison en condition de stress hydrique

Marqueurs	Chr	Pos	P	R ² (%)	Marqueurs	Chr	Pos	p	R ² (%)
K_id1000223	1	4090	*	4,377	K_id5007714	5	74500	*	7,644
id1001186	1	9414	**	4,998	id5009481	5	89196	*	4,087
id1001235	1	9484	**	6,888	id5010621	5	96135	*	4,492
K_id1002899	1	17700	**	4,961	K_id6004029	6	35270	*	4,625
id2008112	2	82313	*	5,042	K_id6004038	6	35560	*	3,585
id2009666	2	94799	*	4,119	K_id6011324	6	78150	*	7,016
id2010155	2	97294	*	4,176	id7000086	7	3697	*	4,788
K_id2010357	2	98510	**	5,446	K_id7000253	7	8370	**	6,683
K_id2010624	2	100620	**	5,509	K_id7000304	7	8530	*	4,932
id2010675	2	100754	*	3,589	ud7000203	7	17105	*	3,886
id2010965	2	103554	**	5,237	id7001003	7	43751	*	4,111
id2010976	2	103574	**	5,657	id8001604	8	38856	**	5,599
K_id2011302	2	106840	**	6,213	id8001622	8	40016	*	3,694
K_id2013007	2	126630	*	4,082	id8001664	8	40996	*	4,558
id3000019	3	888	***	19,472	id8002306	8	46159	*	4,867
id3000090	3	1553	***	18,819	K_id8002632	8	50080	*	3,901
id3000197	3	2465	***	14,549	K_id8002841	8	51800	**	6,237
K_id3000111	3	3030	***	16,566	K_id9007259	9	84160	**	5,579
id3000946	3	9081	***	16,153	id10000391	10	3864	*	4,167
id3001701	3	16276	***	16,23	id10003618	10	27747	*	3,595
K_id3006808	3	63690	*	4,509	id10004477	10	39128	*	3,905
id3007614	3	70298	*	4,408	id10005474	10	52000	*	5,025
K_id3007604	3	71530	**	5,811	id10006323	10	59598	*	3,494
id3007751	3	72626	***	9,862	id11000076	11	2126	*	3,494
ud4000418	4	17613	*	2,867	id11003441	11	49491	*	6,408
ud4001019	4	25108	*	4,349	id11003593	11	50914	*	5,481
K_id4004294	4	26730	*	3,393	id11003924	11	55513	*	4,68
id4004461	4	29194	*	3,828	K_id11004148	11	55740	*	3,822
id4005212	4	40208	*	3,927	id11004240	11	55759	*	3,639
id4005408	4	45979	*	3,848	id11004542	11	56605	*	3,758
id4005526	4	50379	**	5,974	id11004812	11	57159	*	3,512
id4006835	4	63612	*	3,439	id11005900	11	64726	*	4,106
id4007172	4	67505	**	4,823	id11006569	11	71777	*	6,055
K_id4007444	4	69140	*	3,84	id11006675	11	75383	*	4,813
id4008430	4	79531	*	3,952	id11006765	11	76672	**	7,555
K_id5000953	5	15950	**	5,919	id11007488	11	80527	*	5,4
K_id5006332	5	60110	***	10,303	K_id11007625	11	80660	**	7,487
id5006768	5	61405	***	8,82	K_id11008036	11	84890	*	4,734
ud5000744	5	61668	***	7,957	id11011578	11	118005	*	6,396
wd5002636	5	73614	*	3,959					

chr : chromosome ; **R²(%)** : coefficient de variation phénotypique ; **P** : probabilité de Fischer, pos : position, * : significatif à 0,05 ; ** : significatif à 0,01 ; *** : significatif à 0,001.

1.5.2.1.2. Cycle semi maturité et le pourcentage d'épillets fertiles

Les marqueurs SNPs associés au cycle semi maturité (CSM) et le pourcentage d'épillets fertiles (PEF) en condition de sécheresse sont présentés dans le tableau XVI.

L'analyse a permis d'identifier 29 marqueurs SNPs associés au cycle semi maturité sous l'effet du stress hydrique appliqué. La majorité de ces marqueurs ont été également identifiés étant associé au cycle semi épiaison (CSE). C'est le cas des marqueurs id3000019, id3000090, id3000197, K_id3000111, id3000946 et id3001701 localisés sur le chromosome 3 et qui ont été identifiés aussi pour le cycle semi épiaison. Ces marqueurs ont enregistré des coefficients de variations phénotypiques supérieures à 10%. Il convient de noter le cas du marqueur id3000946 qui a enregistré un pourcentage de variation phénotypique supérieur à 20 (21,455%). Le plus faible pourcentage de variation phénotypique a été obtenu avec le marqueur K_id2011302 situé sur le chromosome 2 avec 3,211%.

L'étude d'association a permis d'identifier au total 9 marqueurs SNPs associés au trait pourcentage d'épillets fertiles (PEF). Cinq (5) des neuf (9) marqueurs identifiés sont localisés sur le chromosome 7. Les pourcentages de variation phénotypique ont été relativement faibles et varient de 3,18 à 5,65% obtenu avec les marqueurs id3004859 et K_id7000337.

Tableau XIV: Marqueurs associés au cycle semis maturité et au pourcentage d'épillets fertiles sous l'effet de la sécheresse

cycle semi maturité					pourcentage d'épillets fertiles				
Marqueurs	Chr	Pos	P	R2(%)	Marqueurs	Chr	Pos	p	R2(%)
id1000051	1	867	*	4,739	id3004859	3	44641	*	3,18
id1001235	1	9484	*	3,544	K_id5000128	5	3050	*	3,506
id2008112	2	82313	*	3,759	K_id5000953	5	15950	*	5,056
id2009666	2	94799	*	3,374	id5009556	5	90039	*	3,73
K_id2011302	2	106840	*	3,211	K_id7000063	7	2080	*	4,267
id3000019	3	888	***	19,434	K_id7000142	7	5250	*	3,728
id3000090	3	1553	***	15,944	K_id7000253	7	8370	*	4,81
id3000197	3	2465	***	16,107	K_id7000304	7	8530	**	5,65
K_id3000111	3	3030	***	14,471	K_id7000337	7	9280	*	5,345
id3000946	3	9081	***	21,455					
id3001701	3	16276	***	18,507					
id3007751	3	72626	**	5,248					
ud4001019	4	25108	*	3,923					
K_id5006332	5	60110	**	6,009					
id5006768	5	61405	**	5,845					
ud5000744	5	61668	**	6,284					
K_id5007714	5	74500	**	5,502					
id5009556	5	90039	*	3,481					
id5009997	5	92326	**	4,934					
id5010621	5	96135	*	4,798					
id6010515	6	70454	*	4,137					
K_id7000063	7	2080	*	4,887					
id7000086	7	3697	**	7,979					
K_id7000142	7	5250	*	3,75					
K_id7000253	7	8370	*	5,015					
K_id7000304	7	8530	*	4,307					
ud7000203	7	17105	*	3,903					
id10004477	10	39128	*	4,114					
id10005474	10	52000	*	3,867					

chr : chromosome ; **R²(%)** : coefficient de variation phénotypique ; **P** : probabilité de Fischer, pos : position, * : significatif à 0,05 ; ** : significatif à 0,01 ; *** : significatif à 0,001.

1.5.2.1.3. Tallage et le nombre de panicule/m²

Les résultats de l'analyse d'association pour le nombre de talles par poquet (NT) et le nombre de panicule par m² (NP/m²) sont consignés dans le tableau XVII. L'analyse a révélé respectivement 18 et 23 marqueurs associés au NT et au NP/m² en condition de sécheresse.

Vingt et trois (23) marqueurs SNP répartis sur 7 chromosomes ont été identifiés pour le trait nombre de panicule par m² (NP/m²). Le chromosome 8 totalise non seulement le grand nombre de marqueurs à son sein avec 6 marqueurs mais aussi les marqueurs qui ont enregistré les plus

forts pourcentages de variations phénotypiques au nombre de quatre (4). Ce sont les marqueurs K_id8002554, K_id8002632, K_id8002841 et wd8001469 avec respectivement 6,387 ; 6,159 ; 9,073 et 10,637%.

Les marqueurs associés au nombre de talles par poquet (NT) sont localisés sur les chromosomes 2 ; 3 ; 8 ; 10 ; 11 et 12 avec une majorité sur le chromosome 12. Le marqueur id2002591 est celui qui a enregistré le plus faible pourcentage de variation phénotypique avec 3,191%. Les pourcentages de variation phénotypique les plus élevés ont été obtenus avec les marqueurs id12008347 et id12009798 localisés sur le chromosome 12 avec respectivement 7,031 et 6,589%. De façon générale aucun marqueur n'a enregistré un pourcentage de variation phénotypique supérieur à 10%.

Tableau XV: marqueurs moléculaires associés au tallage et au nombre de panicule/5 poquets sous stress hydrique

Nombre de panicule/m ²					Nombre de talles/poquet				
Marqueurs	Chr	Pos	P	R ² (%)	Marqueurs	Chr	Pos	p	R ² (%)
K_id1000223	1	4090	*	3,408	K_id2000235	2	2260	*	3,25
K_id1004591	1	30030	*	4,314	id2002591	2	24404	*	3,191
K_id1004849	1	31260	*	4,646	K_id2011302	2	106840	*	3,606
K_id1005125	1	33540	*	4,979	id3000946	3	9081	*	4,721
id1005271	1	36537	*	4,605	K_id3018439	3	166550	*	3,339
id1022519	1	142812	*	3,855	id8000293	8	9291	*	4,597
id3001701	3	16276	*	3,838	id10000391	10	3864	**	5,647
K_id3007604	3	71530	*	3,302	id10003618	10	27747	*	4,055
id3007751	3	72626	*	3,23	K_id11007625	11	80660	*	5,738
id4008670	4	83670	*	4,715	id11009456	11	99015	*	5,754
K_id5006332	5	60110	*	4,294	id11011578	11	118005	*	5,801
id6012273	6	86838	*	5,593	K_id12002778	12	43480	*	4,677
id6014523	6	102295	*	3,42	K_id12006216	12	64330	*	4,631
id8001326	8	34346	*	4,164	id12007341	12	70400	*	4,036
K_id8001331	8	34390	**	5,762	id12008041	12	82974	*	4,402
id8002306	8	46159	*	3,886	id12008347	12	87126	**	7,031
K_id8002554	8	49550	**	6,387	id12009787	12	100306	*	5,584
K_id8002632	8	50080	**	6,159	id12009798	12	100708	**	6,589
K_id8002841	8	51800	***	9,073					
wd8001469	8	52551	**	10,637					
id11006675	11	75383	*	4,547					
id12010012	12	103450	*	4,493					

chr : chromosome ; **R²(%)** : coefficient de variation phénotypique ; **P** : probabilité de Fischer, pos : position, * : significatif à 0,05 ; ** : significatif à 0,01 ; *** : significatif à 0,001.

1.5.2.1.4. Biomasse

L'analyse d'association a révélé 23 marqueurs SNPs liés à la biomasse sous l'effet du stress hydrique appliqué aux génotypes (Tableau XVIII). Les pourcentages de variation phénotypique varient de 3,038 à 15,67% obtenu avec les marqueurs id2009758 et id3000946 localisés respectivement sur les chromosomes 2 et 3. Les marqueurs id3000019, id3000197, K_id3000111 et id3000946 localisés sur le chromosome 3 ont enregistré des pourcentages de coefficient de variation supérieurs à 10% respectivement de 10,752 ; 11,944 ; 13,303 et 15,676%. Ces marqueurs sont dits majeurs. Les marqueurs id1000051, K_id1000223 et id3000090 ont enregistré des pourcentages de coefficient de variation phénotypique modérés respectivement de 9,433 ; 8,616 et 8,807%. Il convient de noter que ce trait partage des marqueurs en commun avec les traits cycle semi épiaison (CSE) et cycle semi maturité (CSM).

Tableau XVI: marqueurs moléculaires associé à la biomasse sous l'effet de la sécheresse

Marqueurs	Chr	Pos	p	R2(%)
id1000051	1	867	**	9,433
K_id1000223	1	4090	***	8,616
id1005271	1	36537	**	5,744
id2002591	2	24404	*	4,417
id2009758	2	95031	*	3,038
id2012147	2	119592	*	3,53
K_id2016584	2	161180	*	3,941
id3000019	3	888	***	10,752
id3000090	3	1553	***	8,807
id3000197	3	2465	***	11,944
K_id3000111	3	3030	***	13,303
id3000946	3	9081	***	15,676
id3001701	3	16276	*	5,159
K_id3018439	3	166550	*	3,571
K_id5006332	5	60110	*	5,656
id5007388	5	68980	*	4,171
K_id5007714	5	74500	*	4,072
id8000293	8	9291	*	4,745
K_id9003188	9	38310	**	5,395
id10005369	10	51338	*	4,6
id10005474	10	52000	*	4,951
K_id10006328	10	58490	*	4,371
id11011578	11	118005	*	6,022

chr : chromosome ; R²(%) : coefficient de variation phénotypique ; P : probabilité de Fischer, pos : position, * : significatif à 0,05 ; ** : significatif à 0,01 ; *** : significatif à 0,001.

1.5.2.1.5. Rendement et le poids de 1000 graines

Les résultats de l'analyse d'association des caractères poids de 1000 graines (P1000G) et rendement (Rdt) ont révélé respectivement vingt et six (26) et seize (16) SNPs liés à ces traits sous l'effet du stress hydrique (Tableau XIX).

Les marqueurs associés au poids de 1000 graines (P1000G) sont localisés sur les chromosomes 2 ; 3 ; 7 ; 9 et 11. Le chromosome 2 contient le grand nombre de marqueurs suivis du chromosome 7 avec respectivement 13 et 6 marqueurs. De façon générale les pourcentages de

variation phénotypique étaient faibles. Ils varient de 3.448 à 6.229 % obtenus avec les marqueurs ud7000203 et id2009666 localisés sur les chromosomes 2 et 7.

Des seize (16) marqueurs associés au rendement, les marqueurs id12007218 et K_id3018559 localisés sur les chromosomes 12 et 3, ont enregistré le plus faible et le plus fort pourcentage de variation phénotypique de 3,341 et 5,726 % respectivement. Comme dans le cas de P1000G, les pourcentages de variation phénotypique étaient relativement faibles. Cependant, les deux traits partagent trois marqueurs en commun. Il s'agit des marqueurs id2009758, K_id3018559 et id7004054 localisés sur les chromosomes 2 ; 3 et 7.

