



HAL
open science

Etude de l'adaptation du sorgho aux agrosystèmes de saison sèche en Afrique de l'Ouest et du Centre

Oberline Fokou Yemata

► **To cite this version:**

Oberline Fokou Yemata. Etude de l'adaptation du sorgho aux agrosystèmes de saison sèche en Afrique de l'Ouest et du Centre. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de Dschang (Cameroun), 2022. Français. NNT: . tel-03969552

HAL Id: tel-03969552

<https://hal.science/tel-03969552v1>

Submitted on 2 Feb 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

REPUBLIQUE DU CAMEROUN

PAIX – TRAVAIL – PATRIE

UNIVERSITE DE DSCHANG

ECOLE DOCTORALE



REPUBLIC OF CAMEROON
PEACE – WORK – FATHERLAND

UNIVERSITY OF DSCHANG

POST GRADUATE SCHOOL

DSCHANG SCHOOL OF SCIENCE AND TECHNOLOGY

Unité de recherche de Botanique Appliquée (URBOA)

**Etude de l'adaptation du sorgho aux agrosystèmes de
saison sèche en Afrique de l'Ouest et du Centre**

**Thèse soutenue publiquement en vue de l'obtention du diplôme de
Doctorat/PhD en Biologie végétale**

Option: Physiologie et Biotechnologie Végétales

Spécialité : Génétique des plantes

Par

FOKOU YEMATA Oberline

Matricule : CM-UDS-13SCI2587

Master en Physiologie et Biotechnologie Végétales

Sous la direction de :

KANMEGNE Gabriel

Maître de Conférences

Et la Co-direction de :

Hélène JOLY

Directrice de Recherche

Abdoul-Aziz SAÏDOU

Maître de Recherche

Le 6 janvier 2022 devant le jury suivant :

Président

NGUETSOP Victor François

Professeur

Université de Dschang

Directeurs

JOLY Hélène

Directeur de Recherche

CIRAD, Montpellier

KANMEGNE Gabriel

Maître de Conférences

Université de Dschang

Examineurs

KOUAM Éric Bertrand

Maître de Conférences

Université de Dschang

SAÏDOU Abdoul-Aziz

Maître de Recherche

CIRAD, Montpellier

WIRNKAR LENDZEMO Venasius

Directeur de Recherche

IRAD, Yaoundé

FICHE DE CERTIFICATION DE L'ORIGINALITE DU TRAVAIL

Je soussignée Mademoiselle FOKOU YEMATA Oberline atteste que la présente thèse est le fruit de mes propres travaux effectués dans l'unité de Recherche de Botanique Appliquée de la Faculté de Sciences de l'Université de Dschang avec la collaboration du Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS)/Institut Sénégalais de Recherche Agronomique (ISRA) au Sénégal et du CIRAD/UMR AGAP au sein de l'équipe DDSE sous la co-supervision D'Hélène JOLY, Abdoul-Aziz SAÏDOU et KANMEGNE Gabriel.

Cette thèse est authentique et n'a pas été antérieurement présentée pour l'acquisition de quelque grade universitaire que soit.

Auteur

Date : 06/05/2022

FOKOU YEMATA Oberline

Directeurs :

Date : 09/05/2022

Hélène JOLY

Directrice de Recherche

Date : 09/05/2022

Abdoul-Aziz SAÏDOU

Maître de Recherche

Date : 17/05/2022

KANMEGNE Gabriel

Maître de Conférences



Chef de département de Biologie Végétale

Date :

NGUETSOP Victor François

Maître de Conférences

17 MAI 2022

Nguetsof Victor François
Professeur

FICHE DE CERTIFICATION DES CORRECTIONS APRES SOUTENANCE

Le présent mémoire a été revu et corrigé conformément aux observations du jury.

NOM ET SIGNATURE DE L'AUTEUR

FOKOU YEMATA Oberline

Date... 06/05/2022

VISA DES EXAMINATEURS

KOUAM Eric Bertrand

Date... 16/05/2022

WIRNKAR LENDZEMO Venasius

Date... 11/05/2022

SUPERVISEURS

Hélène JOLY

Date : 09/05/2022

Abdoul-Aziz SAÏDOU

Date : 09/05/2022

KANMEGNE Gabriel

Date : 17/05/2022



VISA DU PRESIDENT DU JURY

Pr NGUETSOP Victor François

Date.....