Tableau XVII: marqueurs moléculaires associés au rendement et au poids de 1000 graines

poids de 1000 graines					Rendement				
Marqueurs	Chr	Pos	P	R2(%)	Marqueurs	Chr	Pos	p	R2(%)
id2004163	2	38916	*	3,978	K_id1002899	1	17700	*	3,929
id2009666	2	94799	**	6,229	K_id2002229	2	20260	*	4,901
id2009758	2	95031	**	5,048	id2002591	2	24404	*	3,725
id2010155	2	97294	*	4,77	id2009758	2	95031	*	3,632
K_id2010357	2	98510	*	4,206	id3000019	3	888	*	3,67
K_id2010624	2	100620	**	5,212	id3000197	3	2465	*	4,295
id2010675	2	100754	**	5,833	id3000946	3	9081	*	5,439
id2010965	2	103554	**	5,925	id3001701	3	16276	*	3,567
id2010976	2	103574	*	5,168	K_id3018242	3	164370	*	4,213
K_id2011302	2	106840	**	5,984	id3018422	3	165201	*	4,505
id2012147	2	119592	**	5,226	K_id3018439	3	166550	*	4,565
K_id2013007	2	126630	*	4,837	K_id3018559	3	167050	**	5,726
K_id2016584	2	161180	*	3,992	K_id4001733	4	12180	*	4,282
id3004859	3	44641	*	3,659	id7004054	7	81585	*	3,426
id6015035	6	105104	*	4,079	id8000293	8	9291	*	3,799
K_id7000063	7	2080	*	3,934	id12007218	12	68987	*	3,341
id7000086	7	3697	*	5,365					
K_id7000253	7	8370	*	3,574					
K_id7000304	7	8530	**	5,354					
ud7000203	7	17105	*	3,448					
id7004054	7	81585	*	3,798					
id9007203	9	82439	*	5,511					
K_id9007259	9	84160	*	3,66					
id11003924	11	55513	*	4,764					
K_id11004148	11	55740	*	4,022					
id11004240	11	55759	*	4,452					

chr : chromosome ; R²(%) : coefficient de variation phénotypique ; P : probabilité de Fischer, pos : position, * : significatif à 0,05 ; ** : significatif à 0,01 ; *** : significatif à 0,001

1.5.2.2. Identification des marqueurs SNPs associés aux traits morphologiques du riz en condition de stress hydrique

1.5.2.2.1. Hauteur de la plante et la longueur paniculaire

Le tableau XX présente les résultats de l'analyse d'association pour les traits, hauteur de la plante (HP) et longueur de la panicule (LP).

L'analyse a identifié trente et cinq (35) marqueurs SNPs associés à la hauteur de la plante en condition de sécheresse. Il faut noter que 11 des 35 marqueurs identifiés sont localisés sur le chromosome 3. Les marqueurs à fort pourcentage de variation phénotypique sont id2009758 (6,442%), id3000946 (6,478%) et K_id10006161 (6,214%) respectivement localisés sur les chromosomes 2 ; 3 et 10. Le K_id4001733 (chromosome 4) a enregistré le plus faible pourcentage de variation phénotypique avec 3,126%.

Au total trente et trois (33) marqueurs SNPs répartis sur 9 chromosomes ont été identifiés pour le trait longueur de la panicule (LP). Le pourcentage de variation phénotypique varie de 3,727 à 7.887% respectivement pour les marqueurs K_id8002554 (chromosome 8) et id7000086 (chromosome 7). On note de façon générale de faibles pourcentages de variation phénotypique pour l'ensemble des marqueurs associés aux deux traits.

Tableau XVIII: marqueurs moléculaire associés à la hauteur de la plante et à la longueur de la panicule sous stress hydrique

Hauteur de la plante					Longueur de la panicule				
Marqueurs	Chr	Pos	p	R2(%)	Marqueurs	Chr	Pos	p	R2(%)
id1000051	1	867	*	5,657	id1001235	1	9484	*	3,876
K_id1000223	1	4090	*	4,786	K_id1002899	1	17700	**	5,728
id2009758	2	95031	**	6,442	K_id1004591	1	30030	**	6,602
K_id2010357	2	98510	**	5,876	K_id1004849	1	31260	**	5,816
K_id2010624	2	100620	*	4,78	K_id2000235	2	2260	*	3,668
id2010675	2	100754	**	5,209	K_id2002229	2	20260	*	3,549
id2010965	2	103554	*	5,021	id2002319	2	21992	*	4,359
id2010976	2	103574	*	3,741	id3000019	3	888	*	4,2
K_id2011302	2	106840	**	5,977	id3000090	3	1553	*	4,557
id2012147	2	119592	**	5,173	id3000197	3	2465	*	5,397
id3000019	3	888	**	5,902	K_id3000111	3	3030	*	4,425
id3000090	3	1553	**	5,551	id3000946	3	9081	**	5,778
id3000197	3	2465	*	5,024	id3001701	3	16276	*	4
K_id3000111	3	3030	**	5,769	K_id3018439	3	166550	*	4,54
id3000946	3	9081	**	6,478	K_id5006332	5	60110	*	4,439
id3001701	3	16276	*	3,77	id5006768	5	61405	*	3,443
id3018268	3	163941	*	3,579	id5009997	5	92326	**	5,246
K_id3018242	3	164370	*	3,793	id5010621	5	96135	**	5,661
id3018422	3	165201	*	3,877	id5011512	5	100819	*	4,342
K_id3018439	3	166550	*	4,075	id6008973	6	66765	*	4,686
K_id3018559	3	167050	*	3,918	id7000086	7	3697	**	7,887
K_id4001733	4	12180	*	3,126	id8001604	8	38856	*	3,994
K_id4003888	4	22910	*	4,736	K_id8002554	8	49550	*	3,727
id4004461	4	29194	*	3,83	K_id8002841	8	51800	*	4,77
id4004802	4	33324	*	3,897	id10001047	10	7871	*	5,58
id4006835	4	63612	*	3,254	K_id10001038	10	7910	*	4,95
id4010934	4	111308	*	4,06	id10001118	10	8177	**	6,575
K_id4011016	4	112510	*	4,256	K_id10001250	10	9940	**	6,666
id6004089	6	35844	*	4,902	K_id10001706	10	13950	*	5,121
K_id6014475	6	102390	*	4,245	id10002704	10	17846	*	3,77
id6015035	6	105104	*	3,814	id10003618	10	27747	**	6,374
id8002781	8	51339	*	5,716	K_id12006216	12	64330	**	5,617
id8006707	8	92130	*	4,668	K_id12008285	12	92830	*	4,963
id10005369	10	51338	*	4,906					
K_id10006161	10	55920	**	6,214					

chr : chromosome ; **R²(%)** : coefficient de variation phénotypique ; **P** : probabilité de Fischer, pos : position, * : significatif à 0,05 ; ** : significatif à 0,01 ; *** : significatif à 0,001.

1.5.2.2.2. Longueur et largeur de la feuille paniculaire

Les résultats de l'analyse d'association pour la longueur de la feuille paniculaire (LFP) et la largeur de la feuille paniculaire (LarFP) sont consignés dans le tableau XXI. L'analyse a permis d'identifier 24 et 23 marqueurs SNPs associés respectivement liés à la longueur et à la largeur de la feuille paniculaire. Les pourcentages du coefficient de variations phénotypiques varient de 3,076 à 6,688% pour les marqueurs id1001186 (chromosome 1) et K_id2010624 (chromosome 2) et de 3,382 à 6,884% pour les marqueurs id2010155 (chromosome 2) et K_id6006249 (chromosome 6) respectivement pour la longueur et la largeur de la feuille paniculaire. Comme dans le cas des traits cycle semi épiaison (CSE) et cycle semi maturité (CSM), ces deux traits aussi partagent des marqueurs en commun au nombre de quatorze (14). Parmi ces marqueurs, deux (2) sont localisés sur le chromosome 1 ; 11 sur le chromosome 2 et 1 sur le chromosome 10. D'une manière générale, les pourcentages de coefficient de variation phénotypique étaient relativement faibles.

Tableau XIX: marqueurs moléculaire associés à la longueur et à la largeur de la feuille paniculaire sous l'effet de la sécheresse

Longueur feuille paniculaire					Largeur feuille paniculaire				
Marqueurs	Chr	Pos	p	R2(%)	Marqueurs	Chr	Pos	p	R2(%)
id1000051	1	867	*	4,766	id1001186	1	9414	*	3,557
id1001186	1	9414	*	3,076	id1001235	1	9484	*	4,257
id1001235	1	9484	**	5,731	id1022519	1	142812	*	3,605
K_id1002899	1	17700	*	3,831	K_id2000235	2	2260	**	4,939
K_id2000235	2	2260	*	4,264	id2008112	2	82313	*	5,144
id2004163	2	38916	*	3,998	id2009666	2	94799	**	5,687
id2009666	2	94799	**	5,714	id2009758	2	95031	**	5,612
id2009758	2	95031	**	6,178	id2010155	2	97294	*	3,367
id2010155	2	97294	**	5,097	K_id2010357	2	98510	*	4,614
K_id2010357	2	98510	*	4,509	K_id2010624	2	100620	*	3,849
K_id2010624	2	100620	**	6,688	id2010675	2	100754	**	5,571
id2010675	2	100754	**	6,472	id2010965	2	103554	*	4,444
id2010965	2	103554	*	3,724	id2010976	2	103574	*	4,623
id2010976	2	103574	*	5,02	K_id2011302	2	106840	*	4,109
K_id2011302	2	106840	**	5,543	id2012147	2	119592	*	4,88
id2012147	2	119592	*	4,379	K_id2013007	2	126630	*	4,645
K_id3005216	3	48580	*	3,269	id6004889	6	47649	*	5,2
K_id3006808	3	63690	**	6,163	K_id6006147	6	57420	**	5,824
id3007614	3	70298	*	4,003	K_id6006249	6	59290	**	6,865
K_id3007604	3	71530	*	3,365	id6016091	6	109745	*	4,436
id10003618	10	27747	*	3,91	id10003618	10	27747	*	4,278
id11004542	11	56605	*	3,86	K_id11010335	11	109390	*	4,668
K_id11008036	11	84890	*	3,853	id11011578	11	118005	*	5,055
id11011578	11	118005	*	6,172					

chr : chromosome ; R²(%) : coefficient de variation phénotypique ; P : probabilité de Fischer, pos : position, * : significatif à 0,05 ; ** : significatif à 0,01 ; *** : significatif à 0,001.

1.5.2.3. Identification de marqueurs SNPs associés au Crops Water Stress Index et au Drought Factor Index

Les indices de résistance à la sécheresse qui ont fait l'objet de notre étude sont le Crops Water Stress Index (CWSI) et le Drought Factor Index (DFI). Les résultats de l'analyse d'association de ces deux indices sont présentés dans le tableau XXII.

Onze (11) marqueurs SNP ont été identifiés pour le Crops Water Stress Index dont 5 sont localisés sur le chromosome 3 (tableau XXII). Les marqueurs sont répartis sur 5 chromosomes différents (chromosomes 2 ; 3 ; 6 ; 10 et 12). Les plus forts pourcentages de variation phénotypiques ont été obtenus avec les marqueurs id10005469, K_id6014475 et K_id2016584 avec 5,951 ; 4,533 et 4,061% et localisés respectivement sur les chromosomes 10 ; 6 et 2. Le plus faible pourcentage de variation phénotypique a été enregistré par le marqueur id3007751 (3,47%) situé sur le chromosome 3. D'une façon générale le pourcentage de variation phénotypique des marqueurs identifiés était faible.

L'analyse a révélé vingt et deux (22) marqueurs SNP associés au Drought Factor Index (DFI) répartis sur 5 chromosomes (tableau XXII). Un grand nombre de ces marqueurs au nombre de 9 sont localisés sur le chromosome 11. Le pourcentage de variation phénotypes des marqueurs, varie de 3,485 à 8,238% obtenus respectivement avec les id8001664 localisé sur le chromosome 8 et id11011578 sur le chromosome 11. Les pourcentages de variations enregistrés sont acceptables par rapport à ceux enregistrés pour le CWSI. En plus du marqueur id8001664 qui a enregistré le plus fort pourcentage de variation phénotypique, d'autres marqueurs tels que id4005526 situé sur le chromosome 4 ; id8001622, K_id8002314, K_id8002554 localisés sur le chromosome 8 ; id11003441, id11006765, K_id11010335 sur le chromosome 11 et id12007613 sur le chromosome 12 ont enregistré des pourcentages de variations phénotypiques aussi acceptables (au moins égale à 6%).

La figure 24 montre la distribution des marqueurs associés au CWSI et DFI à travers le génome. Ainsi les positions génomiques des marqueurs sont perceptibles. Ces graphiques communément appelés Manhattan plot permettent une appréciation de la position génomique des marqueurs en fonction de la valeur du $-\log_{10} p$. La figure 25 appelée QQ Plot permet d'apprécier la distribution des valeurs de p selon le modèle d'analyse utilisé. Dans notre cas il s'agit du modèle General Linear Model (GLM). Ainsi on note une distribution normale des valeurs.

Tableau XX: marqueurs moléculaires SNP associés au CWSI et au DFI sous l'effet de stress hydrique

DFI					CWSI				
Marqueurs	Chr	Pos	p	R2(%)	Marqueurs	Chr	Pos	p	R2(%)
id3018268	3	163941	*	0,0446	id2002319	2	21992	*	0,03581
K_id3018242	3	164370	*	0,03865	K_id2016584	2	161180	*	0,04061
id4005212	4	40208	**	0,05486	id3001701	3	16276	*	0,03703
id4005389	4	45205	**	0,05764	K_id3005145	3	47970	*	0,03599
id4005408	4	45979	***	0,05783	K_id3005216	3	48580	*	0,03863
id4005526	4	50379	**	0,06092	K_id3006808	3	63690	*	0,03832
id8001622	8	40016	**	0,06095	id3007751	3	72626	*	0,0347
id8001664	8	40996	*	0,03485	K_id6014475	6	102390	*	0,04533
id8002306	8	46159	*	0,04662	id10005369	10	51338	***	0,05951
K_id8002314	8	46220	***	0,07019	id10005474	10	52000	*	0,0438
K_id8002554	8	49550	**	0,06921	id12007218	12	68987	*	0,03621
K_id8002632	8	50080	*	0,04175					
id11003441	11	49491	*	0,06226					
id11005900	11	64726	*	0,03763					
id11006765	11	76672	*	0,06114					
K_id11008525	11	89130	*	0,03892					
K_id11009117	11	94770	***	0,05957					
id11009197	11	97590	*	0,03696					
K_id11010335	11	109390	***	0,07142					
K_id11010502	11	111640	*	0,04785					
id11011578	11	118005	**	0,08238					
id12007613	12	74320	*	0,06836					

chr : chromosome ; **R²(%)** : coefficient de variation phénotypique ; **P** : probabilité de Fischer, pos : position, * : significatif à 0,05 ; ** : significatif à 0,01 ; *** : significatif à 0,001.

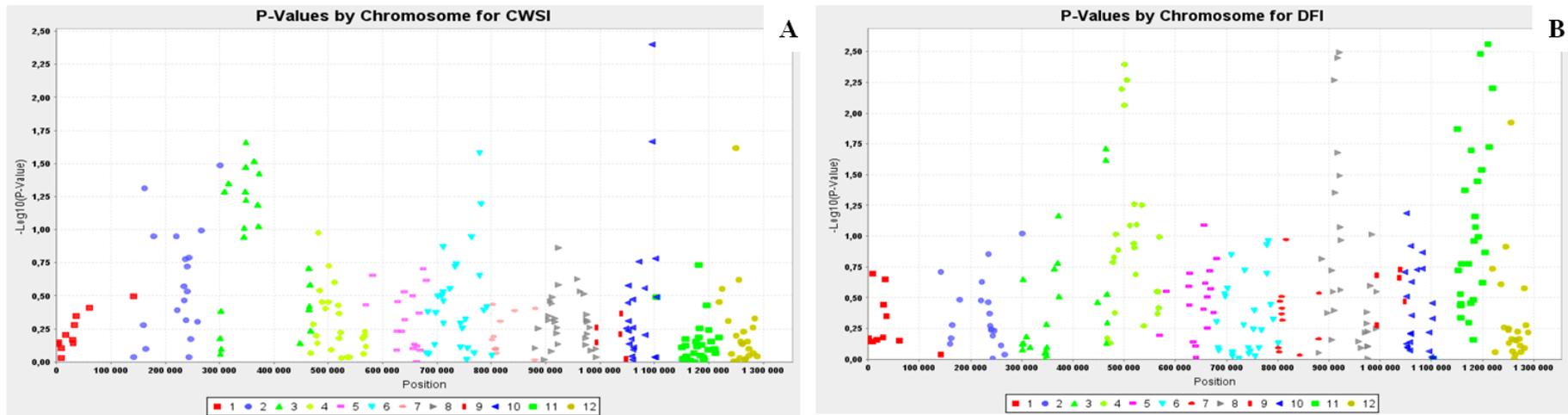


Figure 24: Manhattan plot du CWSI (A) et du DFI (B) représentant le $-\log_{10}p$ en fonction de la position génomique du marqueur

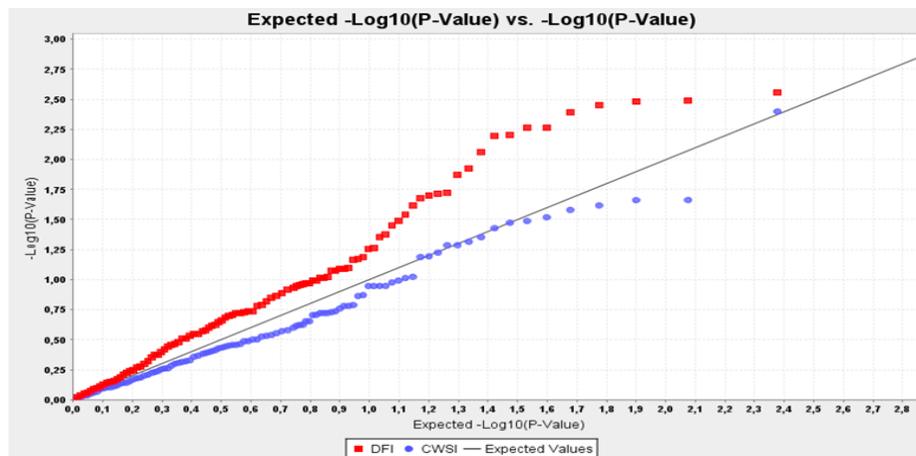


Figure 25: QQ plot de CWSI et du DFI représentant la distribution des p valeurs obtenu selon le modèle d'analyse

1.5.3. Identification de QTLs liés aux traits agro-morphologiques du riz en condition de sécheresse

Les résultats de l'analyse QTL suivant le modèle Inclusive Composite Interval Mapping (ICIM) sont consignés dans le tableau XXIII. L'analyse a permis d'identifier au total sept (7) QTLs localisés sur 5 chromosomes pour la tolérance à la sécheresse. Ces QTLs sont associés à sept (7) différents traits que sont : le cycle semi épiaison (CSE), le cycle semi maturité (CSM), la hauteur de la plante (HP), la largeur de la feuille paniculaire (LarFP) le pourcentage d'épillets fertiles (PEF), la longueur de la panicule (LP) et la biomasse (Biom). Le QTL associé à la LarFP est localisé sur le chromosome 2, ceux associés au CSE, CSM et Biom sur le chromosome 3, celui associé à la HP sur le chromosome 4 et ceux liés à la LP et au PEF sont localisés respectivement sur les chromosomes 5 et 6. Les valeurs du LOD score et les pourcentages du coefficient de variation phénotypique varient respectivement de 2,69 à 4,30 obtenu avec QTL_{PEF} et QTL_{CSE} et de 5,453 à 14,587% obtenu avec QTL_{PEF} et QTL_{HP} (Tableau XXIII et Figure 26). De façon générale les pourcentages de variation phénotypique étaient inférieurs à 10% excepté pour le QTL associé à la hauteur de la plante.

Une co-localisation de QTLs associés à plusieurs traits a été observée lors de cette étude. Ainsi les QTLs associés aux CSE, CSM et Biom sont localisés sur le chromosome 3 à la même position comme indiqué sur la carte (figure 27). Ces QTLs sont flanqués entre les marqueurs id3000946 et id3001701 (Table XXIII et Figure 27). Les QTL_{CSE}, QTL_{CSM}, QTL_{LarFP}, QTL_{LP} et QTL_{Biom} ont enregistré des effets additifs positifs (>0) respectivement de 2,265 ; 1,038 ; 0,026 ; 0,457 et 712,503. Ainsi les allèles favorables pour ces QTLs sont issus du parent tolérant (ITA212). Cependant des valeurs négatives (<0) d'effets additifs ont été obtenues avec les QTL_{HP} et QTL_{PEF}, indiquant que les allèles favorables pour ces QTLs sont issus du parent sensibles IR64.

Tableau XXI: QTLs associés aux traits agro-morphologiques du riz sous l'effet de la sécheresse

Traits	QTLs	Chr	Position	Marqueurs flanquant	LOD	R ² (%)	effet additif	Contribution parental
CSE	QTL _{CSE}	3	13	id3000946 - id3001701	4,3	8,711	2,365	ITA212
CSM	QTL _{CSM}	3	10	id3000946 - id3001701	3,51	7,114	1,038	ITA212
HP	QTL _{HP}	4	1	id4000734 - K_id4001733	2,7	14,588	-4,924	IR64
LarFP	QTL _{LarFP}	2	95	id2009666 - id2009758	3,31	6,429	0,026	ITA212
PEF	QTL _{PEF}	6	6	id6000402 - K_id6000911	2,69	5,453	-3,762	IR64
LP	QTL _{LP}	5	88	K_id5007714 - id5009481	2,94	6,033	0,457	ITA212
Biom	QTL _{Biom}	3	10	id3000946 - id3001701	3,91	8,076	712,503	ITA212

CSE : cycle semi épiaison, CSM : cycle semi maturité, la HP : hauteur de la plante, LarFP : largeur de la feuille paniculaire, LP : longueur de la panicule, PEF : pourcentage d'épillets fertiles, Biom : biomasse, Chr : chromosome, R²(%) : pourcentage du coefficient de variation phénotypique.

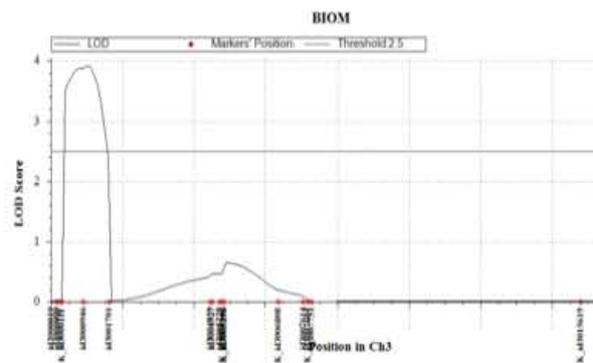
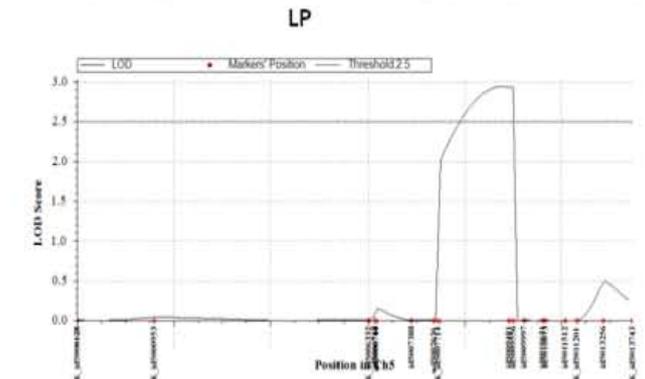
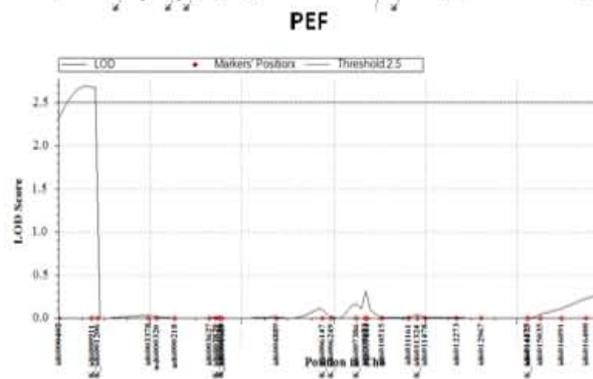
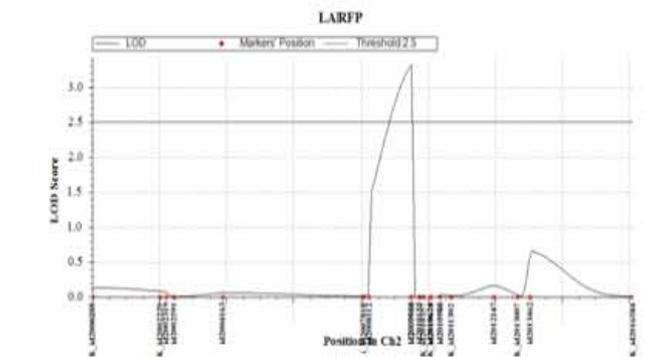
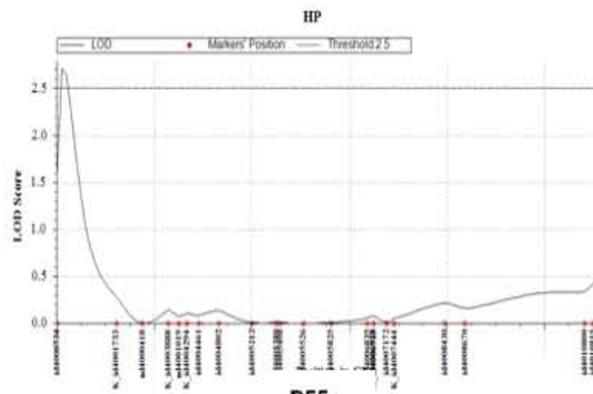
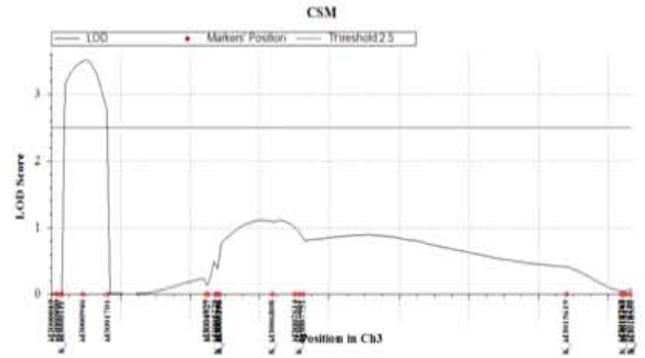
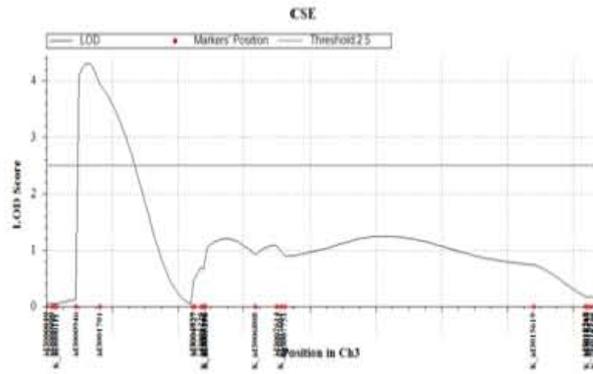