17 MAI 2022

VISA DU CHEF DE DEPARTEMENT

Pr NGUETSOP Victor François

Date.....



17 MAI 2022

Dédicace

A ma défunte grand-mère Magni Matho Julienne

Remerciements

Cette thèse est inscrite à l'Université de Dschang à travers la Faculté des Sciences et l'Ecole doctorale *Dschang School of Science and Technology*. Les travaux ont été menés au Centre d'Étude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS, Thiès, Sénégal) et au Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD, Montpellier, France). Elle a été possible grâce aux bourses d'étude offertes par l'Office allemand d'échanges universitaires (DAAD, 2016-2018) et *Organization for Women in Science for the Developing World* (OWSD) et Sida (*Swedish International Development Cooperation Agency*) (2015) à travers leur collaboration avec le CERAAS. Je remercie toutes ses institutions pour les soutiens accordés.

Ma reconnaissance va également à l'Ambassade de France au Cameroun à travers le Service de Coopération et d'Action Culturelle pour avoir financé mes séjours en France (2015, 2017, 2018) et à l'Institut de Recherche Agricole pour le Développement (IRAD, Cameroon ; C2D/PAR – projet SORGHO) pour son soutien dans la mobilisation du matériel végétal et le génotypage GBS.

Docteur Kanmegne Gabriel, merci d'avoir accepté de m'encadrer et de vous ouvrir à travers cette thèse à la génétique. Vos compétences en physiologie végétale m'ont permis de conduire une approche de génétique soutenue par une ouverture pluridisciplinaire.

Mes remerciements au Docteur Hélène Joly pour m'avoir fait confiance malgré mon inexpérience dans le monde de la génétique des populations. Je suis loin d'avoir retenu tout ce que tu m'as appris, mais je sais maintenant qu'il ne faut jamais tout prendre pour parole d'évangile, de toujours se poser des questions, avoir un esprit critique, être précis et rigoureux dans un travail scientifique. Merci de m'avoir soutenue, guidée et transmis tes conseils en toute franchise tant sur le plan scientifique que personnel.

Au Docteur Abdoul-Aziz Saïdou, sans qui rien de tout cela n'aurait été possible. Merci pour m'avoir appris à coder sous R et pour ton aide sur les modèles statistiques. Je suis fière de ce que nous avons accompli.

Au Docteur Bassirou Sine, vous avez été mon guide et mon conseiller pour tous les travaux de terrain que j'ai effectués. Vos avis scientifiques sur les documents que nous avons rédigés m'ont permis d'améliorer mon travail. Je vous adresse mes sincères remerciements.

Avec un programme de recherche doctorale mixte, j'ai partagé mes séjours entre le Cameroun, la France et le Sénégal.

Je souhaite remercier le corps enseignant et les étudiant(es) de l'URBOA (Unité de recherche de Botanique Appliquée) pour leur divers soutien. Je pense particulièrement aux Professeurs Nguetsop Vitor François et Fonkou Théophile pour m'avoir soutenu et encouragé toutes ces années de thèse.

Ma reconnaissance aux Docteurs Yakouba Oumarou (Université de Maroua) et Venasius Lenzemo (IRAD), à Gabriel Djorwe (technicien IRAD) et André Djonnewa (IRAD) pour avoir facilité l'obtention et l'envoi des semences de sorgho repiqué et pluvial du Bassin du Lac Tchad qui ont permis à la réalisation des essais au Sénégal. Merci à toute l'équipe JEAI AIRD Tabital (Université de Maroua) qui m'a offert un cadre scientifique pour mon initiation à la recherche dans le cadre de mes deux Masters.