Figure 26: représentations graphiques des LOD score des QTLs détectés

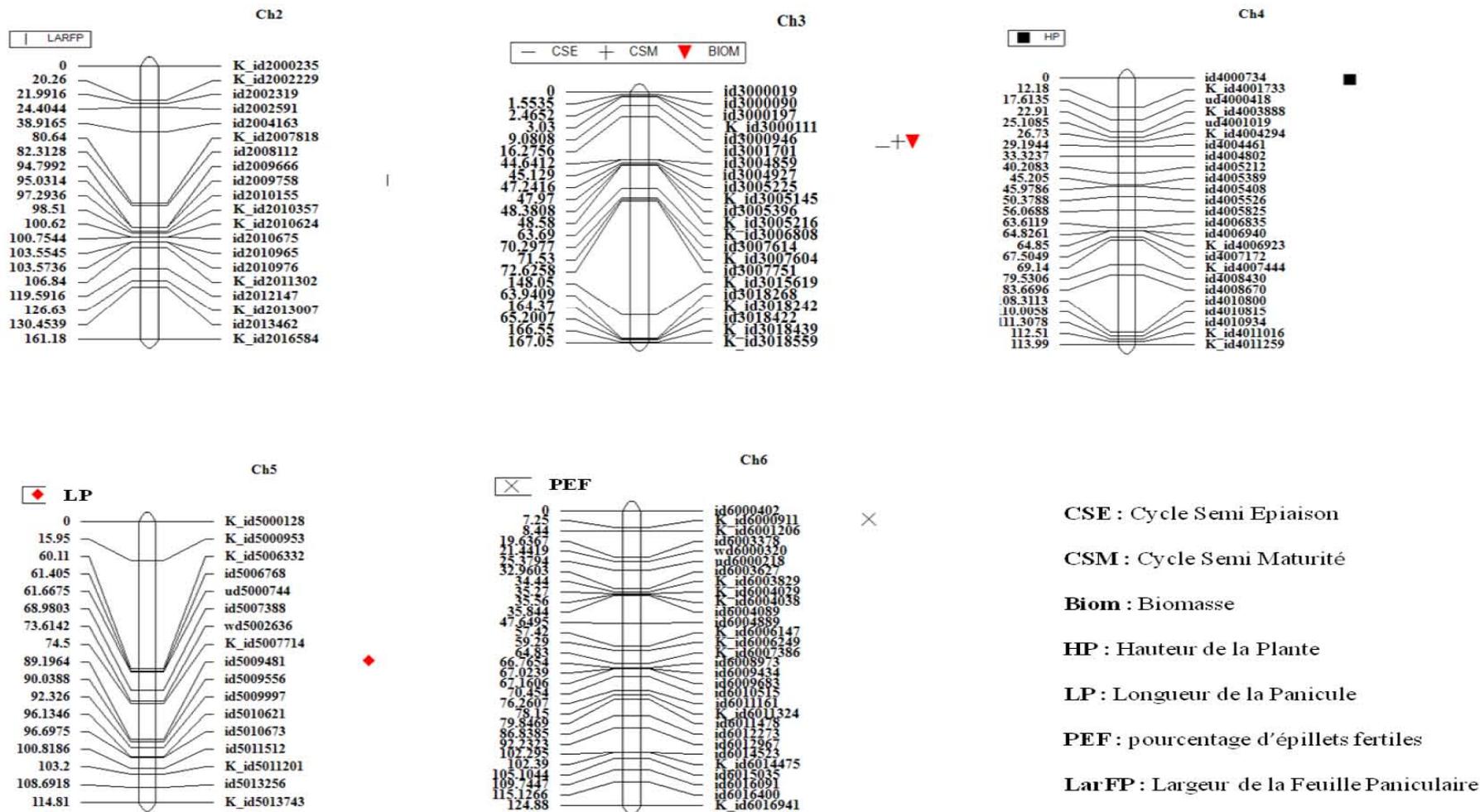


Figure 27: cartographie montrant la localisation des QTLs identifiés

1.6. Discussion

1.6.1. Variabilité génétique

La présente étude a été entreprise afin de détecter les QTLs et marqueurs SNPs associés aux traits agro-morphologiques du riz en condition de stress hydrique en utilisant une population de cartographie issue du croisement entre IR64 et ITA212. Les résultats de l'analyse de variance ont révélé des différences significatives entre les lignées recombinantes pour tous les traits étudiés excepté la largeur de la feuille paniculaire (LarFP), le nombre de panicule par m² (NP/m²) et le poids de 1000 graines (P1000G) indiquant l'existence d'une variabilité génétique entre les lignées. Les pourcentages de coefficients de variation étaient relativement faibles pour l'ensemble des traits étudiés indiquant ainsi une homogénéité entre les génotypes. Le faible niveau de hétérogénéité serait dû au fait qu'il s'agit d'une population biparentale constituée de lignées recombinantes et non une collection. Ces résultats concordent avec ceux obtenus par (Manickavelu *et al.*, 2006, Srividhya *et al.*, 2011, AmiriFahliani *et al.*, 2011) et Ahmad *et al.*, 2015) qui, en travaillant sur des populations biparentales du riz ont observé une faible hétérogénéité entre les lignées.

L'estimation de la variabilité génétique a révélé des valeurs relativement faibles de variances génotypique (Vg) et phénotypique (Vp) pour les caractères étudiés exceptés le nombre de talles par poquet (NT), le nombre de panicules par m² (NP/m²), la biomasse (Biom) et le rendement (Rdt). D'une manière générale, les valeurs des Vp étaient supérieures à celles des Vg pour tous les traits étudiés avec cependant une différence négligeable pour les traits longueur de la feuille paniculaire (LFP), largeur de la feuille paniculaire (LarFP), longueur de la panicule (LP), poids de 1000 graines (P1000G), Drought Factor Index (DFI) et Crops Water Stress Index (CWSI) ; indiquant une influence relativement faible de l'environnement sur l'expression de ces caractères.

L'estimation des coefficients de variation génotypique (GCV) et phénotypique (PCV) permet de percevoir la variabilité totale présente dans un caractère. Les caractères taux d'épillettes stériles (Fert), la biomasse (BIOM) et le rendement (RDT) ont enregistré des coefficients génotypique et phénotypique élevés sous l'effet du stress hydrique appliqué. Ces résultats concordent avec ceux obtenus par (Mazid *et al.*, 2013 et Tuhina-Khatun *et al.*, 2015). D'une façon générale le PCV était supérieur au GCV pour tous les caractères étudiés indiquant l'influence de l'environnement dans l'expression de ces caractères. De pareils résultats avaient été obtenus par Osman *et al.*, (2012) et Tuhina-Khatun *et al.*, (2015) pour les caractères agro-morphologiques. Moins l'écart entre PCV et GCV est faible moins l'influence

environnementale est faible. La marge différentielle entre le PCV et le GCV était importante pour les traits étudiés exceptés le cycle semi épiaison (CSE), cycle semi maturité (CSM) et la hauteur de la plante (HP). Ainsi l'expression des caractères en condition de sécheresse serait fortement influencée par l'environnement. Selon Blum, (1988) le stress hydrique joue une influence négative sur la variance génotypique. Des résultats similaires avaient été notés par des études antérieures (Gomez *et al.*, 2010 ; Sabouri *et al.*, 2013 et Singh *et al.*, 2014).

L'héritabilité exprime la capacité d'héritabilité d'un caractère pour les générations futures. Ainsi une héritabilité élevée d'un trait indique une facilité de transmission du trait aux générations futures. selon Robinson *et al.*, (1966), le taux d'héritabilité au sens large est considéré comme élevé au-delà de 60 %, faible en deçà de 30 % et modéré entre 30 et 60 %. Les caractères cycles semi épiaison (CSE) et semi maturité (CSM), hauteur de la plante (HP), biomasse (Biom) et le rendement (Rdt) ont enregistré des pourcentages héritabilités élevés (>60%) en condition de stress hydrique. Ainsi, ces caractères seraient facilement héritables en peu de générations. Ces résultats s'accordent avec ceux obtenus par Sellammal *et al.*, (2014) . Le Drought Factor Index (DFI) et le Crops Water Stress Index (CWSI) ont enregistré des héritabilités modérés (comprise entre 30 à 60%). Singh *et al.*, (2014) avait reporté un taux d'héritabilité modéré pour le DFI et la majorité des caractères physiologiques du riz en condition de sécheresse.

Les valeurs des GCV, PCV et de H^2 prises seules ne donnent aucune indication sur l'importance du progrès génétique qui résulterait du choix des meilleurs individus ; cependant l'estimation de ces paramètres couplés au gain génétique est d'une importance capitale en sélection dans le choix des parents (Béninga *et al.*, 2011). Les traits rendement (Rdt) et biomasse (Biom) ont enregistré de fortes valeurs de GCV, PCV et H^2 couplées à des valeurs élevées de gain génétique par rapport à la moyenne (GAM), indiquant une faible influence de l'environnement dans l'expression de ces caractères et une prévalence de l'effet des gènes additifs dans le déterminisme génétique de ces derniers. Ainsi ces caractères pourraient être améliorés par sélection conventionnelle en condition de stress hydrique. Les caractères cycle semi épiaison (CSE), cycle semi maturité (CSM) et hauteur de la plante (HP) ont enregistré de faibles valeurs de GCV, PCV et GAM couplées à de fortes valeurs de H^2 indiquant que ces caractères sont gouvernés par des gènes à effet non additif. Le nombre de talles par poquet (NT), le nombre de panicules par m^2 , la longueur de la feuille paniculaire (LFP) et le poids de 1000 graines (P1000G) ont obtenu de faibles valeurs d'héritabilité au sens large et de gain génétique par rapport à la moyenne en condition de sécheresse, indiquant l'action génique de type

dominance/épistasie pour ces caractères. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus précédemment (Manickavelu *et al.*, 2006, Sadimantara *et al.*, 2014, Sedeek et El-Wahsh 2015; Singh Alok *et al.*, 2015 et Anis *et al.*, 2016).

1.6.2. Identification de marqueurs moléculaires associés aux traits sous stress hydrique

L'analyse d'association pour l'identification des marqueurs moléculaires associés aux caractères étudiés a été faite suivant le modèle GLM naïve. Les caractères étudiés peuvent être rangés en trois (3) catégories à savoir les caractères morphologiques : la hauteur de la plantes (HP), la longueur et la largeur de la feuille paniculaire (LFP et LarFP) et la longueur de la panicule (LP) ; les caractères agronomiques : les cycles semi épiaison (CSE) et semi maturité (CSM), le pourcentage d'épillets fertiles (PEF), le nombre de talles par poquets (NT), le nombre de panicule/m² (NP/m²), la biomasse (Biom), le poids de 1000 graines (P1000G) et le rendement (Rdt) et les caractères physiologiques ou indice de résistance de la sécheresse que sont le drought factor index (DFI) et le crop water stress index (CWSI). Ainsi, l'analyse a révélé respectivement 115 ; 223 et 33 marqueurs SNPs associés aux caractères morphologiques, agronomiques et physiologiques sous l'effet du stress hydrique. La majorité des marqueurs sont associés à la fois à plusieurs traits ; ce qui a contribué à augmenter le nombre de marqueurs liés à chaque catégorie de caractère. Ainsi les traits cycle semi épiaison (CSE), cycle semi maturité (CSM) et biomasse (Biom) partagent en grand nombre les mêmes marqueurs localisés majoritairement sur le chromosome 3 indiquant une corrélation positive entre ces traits. Le même constat est fait pour les traits poids de 1000 graines (P1000G) et le rendement (Rdt) d'une part et entre la longueur de la feuille paniculaire (LFP) et la largeur de la feuille paniculaire (LarFP) d'autre part indiquant que ces caractères seraient positivement corrélés. Des résultats similaires ont été obtenus précédemment par plusieurs chercheurs. Zhang *et al.*, (2014) ont identifié respectivement 76 et 55 marqueurs SSRs associés aux traits agro-morphologiques du riz en condition de stress hydrique en utilisant deux panels de populations. Les auteurs (Lin *et al.*, 2007 ; Boopathi *et al.*, 2012 et Lang *et al.*, 2013) ont identifié respectivement 22 ; 19 et 15 marqueurs SSRs associés aux traits agronomiques en condition de sécheresse en étudiant des populations biparentales.

L'analyse a révélé respectivement 11 et 22 marqueurs SNP associés au Drought Factor Index (DFI) et au Crop Water Stress Index (CWSI). Aucun marqueur commun aux deux indices n'a été noté indiquant une corrélation négative entre les deux indices. Des travaux similaires menés par Huang *et al.*, (2010) et Lou *et al.*, (2015) avaient permis d'identifier respectivement 4 et 48

SNPs associés au Drought Resistance Index (DRI). Les travaux de Prakash *et al.*, (2015) ont permis d'identifier 2 marqueurs SSRs associés au Drought Susceptibility Index (DSI) en étudiant une population de 96 lignées recombinantes du riz.

Les marqueurs id3000019, id3000090, id3000197, K_id3000111, id3000946, id3001701 et K_id5006332 associés aux cycles semi épiaison (CSE) et semi maturité (CSM) et à la biomasse (Biom) et le marqueur wd8001469 associé au nombre de panicule/m² (NP/m²), ont exprimé des pourcentages de variation phénotypique supérieurs à 10%. Ainsi, ces marqueurs sont dits majeurs (Collard *et al.*, 2005).

1.6.3. Identification de QTL pour la tolérance à la sécheresse

L'analyse QTL a permis de détecter 7 QTLs liés à sept (7) traits agro-morphologiques en condition de stress hydrique. Les QTL ainsi identifiés sont liés aux cycles semi épiaison et semi maturité localisés sur le chromosome 3, à la hauteur de la plante localisés sur le chromosome 4, à la largeur de la feuille paniculaire localisé sur le chromosome 2, au pourcentage d'épillets fertiles sur le chromosome 6, à la longueur de la panicule sur le chromosome 4 et à la biomasse sur le chromosome 3. Des études antérieures ont permis d'identifier les QTL_{CES}, QTL_{LP} et QTL_{PEF} aux mêmes positions sur le chromosome 3 (Lafitte *et al.*, 2004; Gomez *et al.*, 2006 ; Kamoshita *et al.*, 2008; Sabouri *al.*, 2013; Ye *et al.*, 2015). Ces résultats indiquent une forte corrélation positive entre ces caractères et concordent avec ceux obtenus par d'autres auteurs (Mei *et al.*, 2003, Rahman *et al.*, 2007, Gomez *et al.*, 2010 et Lang *et al.*, 2013) pour les mêmes traits. La sélection de l'un de ces caractères entrainerait donc celle de l'autre. Cette région chromosomique serait très importante pour une sélection assistée par marqueur moléculaire en ce sens que l'identification de QTL influençant plusieurs caractères augmente l'efficacité de la sélection assistée par marqueur moléculaire (Upadyayula *et al.*, 2006). Les QTL_{HP} localisés sur le chromosome 4 et QTL_{LarFP} localisé sur le chromosome 2 ont été cartographiés également par des études antérieurs à la même position sur le chromosome (Nguyen *et al.*, 2013; Dixit *et al.*, 2014).

Les pourcentages de variation phénotypique exprimés par les QTLs identifiés étaient relativement faibles et variaient de 5,453 à 14,588%. En tenant compte de la définition de Collard *et al.*, (2005) qui disent qu'un QTL est dit majeur si son coefficient de variation est supérieur à 10%, seule la hauteur de la plante (QTL_{HP}) qui a enregistré un pourcentage de variation phénotypique supérieur à 10% (14,588%), constitue le QTL majeur identifié dans la présente étude.

Les QTL liés aux cycles semi épiaison (QTL_{CSE}), semi maturité (QTL_{CSM}), à la largeur de la feuille paniculaire (QTL_{LarFP}), à la longueur de la panicule (QTL_{LP}) et à la biomasse (QTL_{Biom}) ont enregistré des effets additifs positifs, indiquant que les allèles favorables sont issus du parent tolérant (ITA212). Par contre, les QTL liés à la hauteur de la plantes (QTL_{HP}) et au pourcentage d'épillets fertiles (QTL_{PEF}), ont enregistré des effets additifs inférieurs à zéro. Ainsi, les allèles favorables de ces QTLs sont issus du parent récurrent (IR64). Ces résultats confirment l'effet d'additivité et polygénique de l'expression de ces traits en condition de sécheresse. Des résultats similaires ont été obtenus sur le riz par Bernier *et al.* (2007) Kumar *et al.*, (2007) et Dixit *et al.*, (2014) qui ont mis en évidence le caractère polygénique de résistance à la sécheresse du riz.

CONCLUSION

En entreprenant cette activité, nous nous sommes fixé pour objectif d'étudier la variabilité génétique et cartographier les QTLs et marqueurs associés aux traits morphologiques, agronomiques et physiologiques en condition de stress hydrique. L'estimation des variables génétiques a révélé de fortes valeurs d'héritabilité au sens large pour le cycle semi épiaison (CSE) et semi maturité (CSM), hauteur de la plante (HP), biomasse (Biom) et le rendement (Rdt) et des valeurs modérées pour les traits Drought Factor Index (DFI) et Crops Water Stress Index (CWSI). L'analyse d'association a révélé au total 115 ; 223 et 33 marqueurs SNPs associés respectivement aux caractères morphologiques, agronomiques et physiologiques sous l'effet du stress hydrique. Il convient de noter que plusieurs traits partagent des marqueurs en commun. Au total 7 QTLs ont été identifiés au cours de cette étude, dont 5 (QTL_{CES}, QTL_{LP}, QTL_{PEF}, QTL_{HP} et QTL_{LarFP}) avaient déjà été identifiés par des études antérieures à la même position sur le chromosome. Ces QTLs pourraient être qualifiés de QTLs majeurs. Les marqueurs et QTLs identifiés lors de cette étude pourront être utilisés dans un programme de sélection génomique pour la tolérance à la sécheresse du riz afin d'identifier des génotypes d'intérêts.

A decorative horizontal border with a scroll-like appearance on the left and right sides, containing the text 'CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES'.

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Notre étude a consisté à étudier les mécanismes de gestion de l'eau par la plante du riz en condition de stress hydrique et d'identifier les QTLs pour la tolérance à la sécheresse. Pour atteindre ces objectifs, les investigations suivantes ont été initiées : (i) évaluer une méthode de phénotypage à haut débit par utilisation de la thermographie infrarouge et la fluorimétrie ; (ii) étudier les mécanismes de gestion de l'eau par le riz de bas-fond en condition de stress hydrique ; (iii) identifier les QTLs associés aux traits agro-morphologiques et physiologiques sous l'effet de la sécheresse. 20 lignées issues du croisement IR64 x B6144F -MR-6-0-0 ont été utilisées pour la mise au point des méthodes de phénotypage au champ par thermographie infrarouge et fluorimétrie en appliquant deux traitements (stress hydrique et non stressé) dans 4 sites. L'utilisation des températures foliaires seules ne pouvant pas nous donner directement l'état hydrique des plantes, nous avons utilisé la méthode d'Isdol *et al.*, (1982) pour calculer le Crops Water Stress Index (CWSI). Cette normalisation par la demande évaporative de l'atmosphère est obtenue avec des données météorologiques précises issues d'une station météorologique. Les résultats confirment la relation entre le déficit hydrique et la température foliaire. Ces deux méthodes de phénotypage nous ont permis de quantifier l'effet du stress hydrique sur la transpiration (CWSI) et l'état d'activité des photosystèmes II (DFI ou Drought Factor Index). Notre étude montre l'intérêt d'utiliser une ligne de référence commune pour des environnements différents pour utiliser les mesures de thermographie de plusieurs sites et harmoniser les CWSI. Les résultats montrent que, pendant la phase reproductive, le stress hydrique affecte significativement la transpiration et l'activité photosynthétique des lignées, (CWSI et DFI), et impacte négativement leur rendement. La combinaison de ces deux indices a permis d'identifier IRB-MR-412 comme tolérante à la sécheresse avec une performance agronomique acceptable. La thermographie infrarouge et la fluorescence chlorophyllienne se sont révélées être des outils efficaces pour la détection précoce du stress hydrique du riz de bas-fond. Ces méthodologies ont été utilisées pour phénotyper une population de 250 lignées issues du croisement (IR64 x ITA212). De ce phénotypage haut débit (1000 individus testés) réalisé à Longorola au Mali et à Banfora au Burkina Faso, il ressort une augmentation significative de la température foliaire des plantes stressées comparativement au traitement témoin bien irrigué. Nos résultats montrent que ces méthodologies sont adaptées au phénotypage à haut débit des programmes de sélection assistée par marqueur. Dans les conditions africaines, les activités de phénotypage utilisant ces méthodes peuvent être considérées comme concurrentielles aux plateformes de phénotypages utilisées en Europe et aux Etats-Unis. Adaptées au champ, ces méthodes sont peu coûteuses et utilisables sur la plupart des cultures et peuvent être facilement adoptées par les programmes nationaux de sélection.

Les variations phénotypiques sont également observées sur les lignées recombinantes et leurs parents IR64 et ITA212 en condition de stress hydrique. Un effet au moins significatif a été observé pour presque tous les caractères étudiés exceptés la longueur de la feuille paniculaire (LFP), le nombre de panicules par m² (NP/m²) et le poids de 1000 graines (P1000G). Les valeurs moyennes du CSE, CSM et HP varient respectivement de 64 à 158 ; 138 à 163 et de 54 à 107 pour les lignées recombinantes avec des moyennes respectives de 127 ; 146 et 77. En comparant les valeurs moyennes des lignées recombinantes à celles des parents, on note de façon générale une distribution biaisée des valeurs moyennes vers le parent résistant pour la majorité des caractères exceptés le CSE et CSM. Quant aux caractères physiologiques (DFI et CWSI) on observe une distribution plus ou moins intermédiaire par rapport aux deux parents. Les coefficients de variation sont relativement faibles (<30%) pour tous les caractères étudiés. Ils varient de 1,308 à 29,017% respectivement pour les caractères CSM et CWSI. Ce qui témoigne d'une faible variation entre les lignées recombinantes intra-population.

Des résultats de l'étude il ressort des corrélations significativement positives/négatives entre les caractères secondaires (Capacité d'extraction de l'eau par les racines (Ext H₂O), le CWSI et DFI) et les traits agro-morphologiques, (talles / m², hauteur des plantes, cycle semis 50% maturité, la surface foliaire, la matière sèche des tiges, le nombre de stomates et le rendement) et le système racinaire (diamètre des racines, profondeur des racines, et le poids des racines à différentes profondeurs).

La combinaison des deux méthodes CWSI et DFI nous a permis d'identifier précocement dans une population en ségrégation une ligne recombinante (IRB-MR-412) à haut potentiel de rendement avec un niveau de tolérance à la sécheresse équivalente à celui du témoin résistant. Ce résultat a été validé par les essais sur le terrain (20 lignées à Banfora et Farako-Ba) et par le phénotypage d'un panel de 250 lignées à Banfora et à Longorola.

Les Analyses en Composantes Principales (APC) réalisées au cours de ce travail montrent l'existence de mécanismes d'adaptation différents. Ainsi la lignée IRB-MR-412 semble développer un mécanisme d'adaptation à la sécheresse plus porté sur la partie racinaire alors que le témoin résistant (APO) met en place des mécanismes au niveau du système aérien. De l'analyse de ces résultats nous pouvons donc dire que les 2 variétés dites résistantes n'ont pas le même fonctionnement. Apo cherche à maintenir un bon niveau de transpiration avec une forte capacité d'extraction alors que IRB-MR-412 met en place une adaptation qui porte sur l'économie d'eau (avec un système racinaire dense et profond et une bonne régulation de la transpiration au niveau aérien).

L'étude cartographique des QTLs et marqueurs associés sur les 250 lignées en condition de stress hydrique a permis de distinguer au total 115 ; 223 et 33 marqueurs SNPs associés respectivement aux caractères morphologiques, agronomiques et physiologiques. Il convient de noter que plusieurs traits partagent les mêmes marqueurs. Au total 7 QTLs ont pu être identifiés au cours de cette étude, dont 5 (QTL_{CES}, QTL_{LP}, QTL_{PEF}, QTL_{HP} et QTL_{LarFP}) avaient déjà été identifiés par des études antérieures à la même position sur le chromosome.

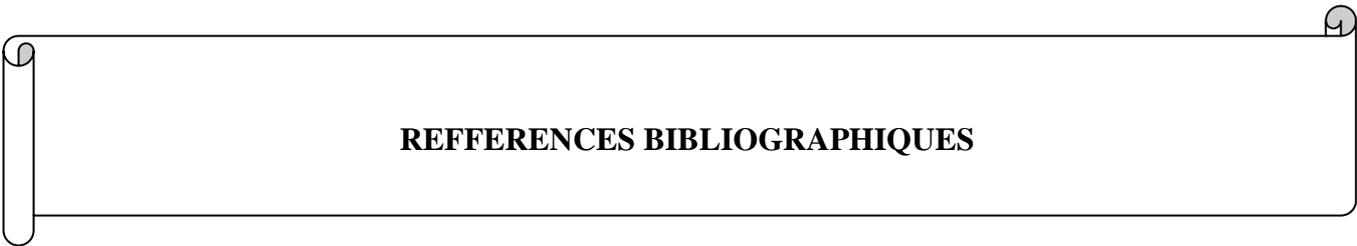
Les résultats de l'analyse d'association montrent que onze (11) marqueurs SNP ont été identifiés pour le (CWSI) dont 5 sont localisés sur le chromosome 3. Les marqueurs sont répartis sur 5 chromosomes différents (chromosomes 2 ; 3 ; 6 ; 10 et 12). Les plus forts pourcentages de variation phénotypique ont été obtenus avec les marqueurs id10005469, K_id6014475 et K_id2016584 avec 5,951 ; 4,533 et 4,061% et localisés respectivement sur les chromosomes 10 ; 6 et 2. Le plus faible pourcentage de variation phénotypique a été enregistré par le marqueur id3007751 (3,47%) situé sur le chromosome 3. D'une façon générale le pourcentage de variation phénotypique des marqueurs identifiés était faible.

L'analyse a également révélé vingt et deux (22) marqueurs SNP associés au Drought Factor Index (DFI) répartis sur 5 chromosomes. Un grand nombre de ces marqueurs au nombre de 9 sont localisés sur le chromosome 11. Le pourcentage de variation phénotypique des marqueurs, varie de 3,485 à 8,238 % obtenus respectivement avec les id8001664 localisé sur le chromosome 8 et id11011578 sur le chromosome 11.

Pour répondre au besoin d'augmentation de la production agricole, il serait nécessaire de travailler à créer des variétés de riz qui ont une forte partie aérienne (un tallage important, des panicules bien remplies, des feuilles épaisses avec une bonne teneur en chlorophylle, une bonne régulation de la transpiration) et un système racinaire dense et profond avec une forte capacité d'extraction d'eau des racines.

Les sélectionneurs doivent tenir compte de la qualité du grain et de la valeur nutritionnelle des lignées lors de la sélection.

Les marqueurs et QTLs identifiés lors de cette étude pourront être utilisés dans un programme de sélection génomique pour la tolérance à la sécheresse du riz afin d'identifier des génotypes d'intérêts qui répondent à ces idéotypes. Cependant il s'avère nécessaire de reconduire l'étude afin de valider les QTL identifiés.

A decorative border resembling a scroll, with a vertical strip on the left side and rounded corners at the top and bottom. The text is centered within this border.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adam B., Puteh A.B., Saragih A.A., Ismail M.R., Mondal M.M.A., (2013).** Chlorophyll fluorescence parameters of cultivated (*Oryza sativa* L. ssp. indica) and weedy rice (*Oryza sativa* L. var. nivara) genotypes under water stress AJCS 7(9): Pp 1277-1283
- ADRAO, (2009).** Sélection variétale participative du riz: Manuel du technicien. Cotonou, Benin: Centre du riz pour l'Afrique (ADRAO). 126p.
- ADRAO, (1995).** Formation en production rizicole : manuel du formateur. ADRAO, Edition Sayce Publishing. Exeter Royaume Uni, 305 p.
- AfricaRice, (2010).** Rapport annuel. Cotonou Bénin 69 p.
- AfricaRice, (2012).** Redynamisation du secteur rizicole en Afrique Une stratégie de recherche pour le développement 2011–2020. Rapport Centre du riz pour l'Afrique (AfricaRice) 108 p
- Agrimonde, (2009).** Agricultures et alimentation du monde en 2050 : scénarios et défis pour un développement durable. Note de synthèse, 2e éd. INRA/CIRAD. Montpellier : Cirad. www.cirad.fr/publications-ressources/edition/etudes-et-documents/agrimonde
- Ahmad F., Hanafi M.M., Hakim M.A., Rafii M.Y., Arolu I.W., Akmar Abdullah S.N., (2015).** Genetic divergence and heritability of 42 coloured upland rice genotypes (*Oryza sativa*) as revealed by microsatellites marker and agro-morphological traits. 18 p
- Al-Tabbal JA., and Al-Fraihat A.H., (2012).** Genetic variation, heritability, phenotypic and genotypic correlation studies for yield and yield components in promising barley genotypes. Journal of Agricultural Science Vol. 4, No. 3. doi:10.5539/jas.v4n3 193p
- Amelia H., and Bill H., (2012).** Methodologies for root drought studies in rice. International Rice Research Institute. Philippines 65p
- Amigues, J., Debaeke P., Itier B., Lemaire G., Seguin B., Tardieu F., (2006).** Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise collective scientifique, INRA. 72p
- AmiriFahlani R., Khodambashi M., Houshmand S., Arzani A., Sorkheh K., (2011).** Heritability for some agronomic characters of rice (*Oryza sativa* L.) and their linked microsatellites identification. Turk J Agric For 35, Pp 481-490
- Anis A., EL-Sabagh A., Ghareb A., EL-Rewainy I., (2016).** Evaluation of promising lines in rice (*Oryza sativa* L.) to agronomic and genetic performance under Egyptian conditions. Int. J. Agri. Agri. R. Vol. 8, No. 3, Pp. 52-57 ;
- Arraudeau M., (1998).** Le riz irrigué. Tome I et Tome II, édition Maisonneuve et Larose, Paris, France, 659 p.