Merci également à l'Université Dan Dicko Dankoulodo de Maradi et à son ancien Recteur, le Professeur émérite Saadou Mahamane, qui ont facilité le démarrage de cette thèse, à travers le temps chercheur à distance et les missions au Cameroun et au Sénégal de mon co-encadrant Dr Abdoul-Aziz Saïdou, alors enseignant-chercheur mis en disponibilité par le CIRAD.

A mes camarades de thèse Tsetagho Gabriel, Yogom Tientcheu pour toutes ces fois où nous nous motivions mutuellement. Aux Docteurs Stéphane Momo, Kom Francis et Keueté Elie qui n'ont jamais cessé de me mettre la pression pour que je boucle cette thèse, je vous remercie du profond de mon cœur. Sonkoué Patrick merci pour toutes ces informations et documents que tu t'es toujours chargé à déposer ou à récupérer pour moi.

Au Sénégal où s'est déroulé la totalité du terrain et une partie du laboratoire, j'ai bénéficié de l'appui tant scientifique que financier de diverses personnes à qui j'adresse mes sincères remerciements. Je pense particulièrement : Au Docteur Daniel Fonceka pour toutes nos discussions sur le cadrage de mon projet de thèse. Vos critiques pertinentes et suggestions ont permis d'améliorer la qualité scientifique des articles produits au cours de ce projet.

Au Docteur Alain Audebert, pour ses remarques et échanges fructueux dans ce travail.

Au Docteur Ndiaga Cissé (Ex Directeur du CERAAS) pour sa participation dans l'élaboration des conventions entre le CERAAS, OWSD et l'Université de Dschang.

Au Docteur Djido Ardo Kane, Directeur du CERAAS, merci d'avoir été un membre externe de mon comité de thèse. Vos questions et suggestions m'ont fait avancer.

Au personnel scientifique, administratif, technicien et doctorants du CERAAS, je vous exprime ma gratitude pour vos conseils et services diverses.

Je témoigne toute ma reconnaissance à l'équipe des techniciens et temporaires du CNRA de Bambey et particulièrement à Pape Ndiaye, Mamadou Ba, Diaw Fall, Aïda Dieng et Bonama Sall pour leur aide dans la collecte des données et la gestion de l'essai.

Merci également aux paysans de Podor Baidy Diop et Bocar Bouba Ba pour m’avoir prêté une portion de leur champ pour mes essais agronomiques et pour leur aide dans l’entretien, le gardiennage des parcelles et les travaux post-récoltes.

Rachelle ma colocataire, mon amie, ma sœur, merci pour ce que tu as fait et dont je ne peux écrire ici car, quelques mots sont insuffisants. Je ne pourrais parler de toi sans citer toute la famille Djiboune et la famille Drouet. Vous m’avez accueilli et considéré comme un membre à part entière de la famille. Merci pour tous ces bons moments que nous avons passé ensemble.

A la famille Ba de Guédé Chantier (Podor), merci de m’avoir accueilli et logé dans votre maison lors de mes missions dans le Nord du Sénégal.

En France, le CIRAD (Montpellier) n’a ménagé aucun effort pour faciliter le bon déroulement des travaux de laboratoire de biologie moléculaire, d’analyse bio-informatique, d’analyse statistique et de rédaction. Je tiens à remercier toute l’équipe DDSE (Dynamiques de la diversité, sociétés et environnements) de l’UMR AGAP pour leur soutien. Je pense aux Docteurs Claire Billot, Monique Deu, David Pot pour nos multiples échanges lors des animations scientifiques et en dehors. Je remercie Pierre Mournet, Armel Donkpegan et Concetta Burgarella pour leur disponibilité et aide précieuse dans le traitement des données de génotypage. Ma profonde gratitude à Stéphanie Bocs-Sidibé, Gautier Sarah et Bertrand Pitollat pour m’avoir fait découvrir le monde de la bio-informatique.

Merci aux Docteurs Tuong Vi Cao Hamadou, Philippe Letourmy, Luc Baudoin pour leur appui dans les analyses statistiques. Toute ma reconnaissance à Hélène Vignes, Ronan Rivallan, Caroline Catalayud et Pierre Mournet pour m’avoir aidé au laboratoire.