- Audebert A., (2006).** « Diagnostic du risque et approches de gestion de la toxicité ferreuse dans les bas-fonds » Centre du riz pour l'Afrique (ADRAO) ISBN : 92 911 3027 01 B.P. 2031 Cotonou, Bénin Pp 6-17.
- Audebert, A. Becker, M. and Johnson, D. (1999).** Differential response of rice to hydrological conditions and agronomic management. *African Crop Sciences Journal* 4:Pp 107-111
- Babu R.C., Nguyen B.D., Chamarek V., Shanmugasundaram P., Chezhian P., Jeyaprakash P., Ganesh S.K., Palchamy A., Sadasivam S., Sarkarung S., Wade L.J., and Nguyen H.T., (2003). Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: Association between secondary traits and field performance. *Crop Sci.*, 43: Pp 1457–1469.
- Baker N.R., Oxborough K., (2004).** Chlorophyll fluorescence as a probe of photosynthetic productivity. In: Papageorgiou G, Govindjee, eds. *Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*. *Journal of Experimental Botany* Pp 1607-1621
- Bariou R., Lecamuset D., Henaff F. L., (1985).** Indices de végétation, Rennes : Centre régional de Télédétection, Université de Rennes 2 : Presses universitaires de Rennes 2 Benin: Pp 26-37.
- Bayoumi T.Y., El-Hendawy S., Yousef M.S.H., El Gawad M.A., (2014).** Application of infrared thermal imagery for monitoring salt tolerant of wheat genotypes. *Journal of American Science* 10 Pp 227-234
- Béninga M.B., Sangaré A., Nguetta A.S.P., Zoro B.I.A., et Coulibaly Y.M., (2011).** Estimation des paramètres génétiques de quelques descripteurs agro morphologiques chez le mil [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.]. *Journal of Applied Biosciences* 43: Pp 2891 – 2898
- Bergelson J., and Roux F., (2010).** Towards identifying genes underlying ecologically relevant traits in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Reviews Genetics*, 11(12), Pp.867-879.
- Bernier J., Kumar A., Venuprasad R., Spaner D., Atlin, G., (2007).** A large effect QTL for grain yield under reproductive-stage drought stress in upland rice. *Crop Sci.* 47, Pp 505–517.
- Bezançon G., (1993).** Le riz cultivé d'origine africaine *Oryza glaberrima* Steud. et les formes sauvages et adventices apparentées : diversité, relations génétiques et domestication, Université de Paris-Sud. Thèse de Doctorat, 249p

- Bijanazadeh E., (2012).** Evaluation of crop water stress index, canopy temperature and grain yield of five Iranian wheat cultivars under late season drought stress. *Journal of Plant Physiology & Breeding* 2, Pp 23-33.
- Blum A., (1988).** Plant breeding for stress environments. CRC Press, Boca Raton, FL 223p.
- Bo L., Tieliang W., Jian S., (2014).** Crop water stress index for off-season greenhouse green peppers in Liaoning, China. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering* 7, Pp 28-35.
- Bogdan M., Ghosh J.K., Doerge R.W., (2004).** Modifying the Schwarz Bayesian information criterion to locate multiple interacting quantitative trait loci. *Genetics*, 167: Pp 989-999.
- Bongua D.A.J., (2009).** Implication des communautés bactériennes Ferri-réductrices et des paramètres environnementaux dans le fonctionnement et la qualité des sols de rizières (Thaïlande et côte d'ivoire). Thèse en cotutelle de grade de Docteur en science du sol option: géo-microbiologie. Université de Cocody, Abidjan, faculté des sciences, UFR, sciences de la terre et des ressources Minières (STRM), 22 BP 582 Abidjan 22. .251p.
- Boopathi N.M., Swapnashri G., Kavitha P., Sathish S., Nithya R., Ratnam W., Kumar A., (2012).** Introgression, evaluation and bulked segregant analysis of major yield QTL under water stress into indigenous elite line for low water availability. *Rice Science*, 19(4): p7.
- Borba C., Oliveria D., Brondani R.P.V., Breseghello F., Coelho A.S.G., Mendonca J.A., Rangel P H.N., and Brondani C., (2010).** Association mapping for yield and grain quality traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Genet. Mol. Biol.*, 33: Pp 515-524.
- Boureima S., Oukarroum A., Diouf M., Cisse N., Van Damme P., (2012).** Screening for drought tolerance in mutant germplasm of sesame (*Sesamu mindicum*) probing by chlorophyll a fluorescence. *Environmental and Experimental Botany* 81, Pp 37-43.
- Bruinsma J., (1963).** The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. *PhotochemistryPhotobiology* 2: Pp.241-249.
- Burton G.W., De Van E.H., (1953).** Estimating heritability in Tall Fescue (*Fescutaarundinacea*) from replicated clonal material. *Agron. J.*45: Pp 481-487.
- Campbell N.A., et Reece (2007).** J.B. SCIENCES et ASTRONOMIE 3è édition, ERPI, 1454p
- Cavanagh C., Morell M., Mackay I., Powell W., (2008).** From mutation to MAGIC: resources for gene discovery validation and delivery in crop plants. *Plant Biology* 11: Pp 215-221

- Chaerle L., VenM. V., Valckeet R., Straeten D.V.D., (2002).** Visualisation of early stress response in plant leaves. USA Pp 1-7.
- Charmet G., (2011).** De la détection de QTL à la génétique d'association. Le sélectionneur Français (62), Pp 17-29 ;
- Collard B.C.Y., Jahufer M.Z.Z., Brouwer J.B., Pang E.C.K. (2005).** An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts. *Euphytica* 142(1–2):169–196
- Courtois B., McLaren G., Sinha P.K., Prasad K., Yadav R., and Shen L., (2000).** Mapping QTL associated with drought avoidance in upland rice. *Mol. Breed.*, 6: Pp 55–66.
- Courtois B., (2007).** [Bases génétiques de la résistance à la sécheresse chez le riz : des QTLs aux gènes et des gènes aux allèles]. Notice de travaux présentée pour obtenir le diplôme d'habilitation à diriger des recherches. Montpellier, France: Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier 2,. Mémoire (HDR). 53 p
- Danan S., (2009).** Diversité structurale des locus de résistance à *Phytophthora* infestans chez la pomme de terre et syténie chez les solanacées. Thèse de Doctorat. SupAgro Montpellier, 302p.
- Darvasi A., Weinred A., Minke V., Weller J.I., Soller M., (1993).** Detecting marker-QTL linkage and estimating QTL gene effect and map location using a saturated genetic map. *Genetics* 134: Pp 943-951.
- David J., Loudet O., Glaszmann J.C., (2006).** Le regard de la génomique sur la diversité naturelle des plantes cultivées. *22 Biofutur* 266. 6p
- De Kroon H., and Visser E.J.W., (2003).** *Root Ecology*, Ecological Studies n°168. Eds. Springer, 349 p
- Dixit S., Singh A., Cruz M.T.S., Maturan P.T., Amante M., and Kumar A., (2014).** Multiple major QTL lead to stable yield performance of rice cultivars across varying drought intensities. *BMC Genetics*, 15: 16 p
- Djedatin G., Sanni A., Verdier V., Ghesquiere A., and Ndjiondjop M.N., (2011).** De la cartographie de locus à caractère quantitatif (QTL)) à l'identification et à la validation de gènes : que retenir? *J. Rech. Sci. Univ. Lomé (Togo), Série A*, 13(2) : Pp 14-25
- Doerge R., (2002).** Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. *Nature, Review*, 3:Pp 43-52
- Durand E., (2011).** Etude des bases (épi) génétiques de l'adaptation dans une expérience de sélection divergente pour la précocité de floraison chez le maïs. *Life Sciences*. Université Paris Sud - Paris XI. NNT : 2011PA112078. Thèse de Doctorat 232p.

- DURAND J.L., (2007).**“Les effets du déficit hydrique sur la plante : aspects physiologiques”,
Fourrages. 190, Pp181-195.
- Dutta P., Dutta P.N., and Borua P.K., (2013).** Morphological Traits as Selection Indices in
Rice: A Statistical View. Universal Journal of Agricultural Research 1(3):, DOI:
10.13189/ujar.2013.010308. Pp 85-96
- Erdem Y., Arin L., Erdem T., Polat S., Deveci M., Okursoy H., Gültas H., (2010).** Crop
Water Stress Index For Assessing Irrigation Scheduling of Drip Irrigated Broccoli
(*Brassica oleracea* L. var. *italica*). Water Manage 98, 148–156.
- Falconer D.S., and Mackay T.F.C., (1996).** Introduction to quantitative genetics. 4th
Edn., Benjamin Cummings, England, ISBN-10 : 0582243025. 480 p
- FAO, (2013).** FAOSTAT. Rome : FAO. <http://faostat.fao.org>
- FAO, (2015)** Suivi du marché de riz de la FAO. Bulletin d’information Volume XVIII N°1
Avril 10p.
- Farquhar G.D., Von Caemmerer S., and Berry J.A., (1980).** A biochemical model of
photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta 149, Pp78-90.
- Farrar J.F., and Williams M.L., (1991).** The Effects of Increased Atmospheric Carbon
Dioxide and Temperature on Carbon Partitioning, Source-Sink Relations and
Respiration. Volume 14, Issue 8 October 1991 Pp 819–830
- Fiala K., Tuma I., and Holub P., (2009).**Effect of Manipulated Rainfall on Root Production
and Plant Belowground Dry Mass of Different Grassland Ecosystems. Ecosystems
Volume 12, Pp 906- 914
- Frank D.A., (2007).** Drought effects on above and belowground production of a grazed 2007
May;152(1):131-9. Epub 2006. Pp 736-743
- Garbe C.S., Kümmerlen B., Dauwe S., Schurret U., Jähne B., (2002).**Thermographic
measurements on plant leaves. Thermosense XXIV, Orlando, Florida-USA Pp 1-5.
- Gaufichon L., Prioul J.L., Bachelier B. (2010).** Quelles sont les perspectives d’amélioration
génétique de plantes cultivées tolérantes à la sécheresse ?, Fondation FARM. Pp 15-
21.
- Gomez M., ManikandaBoopathi N., Satheesh Kumar S., Ramasubramanian T.,
Chengsong Z., Jeyaprakash P., Senthil A., and Chandra Babu R., (2009).**
Molecular mapping and location of QTLs for drought-resistance traits in indica rice
(*Oryza sativa* L.) lines adapted to target environments. Acta Physiologiae Plantarum.,
32: Pp 355-364.

- Gomez S.M., Boopathi N.M., Kumar S., Ramasubramanian T., Chengsong Z., Jeyaprakash P., Senthil A., Babu R.C., (2010).** Molecular mapping and location of QTLs for drought-resistance traits in indica rice (*Oryza sativa* L.) lines adapted to target environments. *ActaPhysiol Plant* 32: Pp355–364
- Gomez S.M., Kumar S.S., Jeyaprakash P., Suresh R., Biji K.R., Boopathi N.M., Price A.H., and Babu R.C., (2006).** Mapping QTLs linked to physio-morphological and plant production traits under drought stress in rice (*Oryza sativa* L.) in the target environment. *American Journal of Biochemistry and Biotechnology*, 2 (4):Pp 161-169,
- Gontia N., Tiwari K.N., (2008).** Development of crop water stress index of wheat crop for scheduling irrigation using infrared thermometry. *Agricultural Water Management* 95, Pp1144–1152.
- Guénette C., (2003).** Évaluation du potentiel de l’infrarouge spectral pour la détection hâtive du stress nutritif chez les végétaux de grandes cultures. Application à la culture de la pomme de terre. Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures de l’Université Laval pour l’obtention du grade de Maître ès Sciences (M. Sc.) 106 p
- Guóth A., TariA ., Gallé A., Csiszár J., Horváth F., Pécsvárad., Cseuz L and Erdei L., (2009).**Chlorophyll a fluorescence induction parameters of flag leaves characterize genotypes and not the drought tolerance of wheat during grain filling under water deficit. *ActaBiologicaSzegediensis* Volume 53(1):1-7
- Gupta N., Gupta S., Kumar A., (2001).** Effect of water stress on physiological attributes and their relationship with growth and yield of wheat cultivars at different stages. *Journal of Agronomy and Crop Science* 186, Pp 55-62.
- Gurevich J., Scheiner S.M. and Fox G.A., (2006).** The ecology of plant, second edition, Sinauer,578p.
- Guyot G., (1990).**Optical properties of vegetation canopies. In *Applications of remote sensing in agriculture*. 16p.
- Haerle L., and Straten D.V.D., (2000).**“Imaging techniques and the early detection of plant stress.” *Trends in plant science* 5(11): Pp 495-501.
- Henry A., MallikarjunaSwamy B.P., Dixit S., Torres R.D., Batoto T.C., Manalili M., Anantha M.S., Mandal N.P., Kumar A., (2014).** Physiological mechanisms contributing to the QTLcombination effects on improved performance of IR64 rice NILs under drought. *Journal of Experimental Botany* doi:10.1093/jxb.13 p
- Huang B.R., and Gao H.W., (2000).** Root physiological characteristics associated with drought resistance in tallfescue cultivars. *Crop Science* 40, Pp 196-203.