J’aimerais également remercier les membres de mon jury de thèse pour avoir consacré de leur temps à l’évaluation de mon travail.

Merci à vous mes parents pour m’avoir toujours soutenu dans mes choix et d’avoir toujours été présents malgré la distance. A Hermann, Gaëtanne, Valdèse et Emmanuela, merci pour votre soutien et vos encouragements.

A tous ceux que j’ai côtoyé ou juste croisé durant cette aventure et qui ne sont pas mentionné ici, mais qui ont contribué d’une manière ou d’une autre au bon déroulement de ce projet, je vous dis Merci !

Fernandez tu es arrivé presque à la fin de ce parcours, désolé de t’avoir transmis mon stress et ma pression. Merci pour ton soutien, les encouragements et les conseils que tu m’as donnés dans cette dernière ligne droite. Maintenant une aventure d’une autre dimension nous attend !

Sommaire	
FICHE DE CERTIFICATION DE L'ORIGINALITE DU TRAVAIL.....	ii
FICHE DE CERTIFICATION DES CORRECTIONS APRES SOUTENANCE	iii
Dédicace	iv
Remerciements	v
Sommaire	viii
Liste des abréviations	xi
Liste des tableaux	xiii
Liste des figures	xv
Résumé	xvii
Abstract	xix
INTRODUCTION GENERALE	1
Chapitre 1 : REVUE DE LA LITTERATURE	6
1.1. Généralités sur les concepts d'adaptation et de plasticité phénotypique	7
1.1.1. Concepts d'adaptation.....	7
1.1.2. Plasticité phénotypique	8
1.1.3. Adaptation et plasticité	10
1.2. Différentes approches dans l'étude de l'adaptation	10
1.2.1. Approche expérimentale dans l'étude de l'adaptation	10
1.2.2. Approche moléculaire dans l'étude de l'adaptation.....	11
1.2.3. Approche statistique dans l'étude de l'adaptation	11
1.3. Etudes de l'adaptation : cas du sorgho.....	13
1.3.1. Présentation du sorgho.....	13
1.3.1.1. Botanique, domestication et diffusion du sorgho.....	13
1.3.1.2. Biologie du sorgho.....	16
1.3.2. Grands bassins de production et importance du sorgho.....	20
1.3.3. Répartition de la pluviométrie dans la bande sahélienne	21
1.3.4. Diversification saisonnière : sorgho de saison sèche, sorgho pluvial	22

1.4. Etude sur la diversité du sorgho de saison sèche	31
1.4.1. Diversité phénotypique	31
1.4.2. Diversité génétique	31
Chapitre 2 : MATERIEL ET METHODES	33
2.1. Echantillonnage du matériel végétal	34
2.2. Dispositif expérimental	37
2.3. Sites d'essais	40
2.4. Collecte des données agronomiques	42
2.5. Analyse moléculaire	44
2.6. Analyse statistiques	49
Chapitre 3: RESULTATS ET DISCUSSION	55
3.1. Résultats	56
3.1.1. Evaluation expérimentale de la différenciation héréditaire des caractères agro-morphologiques entre les variétés de sorgho de saison sèche et les variétés de sorgho pluvial	56
3.1.1.1. Variabilité de caractères agro-morphologiques entre les types éco-saisonniers	56
3.1.1.2. Stabilité des types éco-saisonniers dans les différents environnements de culture	69
3.1.1.3. Analyse de la structure agro-morphologique des types éco-saisonniers	71
3.1.1.4. Inférence de la structure agro-morphologique de la diversité du sorgho par l'analyse discriminante des composantes principales (DAPC)	73
3.1.1.5. Interaction génotype environnement et plasticité phénotypique chez le sorgho en lien avec la saisonnalité	76
3.1.2. Diversité agro-physiologique des variétés pluviales et des variétés de saison sèche chez le sorgho, en condition d'essai pluvial	85
3.1.2.1. Variation des caractères agro-physiologiques entre les types éco-saisonniers	85
3.1.2.2. Structure de la diversité agro-physiologique.	89
3.1.3. Diversité génomique du panel étudié	93
3.1.3.1. Evaluation des données de séquençage	93
3.1.3.2. Structure génétique de la population et différenciation entre types éco-saisonniers	94