- Huang X., Wei X., Sang T., Zhao Q., Feng Q., Zhao Y., Li C., Zhu C., Lu T., Zhang Z., Li M., Fan D., Guo Y., Wang A., Wang L., Deng L., Li W., Lu Y., Weng Q., Liu K., Huang T., Zhou T., Jing Y., Li W., Lin Z., Buckler E.S., Qian Q., Zhang Q.F., Li J., and Bin Han B., (2010).** Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nature Genetics* volume 42 ; number 11 ; 9 p
- Hummel I., Vile D., Violle C., Devaux J., Ricci B., Blanchard A., Garnier E., Roumet C. (2006).** “Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species”, *New Phytologist*, 173: Pp313-321.
- Idso S., Jackson R., Pinter J., Reginato R., Hatfield J., (1981).** Normalizing the stress-degree-day parameter for environmental variability. *Agricultural Meteorology* 24, Pp 45–55.
- Idso S., Jackson R.D., Reginato R.J., (1977).** Remote sensing of crop yield canopy temperature and albedo measurements: have been quantitatively correlated with final harvests of wheat. *Science* 196, Pp 19-24.
- Idso S.B., (1982).** Non-water-stressed baselines: A key to measuring and interpreting plant water stress. *Agricultural Meteorology* 27, Pp 59-70.
- Itier B., (2008).** Agriculture et sécheresse : le contexte et les enjeux. Bernard Itier INRA, UMR Environnement et Grandes Cultures, 78850 Thiverval- rignon. . *Innovations agronomiques* 2, Pp 1-8.
- Jackson R.D., (1982).** Canopy temperature and crop water stress. *Advances in Irrigation* 1, Pp 43-85.
- Jackson R.D., Idso S.B., Reginato R.J., Pinter Jr P.J., (1981).** Canopy temperature as a crop water stress indicator. *Water Resour. Res* 17, Pp 1133–1138.
- Jackson S.H., (1991).** Relationships between normalized leaf water potential and crop water stress index values for acala cotton. *Agricultural Water Management* 20, Pp 109-118.
- Jansen R.C., (1993).** Interval mapping of multiple quantitative trait loci. *Genetics*, 135: Pp 205-211
- Jatoi W., Baloch M., Kumbhar M., Khan N., Kerio M., (2011).** Effect of water stress on physiological and yield parameters at anthesis stage in elite spring wheat cultivars. *Sarhad J. Agric* 27, Pp 59-65.
- Johnson H.W., Robinson H.F. and Comstock R.E., (1955).** Estimation of genetic and environmental variability in soybeans. *Agron J.* 47: Pp 314-318.
- Jones H.G., (1992).** Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press, Cambridge UK. Pp 101-114

- Jones H.G., (1999).** Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance as a possible aid to irrigation scheduling Agricultural and Forest Meteorology 95, Pp 139-149.
- Jones H.G., Stoll M., Santos T., Sousa C.D., Chaves M.M., and Grant O.M., (2002).** Use of infrared thermography for monitoring stomatal closure in the field: Application to grapevine. J. Exp. Bot. , Vol. 53, No. 378, Pp. 2249-2260., (2002). Use of infrared thermography for monitoring stomatal closure in the field: Application to grapevine. J. Exp. Bot. 53, Pp 2249-2260.
- Kamoshita A., Chandra Babu R., Manikanda Boopathi N., Fukai S., (2008).** Phenotypic and genotypic analysis of drought resistance traits for development of rice cultivars adapted to rainfed environments. Field Crops Research 109: Pp 1– 23.
- Kamoshita A., Wade L.J., Ali M.L., Pathan M.S., Zhang J., Sarkarung S., and Nguyen H.T., (2002).** Mapping QTLs for root morphology of a rice population adapted to rainfed lowland conditions. Theor. Appl. Genet., 104: Pp 880–893.
- Kanagaraj P., Prince K.S.J., Sheeba J.A., Biji K.R., Paul S.B., Senthil A., and Babu R.C., (2010).** Microsatellite markers linked to drought resistance in rice (*Oryza sativa* L.) Curr. Sci., 98: 6 p.
- Kanbar A., Shashidhar H.E., and Hittalmani S., (2002).** Mapping of QTL associated with root and related traits in DH population of rice (*Oryza sativa* L). Indian J. Genet., 62(4): Pp 287-290.
- Kao C.H., Zeng Z.B., (1999).** Teasdale RD: Multiple interval mapping for quantitative trait loci. *Genetics*, 152: Pp 1203-1216.
- Kumar A., Dixit S., Ram T., Yadaw R.B., Mishra K.K., and Mandal N.P., (2014).** Breeding high-yielding drought-tolerant rice: genetic variations and conventional and molecular approaches J. Exp. Bot. doi: 10.1093/jxb/eru363 <http://jxb.oxfordjournals.org/>
- Kumar R., Venuprasad R., Atlin G.N., (2007).** Genetic analysis of rainfed lowland rice drought tolerance under naturally-occurring stress in eastern India: Heritability and QTL effects. Field Crops Research 103 Pp 42–52
- Kumar S., Dwivedi S., Singh S., Jha S., Lekshmy S., Elanchezhian R., Singh O., Bhatt B., (2014).** Identification of drought tolerant rice genotypes by analysing drought tolerance indices and morpho-physiological traits. SABRAO Journal of Breeding&Genetics 46 (2) Pp 217-230
- Lacharme M., (2001).** Le plant de riz : Données morphologiques et cycle de la plante. Fascicule 2. www.arid-afrique.org/IMG/pdf/plant_de_riz.pdf. 12/08/2010. 22p.

- Lafitte H.R., Price A.H., Courtois B., (2004).** Yield response to water deficit in an upland rice mapping population: associations among traits and genetic markers. *Theor. Appl. Genet.*, 109: Pp 1237- 1246.
- Lander E.S., and Botstein D., (1989).** Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 121(1) : Pp 185–199,.
- Lang N.T., Nha C.T., Ha P.T.T., and Buu B.C., (2013).**Quantitative trait loci (QTLs) associated with drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *SABRAO Journal of Breeding and Genetics* 45 (3) Pp 409-421 ;
- Li H., Ye G., Wang J., (2007).** A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping. *Genetics* 175(1): Pp 361-314.
- Lichtenthaler H.K., Wenzel O., Buschmann C., Gitelson A., (1998).** “Plant stress detection by reflectance and fluorescence.” *Annals of the New-York Academy of sciences* 851: Pp 271-285.
- Lin M.H., Lin C.W., Chen J.C., Lin Y.C., Cheng S.Y., Liu T.H., Jan F.J., Wu S.T., Thseng F.S., and Ku H.M., (2007).** Tagging rice drought-related QTL with SSR DNA markers. *Crop, Environment & Bioinformatics* 4: Pp 65-76
- Lou Q., Chen L., Mei H., Wei H., Feng F., Wang P., Xia H., Li T., and Luo L., (2015).** Quantitative trait locus mapping of deep rooting by linkage and association analysis in rice. *Journal of Experimental Botany* doi:10.1093/jxb/erv246 9p
- Luquet D.,(2002).** Suivre de l'état hydrique des plantes par infrarouge thermique - analyse expérimentale et modélisation 3d de la variabilité des températures au sein d'une culture en rang de cotonniers: Institut National Agronomique Paris-Garignon, Paris..18p
- Luquet D., Vidal A., Dautat J., Begue A., Olios A., Clouvel P., (2004).** Using directional tir measurements and 3d simulations to assess the limitations and opportunities of water stress indices. *Remote Sensing of Environment* 90, Pp 53-62.
- Lyons E.M., Pote J., Dacosta M., and Huang B., (2007).**Whole-plant carbon relations and root respiration associated with root tolerance to high soil temperature for *Agrostis* grasses. *Environmental and Experimental Botany* 59 (2007) Pp307–313.
- Maher P., (2005).** The effects of stress and aging on glutathione metabolism. Elsevier May;4(2): Pp 288-314.
- MAHRH, (2009).** Evolution des superficies, des rendements et des productions de riz au Burkina Faso (1984-2009), Ministère de l'Agriculture, Ouagadougou. 36p
- MAHRH, (2011).** « Stratégie Nationale de Développement de la Riziculture » *rapport annuel, Burkina Faso*, 43 p

- MAHRH, (2013).** Deuxième rapport national sur l'état des ressources phylogénétiques pour l'agriculture et l'alimentation au Burkina Faso. Ministère de l'Agriculture de l'Hydraulique et des Ressources Halieutiques juillet 2013, Ouagadougou, 67p.
- MAHRH, (2014).** Document Guide de la Révolution Verte du Ministère de l'Agriculture de l'Hydraulique et des Ressources Halieutiques 54p.
- Manickavelu A., Nadarajan N., Ganesh S.K., Gnanamalar R.P., Chandra Babu R., (2006).** Drought tolerance in rice: morphological and molecular genetic consideration. *Plant Growth Regul* 50: Pp121–138
- Maury P., Langlade N., Grieu P., Rengel D., Sarrafi A., Debaeke P., Vincourt P., (2011).** Ecophysiologie et génétique de la tolérance à la sécheresse chez le tournesol. *Innovations Agronomiques* 14 (2011), Pp 123-138.
- Mazid M.S., Rafii M.Y., Hanafi M.M., Rahim H.A., and Latif M.A., (2013).** Genetic variation, heritability, divergence and biomass accumulation of rice genotypes resistant to bacterial blight revealed by quantitative traits and ISSR markers. *Physiologia Plantarum*, vol. 149, no. 3, Pp. 432–447,.
- McCouch S., Guiderdoni E., Courtois B., Tanksley S.D., (1989).** Evaluation of an anther culture- derived doubled haploid population for RFLP mapping. Third Rockefeller Meeting on Rice Biotechnologies, Pp 10-13, St Louis, Missouri, USA
- Mei H.W., Luo L.J., Ying C.S., Wang Y.P., Yu X.Q., (2003).** Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two test cross populations. *Theor. Appl. Genet.* 107, 89–101.
- Meng L., Li H., Zhang L., Wang J., (2015).** QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations. *The Crop Journal* 3(3): Pp 269 - 283.
- Mohankumar M., Sheshshayee M., Rajanna M., Udayakumar M., (2011).** Correlation and path analysis of drought tolerance traits on grain yield in rice germplasm accessions. *ARPN Journal of Agricultural and Biological Science* 6, Pp 70-77.
- Monteith J.L., Szeicz G., (1962).** Radiative temperature in the heat balance of natural surfaces. *Quart. J. Roy. Meteorol* 88, Pp 496-507.
- Morgan, J. M. 1984.** Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: Pp 299-319.
- Moran M.S., Clarke T.R., Inoue Y., and Vidal A., (1994).** “Estimating crop water deficit using the relation between surface-air temperature and spectral vegetation index.” *Remotesensing of environment* 49(3): Pp 246-263.

- Morel J.B., Genty H., (2010).** Méthode pour améliorer la résistance des céréales aux attaques de pathogènes et à la sécheresse via l'inactivation des gènes MADS-box ; INRA Tranfert. 4p.
- Morgan, J. M. 1984.** Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: Pp 299-319.
- Morgante M., and Salamini F., (2003).** From plant genomics to breeding practice. *Current Opinion in Biotechnology*, 14: Pp 214-219.
- Murthy B., Kumar A., Hittalmani S., (2011).** Response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes under aerobic conditions. *Electronic journal of plant breeding* 2, Pp 194-199.
- Nguyen N.M.T., Hoang L.H., Furuya N., Tsuchiya K., Nguyen T.T.T., (2013).** Quantitative trait loci (QTLs) associated with drought tolerance in Vietnamese local rice (*Oryza sativa* L.). *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, 58 (1), Pp 1–6.
- Nyachiro J.M., Briggs K.G., Hoddinott J., and Johnson-Flanagan A.M., (2001).** Chlorophyll Content, Chlorophyll Fluorescence and Water Deficit in Spring Wheat. *Cereal Research Communications* Vol. 29, No. 1/2 Pp. 135-142
- Osman K.A., Mustafa A.M., Ali F., Yonglain Z., and Fazhan Q., (2012).** Genetic variability for yield and related attributes of upland rice genotypes in semi-arid zone (Sudan). *African Journal of Agricultural Research*, vol. 7, no. 33, Pp. 4613–4619.
- O'toole J., and Chang T., (1979).** Drought resistance in cereals. Rice: A case study. *Stress physiol. in crop plants.* Pp 373-406
- Ouédraogo M., Dembélé Y., Léopold S., (2010).** Perceptions et stratégies d'adaptation aux changements des précipitations : cas des paysans du Burkina Faso. *Sécheresse*; 21 (2) : Pp 87-96.
- Oukarroum A., Schansker G., Strasser R.J., (2009).** Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl a fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. *Physiologia Plantarum* 137, Pp 188-199.
- Payne R.W., Murray D.A., Harding S.A., (2011).** An introduction to the GenStat command language (14th edition). VSN International, Hemel Hempstead, UK. 28 p
- Pierret A., Moran C.J., Doussan C., (2005).** “Conventional detection methodology is limiting our ability to understand the roles and functions of fine roots”, *New Phytologist*, 166, Pp 967-980.