3.1.3.3. Diversité génétique entre type éco-saisonnier et groupe inféré par Admixture	99
3.1.3.4. Relations entre la structuration moléculaire et la structuration agro-morphologique..	100
3.2. Discussion générale	101
3.2.1. Structure de la diversité agro-morphologique.....	101
3.2.2. Variabilité des accessions en réponse aux saisons de culture	103
3.2.3. Quels caractères différencient les types éco-saisonniers ? Quels mécanismes physiologiques connus sont associés à ces caractères ?.....	104
3.2.4. La diversité génétique du sorgho est-elle structurée en lien avec la saisonnalité ?	105
3.2.5. Comparaison de la diversité génétique selon les types éco-saisonniers.....	107
3.2.6. Adaptation et plasticité : correspondance entre la structure génétique, la structure agro-morphologique et les types éco-saisonniers	108
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	111
Conclusion générale	112
Perspectives	114
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	115
Références	116
ANNEXES	124
Annexes	125

Liste des abréviations

ADN : Acide désoxyribonucléique

AFLP : Amplified Fragment Length Polymorphism

AGAP : Amélioration Génétique et Adaptation des Plantes méditerranéennes et tropicales

BET : Bromure d'éthidium

BIC : Bayesian information criterion

BSA : Bovine serum albumin

CERAAS : Centre d'Étude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse

CIAA : Chloroforme Isoamyl Alcool

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

CNRA : Centre National de Recherches Agronomiques

DAPC : Discriminant Analysis of Principal Component

DDSE : Dynamiques de la diversité, sociétés et environnements

DSS : sorgho de saison sèche

EDTA : Éthylènediaminetétraacétique

FAO: Food and Agriculture Organization

GBS: Genotyping by sequencing

GWAS : Genome-Wide Association Studies

IRAD : Institut de Recherche Agricole pour le Développement

LCB: Bassin du Lac Tchad

MATAB: Mixed Alkyltrimethylammonium Bromide

PCR: Polymerase Chain Reaction

PEG: Polyéthylenglycol

QTL : Quantitative Trait Locus

RDPI : relative distance plasticity index

RSS : sorgho pluvial

SNP : Single Nucleotide Polymorphism

SRV : Vallée du Fleuve Sénégal

SSR : Simple Sequence Repeats

TBE : Trisaminométhane -Bromate- Éthylènediaminetétraacétique

TE : Trisaminométhane - Éthylènediaminetétraacétique

TNE : Trisaminométhane - Chlorure de sodium - Éthylènediaminetétraacétique

Liste des tableaux

Tableau I : Structure d'échantillonnage et effectifs du matériel végétal collecté pour l'étude (panel d'étude complet).	36
Tableau II : Structure et effectifs du sous-échantillon de matériel végétal utilisé pour l'étude agro-physiologique (sous-panel pour l'étude agro-physiologique)	36
Tableau III : Codes, méthodes de mesure, périodes de mesure et unités des caractères mesurés	43
Tableau IV : Caractéristiques moyennes des 4 types éco-saisonniers durant l'essai pluvial 2016 à Bambey (Sénégal)	58
Tableau V : Variation des caractères en fonction de la région, saison et de l'interaction région*saison de l'essai en condition pluvial Bambey 2016.	61
Tableau VI : Caractéristiques moyennes des 4 types éco-saisonniers durant l'essai pluvial 2017 à Bambey (Sénégal)	63
Tableau VII : Variation des caractères en fonction de la région, saison et de l'interaction région*saison de l'essai en condition pluvial Bambey 2017	64
Tableau VIII : Caractéristiques moyennes des 4 types éco-saisonniers durant l'essai en condition de décrue 2016 à Podor (Sénégal)	66
Tableau IX : Variation des caractères en fonction de la région, saison et de l'interaction région*saison de l'essai en condition de décrue Podor 2016	68
Tableau X : Comparaison du comportement de chaque type éco-saisonnier en condition pluvial entre Bambey 2016 et Bambey 2017 (P-values du test de Tukey).	69
Tableau XI : Comparaison du comportement de chaque type éco-saisonnier entre la saison pluvial (Bambey 2016, 2017) et la saison sèche (Podor 2016) (P-values du test de Tukey).	70
Tableau XII : Effectif des accessions dans les groupes suivant le type éco-saisonnier et l'essai.	75
Tableau XIII: Statistique descriptive des 9 variables évaluées en condition pluviale à Bambey (Sénégal) suivant les 4 types éco-saisonniers.	86
Tableau XIV. Variation des paramètres en fonction de la région, saison et de l'interaction région*saison.	88
Tableau XV : Effectif des types éco-saisonniers dans les groupes inférés par DAPC.....	91
Tableau XVI. Statistiques descriptives des 9 variables agro-physiologiques suivant les différents groupes inférés par DAPC	92