- Pnud/UNDP, (2012).** Demographic projections, the environment and food security in sub-Saharan Africa. <http://web.undp.org/africa/knowledge/WP-2012-001-zuberi-thomas-demography-environment.pdf>
- Porteres R., (1956).** Taxonomie agrobotanique des riz cultivate's *O. sativa* L. et *O. glaberrima* Steud. *J d'Agric Trop Bot Appl* 3: Pp341–856
- Prakash A., Mandal L., Verulkar S.B., (2015).** The association of markers with Susceptibility Index (DSI) in rice (*Oryza sativa* L.). *European Journal of Biotechnology and Bioscience* ; 3 (2): Pp 10-14
- Price A.H., Young E.M., and Tomos A.D., (1997).** Quantitative trait loci associated with stomatal conductance, leaf rolling and heading date mapped in upland rice (*Oryza sativa* L.). *New Phytol.*, Pp 137: 83-91.
- Pritchard J., Stephens M., Rosenberg N., Donnelly P., (2000).** Association mapping in structured population. *American Journal of Human Genetics* 20: Pp 492-490
- Quarrie S.A., Laurie D.A., Zhu J., Lebreton C., Semikhodskii A., Steed A., Witsenboer H., and Calestani C., (1997).** QTL analysis to study the association between leaf size and abscisic acid accumulation in droughted rice leaves and comparisons across cereals. *Plant Mol. Bio.*, 35: Pp 155-165.
- Rachmilevitch S., Lambers H., and Huang B., (2008).** Short-term and long-term root respiratory acclimation to elevated temperatures associated with root thermotolerance for two *Agrostis* grass species. *Journal of Experimental Botany* 59, Pp 3803-3809.
- Rafii M.Y., Zakiah M.Z., Asfaliza R., Iffah H.M.D., Latif M.A., and Malek M.A., (2014).** Grain quality performance and heritability estimation in selected f_1 rice genotypes. *SainsMalaysiana* 43(1): Pp 1–7
- Rahman M.L., Chu S.H., Choi M.S., Qiao Y.L., Jiang W., Piao R., Khanam S., Cho Y., Jeung J.U., Jena K.K., and Koh H.J., (2007).** Identification of QTLs for some agronomic traits in rice using an introgression line from *oryzaminuta*. *Mol. Cells*, Vol. 24, No. 1, Pp. 16-26
- Ramanjulu S., Bartels D., (2002).** Drought and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell and Environment* 25, Pp 141-151
- Razavi F., Keyser E.D., Riek J.D., and Labeke M.C.V., (2011).** A method for testing drought tolerance in *Fragaria* based on fast screening for water deficit response and use of associated AFLP and EST candidate gene markers. *Euphytica* 180: Pp 385–409.
- Renard C., (1983).** Adaptation du riz pluvial au déficit hydrique. *TROPICULTURA*,1,(4), Pp 128-132

- Reynolds M., Dreccer F., Trethowan R., (2007).** Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *Journal of Experimental Botany* 58, Pp 177-186.
- Reynolds M., Manes Y., Izanloo A., Langridge P., (2009).** Phenotyping approaches for physiological breeding and gene discovery in wheat. *Annals of Applied Biology* 155, Pp 309-320.
- Robin S., Pathan M.S., Courtois B., Lafitte R., Carandang S., Lanceras S., Amante M., Nguyen H.T., and Li Z., (2003).** Mapping osmotic adjustment in an advanced back-cross inbred population of rice. *Theor. Appl. Genet.*, 107: Pp 1288-96.
- Robinson H.F., (1966).** Quantitative genetics in relation to breeding on the centennial of Mendelism. *Indian Journal of Genetics*, 26: Pp 171-187.
- Sabouri H., Dadras A.R., Sabouri A., and Katouzi M., (2013).** Mapping QTLs for agronomic traits in rice under water stress condition using iranian recombinant inbred lines population. *Journal of Plant Physiology and Breeding* , 3(1): Pp 57-69
- Sadimantara G.R., Muhidin Cahyono E., (2014).** Genetic analysis on some agromorphological characters of hybrid progenies from cultivated paddy rice and local upland rice. *Advanced Studies in Biology*, Vol. 6, no. 1, Pp 7 – 18
- Saeidi M., and Abdoli M., (2015).** Effect of Drought Stress during Grain Filling on Yield and Its Components, Gas Exchange Variables, and Some Physiological Traits of Wheat. *Cultivars Document Type: Research Paper Article* 9, Volume 17, Issue 4, Pp 885-898
- Sangodele E.A., Hanchinal R.R., Hanamaratti N.G., Shenoy V., and Mohan Kumar V., (2014).** Analysis of drought tolerant QTL linked to physiological and productivity component traits under water-stress and non-stress in rice (*Oryza sativa L.*). *Int.J.Curr.Res.Aca.Rev.* 2(5): Pp 118-123;
- Second G., (1982).** Origin of the genetic diversity of cultivated rice (*Oryza spp.*): study of the polymorphism scored at 40 isozymes loci. *Jpn. J. Genet.* 57: Pp 25 - 57.
- Second G., (1985).** Relations Evolutives chez le Genre *Oryza* et processus de Domestication des Riz. Paris: ORSTOM. 180 p
- Sedeek S.E.M., EL-Wahsh S.M., (2015).** Performance of some agronomic traits of selected rice breeding lines and its reaction to blast disease. *J. Agric. Res. Kafr El-Sheikh Univ.*, 41(1), Pp 118-134.
- Segda Z., (2002).** Agronomie et techniques culturales du riz. Cours de formation participative en gestion intégrée de la production et des déprédateurs du riz. Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles (INERA), Ouagadougou, Burkina Faso. 67p.

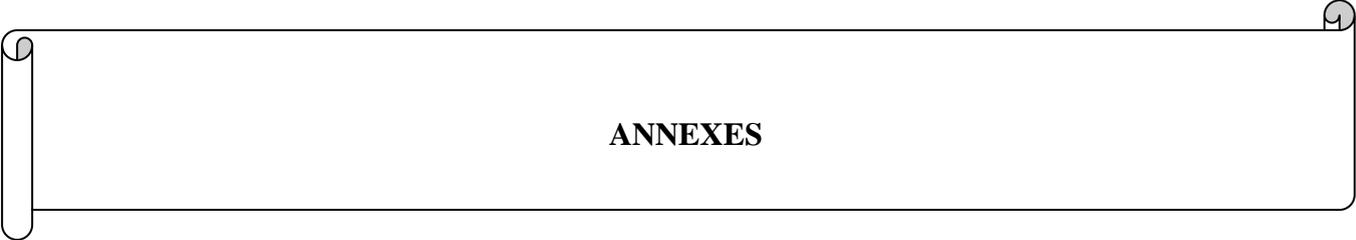
- Sellammal R., Robin S., Raveendran M., (2014).** Association and heritability studies for drought resistance under varied moisture stress regimes in backcross inbred population of rice. *Rice Science*, 2014, 21(3): Pp 150–161
- Sereme D., (2002).** Evaluation agro morphologique et criblage de lignées (intra et interspécifiques) de riz pour la résistance à la panachure jaune du riz (RYMV) en condition de riziculture irriguée. Mémoire de fin d'étude. Option agronomie. Institut du développement Rural (IDR). Université Polytechnique de Bobo-Dioulasso (Burkina Faso). 80p.
- Sezen S.M., Yazar A., Daşgan Y., Yucel S., Akyıldız A., Tekin S., Akhoundnejad Y., (2014).** Evaluation of crop water stress index (CWSI) for red pepper with drip and furrow irrigation under varying irrigation regimes. *Agricultural Water Management* 143, Pp 59-70.
- Singh A., Singh A.K., Singh V., Singh N., Singh V.N., Shamin M., Vikram P., Singh S., (2014).** Genetic variability among traits associated with grain yield of rice (*Oryza sativa* L.) exposed to drought at flowering stage. *African journal of agriculture research*, 9(16), Pp 1252-1264.
- Singh Alok K., Mall A.K., Singh P.K., Singh A.K., (2015).** Genetic variability and physiological, biochemical, agromorphological response to drought resistance in upland rice (*Oryza sativa* L.). *SABRAO Journal of Breeding and Genetics* 47 (3) Pp 268-277 ;
- Souza R.P., Machado E.C., Silva J.A.B., Lagoa A.M.M.A., Silveira J.A.G., (2004).** Photosynthetic gas exchanges in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environ Exp Bot* 51: Pp 45-56
- Spollen W.G., Sharp R.E., Saab I.N., and Wu Y., (1993).** “Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials”, *Water Deficits. Plant Responses from Cell to Community*, J.A.C. Smith and H. Griffiths eds., Pp 37- 52, BIOS Scientific Publishers, Oxford.
- Srividhya A., Vemireddy L.R., Ramanarao P.V., Sridhar S., Jayaprada M., Anuradha G., Srilakshmi B., Reddy H.K., Hariprasad A.S., Siddiq E.A., (2011).** Molecular mapping of QTLs for drought related traits at seedling stage under peg induced stress conditions in rice. *American Journal of Plant Sciences*, 2, Pp 190-201 ;
- Steven M.D., and Clark J.A., Butterworth H., Jones H.G., (1999).** Stomatal Control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, 49: Pp 387-398.

- Strauss A., Krüger G., Strasser R., Van Heerden P., (2006).** Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient OJIP. *Environmental and Experimental Botany* 56, Pp 147-157.
- Stuber C.W., (1992).** Biochemical and molecular markers in plant breeding. *Plant Breed. Rev.*, 9: Pp 37–61.
- Swaminathan M.S., (1984).** Histoire d'une merveilleuse graminée, *Civilisation du riz*, Le courrier de l'UNESCO. Pp .4 - 8.
- Tardieu F., (2005).** Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress C. R. *Geoscience* 337 (2005) Elsevier SAS on behalf of Académie des sciences. p58-67 temperate grassland ecosystem. *Oecologia* 152, Pp 131-139.
- Tardieu F., Cruiziat P., Durand J.L., Triboï E., Zivy M., (2007).** ESCo « sécheresse et agriculture » Pp 242–257.
- Tardieu F., Cruiziat P., Durant J., Triboï E., Zivy M., (2006).** Perception de la sécheresse par la plante. Conséquences sur la productivité et sur la qualité des produits récoltés. In J, Amigues. P, Debaeke. G, Lemaire. B, Seguin. F, Tardieu. A, Thomas (eds). *Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau.* Expertise scientifique collective, Rapport, INRA, France: Pp 49–67.
- Testi L., Goldhamer D., Iniesta F., Salinas M., (2008).** Crop water stress index is a sensitive water stress indicator in pistachio trees. *Irrigation Science* 26, 395-405.
- Teysède S., (2011).** Dissection génétique des caractères par analyse de liaison et d'association: aspects méthodologiques et application à la sensibilité à l'ostéochondrose chez les Trotteurs Français. Thèse de Doctorat. Université de Toulouse. 260 p.
- Traore S.A., (2009).** Etude du polymorphisme variétal de résistance à la sécheresse du riz pluvial en milieu semi-contrôlé : cas des stress précoce et final. Mémoire de DEA. Option biotechnologie végétale. Ecole Doctorale Régionale du RA-BIOTECH. Université de Ouagadougou, Burkina Faso. 76p. Université de Paris-Sud These de Doctorat, 249 p
- Tripathy J., Zhang J., Robin S., Nguyen T.T., and Nguyen H., (2000).** QTLs for cell-membrane stability mapped in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress. *Theor. Appl. Genet.*, 100: 1197-1202.
- Tuberosa R., (2012).** Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Frontiers in Physiology/Plant Physiology*. 3.
- Tuhina-Khatun M., Hanafi M.M., Yusop M.R., Wong M.Y., Salleh F.M., and Ferdous J., (2015).** Genetic variation, heritability, and diversity analysis of upland rice (*Oryza*

sativa L.) genotypes based on quantitative traits. BioMed Research International. ID 290861. doi:10.1155/2015/290861 7p

- Upadyayula N., Da Silva H.S., Bohn M.O., and Rochefort T.R., (2006).** Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence and architecture. *Theor. Appl. Genet.* 112: Pp 592-606
- Vasseur F., (2011).** Les maladies génétiques "complexes". Université Médicale Virtuelle Francophone. Support de cours 266p ;
- Vaughan D.A., Morishima H., and Kadowaki K., (2003).** Diversity in the *Oryza* genus. *Current Opinion in Plant Biology* 6: Pp 139–146.
- Venuprasad R., Bool M.E., Quiatchon L., Sta Cruz M.T., Amante M., Atlin G.N., (2011).** A large-effect QTL for rice grain yield under upland drought stress on chromosome 1. *Mol Breeding* DOI 10.1007/s11032-011-9642-2 Pp 535-547
- Vogt J.V., Niemeyer S., Somma F., Beaudinet I., Viau A.A., (2000).** Drought monitoring from space. Drought and drought mitigation in Europe. J. V. V. a. F. S. editors, Kluwer Academic Publishers. 14: Pp 167-183.
- Wang H., Zhang Y.M., Li X., Masinde G.L., Mohan S., Baylink D.J., Xu S., (2005).** Bayesian shrinkage estimation of quantitative trait loci parameters. *Genetics*, 170: Pp 465-480.
- Xiao J.S., Grandillo S., Nahn S.R., Mccouch and Tanksley S.D., (1996).** Genes from wild rice improve yield. *Nature.*, Pp 384: 223.
- Xu X., Kawasaki S., Fujimura T., Wang W., (2005).** A protocol for high-throughput extraction of DNA from rice leaves. *Plant Molecular Biology Reporter* 23: Pp 291–295,
- Yacouba H., Puech J., Duchesne J., (1999).** Détection de l'heure d'apparition de stress hydrique journalier par la température de surface: Une possibilité de prévention du stress hydrique journalier. Pp 29-36
- Yano M., Harushima Y., Nagamura Y., Kurata N., Minobe Y., and Sasaki T., (1997).** Identification of quantitative trait loci controlling heading date of rice using a high density linkage map. *Theor. Appl. Genet.*, 95: Pp 1025-1032.
- Ye C., Tenorio F.A., Argayoso M.A., Laza M.A., Koh H.J., Redoña E.D., Jagadish K.S.V., Gregorio G.B., (2015).** Identifying and confirming quantitative trait loci associated with heat tolerance at flowering stage in different rice populations. *BMC Genetics* (2015) 16:41 DOI 10.1186/s12863-015- Pp 199-207

- Yu J., Holland J.B., McMullen M.D., Bruckler E.S., (2008).** Genetic design and statistical power of nested association mapping in maize. *Genetics* 178 Pp 539-551
- Yuan G., Luo Y., Sun X., Tang D., (2004).** Evaluation of a crop water stress index for detecting water stress in winter wheat in the north china plain. *Agricultural Water Management* 64, Pp 29-40.
- Yue B., Xiong L., Xue W., Xing Y., Luo L., and Xu C., (2005).** Genetic analysis for drought resistance of rice at reproductive stage in field with different types of soil. *Theor. Appl. Genet.*, 111: Pp 1127-1136.
- Zeng Z.B., (2004).** Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics*, 136: Pp 1457-1468.
- Zhang J., Zheng H., Aarti A., Pantuwan G., Nguyen T., Tripathy J., Sarial A., Robin S., Babu R., and Nguyen B.D., (2001).** Locating genomic regions associated with components of drought resistance in rice: comparative mapping within and across species. *Theor. Appl. Genet.*, 103: Pp 19-29.
- Zhang P., Liu X., Tong H., Lu Y., Li J., (2014).** Association Mapping for Important Agronomic Traits in Core Collection of Rice (*Oryza sativa* L.) with SSR Markers. *PLoS ONE* 9(10): e111508. doi:10.1371/journal.pone.0111508 16 p
- Zhang Q., Chen Q., Wang S., Hong Y., and Wang Z., (2014).** Rice and cold stress: methods for its evaluation and summary of cold tolerance-related quantitative trait loci. *PMCID: PMC4182278* doi: 10.1186/s12284-0 Pp 14- 24
- Zou G.H., Mei H.W., Liu H.Y., Liu G.L., Hu S.P., Yu X.Q., Li M.S., Wu J.H., and Luo L.J., (2005).** Grain yield responses to moisture regimes in a rice population: association among traits and genetic markers. *Theor. Appl. Genet.*, 112(1): Pp 106-113.



ANNEXES