Tableau XVII : Effectifs des accessions inférée suivant le type éco-saisonnier (120 969 SNP)	96
Tableau XVIII : Paramètres de diversité génétique des types éco-saisonniers et des groupes inférés par Admixture (120 969 SNP)	99
Tableau XIX. Correspondance entre groupes génomiques inférés par ADMIXTURE et groupes agro-morphologiques révélés par les caractères agro-morphologiques	100

Liste des figures

Figure 1 : Les différents normes de réaction pour deux génotypes (G1, G2).....	9
Figure 2 : Formes des panicules et des grains des cinq races principales de sorgho.....	14
Figure 3 : Diversification et diffusion des espèces domestiquées du sorgho d'après les preuves archéobotaniques et génétique.....	15
Figure 4 : Schéma d'un plant de sorgho	17
Figure 5 : Précipitations dans la région du Sahel.	22
Figure 6 : Zones de culture du sorgho de saison sèche en Afrique de l'Ouest et du Centre. ...	23
Figure 7 : Calendrier culturel des sorghos de saison sèche en Afrique de l'Ouest et du Centre	25
Figure 8 : Itinéraire technique du sorgho repiqué en Afrique Centrale (Bassin du Lac Tchad).	28
Figure 9 : Itinéraire technique de la culture de décrue en Afrique de l'Ouest (Vallée du fleuve Sénégal).	30
Figure 10 : Zone de collecte des accessions utilisées dans l'étude (Cameroun, Sénégal et Tchad).	35
Figure 11 : Plan de l'essai dans les deux conditions environnementales (saison de pluie, saison sèche).....	39
Figure 12 : Sites d'implantations des essais à Bambey et Guédé Chantier au Sénégal.	41
Figure 13 : Diagramme ombrothermique des sites d'essai Bambey 2016 (a) et Bambey 2017 (b).....	41
Figure 14 : Compacité et forme de panicule de la collection étudiée.....	57
Figure 15 : Variation des caractères date d'épiaison, longueur de la feuille et diamètre de la tige entre les types éco-saisonniers dans l'essai en condition pluviale (Bambey 2016).	59
Figure 16 : Variation des caractères date d'épiaison et largeur de la feuille entre les types éco-saisonniers dans l'essai en condition de décrue (Podor 2016).	67
Figure 17 : Analyse en composantes principales basées sur 11 variables morphologiques et en fonction du type éco-saisonnier dans les trois essais.....	72
Figure 18 : Structure de la diversité morphologiques.....	75
Figure 19 : Interaction entre le phénotypes et l'environnement des 4 types éco-saisonniers... ..	77
Figure 20 : Indice de plasticité de 11 caractères morphologiques.	82
Figure 21 : Distribution de la biomasse sèche aérienne et de la surface foliaire.....	87
Figure 22 : Corrélation entre les différents caractères et projection des accessions sur la base de l'ACP.	89

Figure 23 : Inférence du nombre de groupes.	90
Figure 24: Structuration de la diversité des phénotypes.	91
Figure 25 : Distribution du nombre de reads et du nombre total de bases suivant le type éco- saisonnier.	93
Figure 26 : Analyse en composantes principales.	95
Figure 27. Structure génétique de la population.....	97
Figure 28 : Distribution géographique des groupes génétiques des 159 accessions avec 120 969 SNP.....	98

Résumé

L'étude de l'adaptation des espèces cultivées est très importante pour comprendre la diversification des cultures. Un des aspects de cette diversification dans l'histoire évolutive des espèces cultivées est celle liée à la saisonnalité. La présente thèse a utilisé le sorgho (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.) comme modèle pour l'étude de l'adaptation saisonnière. Cette céréale comprend deux types saisonniers (sorghos pluviaux et sorghos de saison sèche). Le développement des agrosystèmes de saison sèche en Afrique de l'Ouest et du Centre, très peu étudié, offre un cadre intéressant pour l'étude des bases de l'adaptation saisonnière. L'analyse de la divergence morpho-physiologique héréditaire et la différenciation génomique des variétés de sorgho de saison sèche par rapport aux variétés de sorgho pluvial a été proposée dans le cadre de cette thèse. Le matériel végétal est constitué de 153 accessions représentant 4 types éco-saisonniers de sorgho définis sur la base de la saisonnalité (deux saisons) croisée avec la zone éco-géographique (Vallée du Fleuve Sénégal et Bassin du Lac Tchad). Dans un premier temps, un plan d'expérimentation a été mis en place pour évaluer en conditions comparables le comportement des quatre types éco-saisonniers, respectivement en saison pluviale puis en saison sèche. 11 caractères agro-morphologiques et 9 caractères agro-physiologiques ont été mesurés. Dans un second temps, les données de séquençage haut-débit (GBS, *genotyping by sequencing*) ont permis, sur la base de 120 969 SNPs, de décrire la diversité et la structure génomique du panel étudié. Trois caractères agro-morphologiques (date d'épiaison, hauteur de la plante et diamètre de la tige) et quatre caractères agro-physiologiques (nombre de feuilles à maturité, biomasse sèche aérienne, biomasse sèche racinaire et ratio biomasse racinaire/biomasse aérienne) ont permis de mettre en évidence une différenciation fortement marquée du sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad comparé aux trois autres groupes éco-saisonniers. Par contre, aucune différenciation significative des caractères n'a été détectée entre les sorghos pluviaux et les sorghos de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal. L'analyse génomique a montré que la diversité des 153 accessions de sorgho est structurée en 3 groupes génétiques. Les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad forment un groupe bien différencié des accessions de sorgho pluvial. Tous ces résultats expérimentaux fournissent de nouvelles indications pour mieux comprendre les scénarios et les bases de l'adaptation saisonnière du sorgho dans un contexte marqué par la diversification de la culture entre des agrosystèmes de saison pluviale et des agrosystèmes de décrue (saison sèche).

Mots-clés : sorgho de saison sèche; divergence; plasticité; diversification saisonnière; Bassin du Lac Tchad; Vallée du Fleuve Sénégal.

Study of sorghum adaptation to dry season agrosystems in West and
Central Africa

Abstract

Studying seasonal adaptation is of great importance for understanding crop diversification. One of the aspects of this diversification in the evolutionary history of cultivated species is the one related to seasonality. This thesis used the grass species sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.) as a model for the study of seasonal adaptation. This cereal includes two seasonal crop types (rainy season sorghum, dry season sorghum cultivated in flood-recession systems). The development of dry season agrosystems in West and Central Africa, understudied to date, offers an interesting framework for the study of seasonal adaptation. Through this thesis, we aimed to analyze the hereditary morpho-physiological divergence and genetic differentiation of dry season sorghum varieties compared to rainy season sorghum varieties. The studied plant material consists of a panel of 153 accessions representative of 4 eco-seasonal sorghum types defined on the basis of seasonality (two seasons) crossed with the eco-geographical zone of origin (Senegal River Valley and Lake Chad Basin). Initially, an experimentation was set up to evaluate under comparable conditions the behavior of the four eco-seasonal types, respectively in rainy season and a dry season environment. 11 agro-morphological and 9 agro-physiological traits were measured. In a second step, high throughput sequencing data (GBS, genotyping by sequencing) allowed, based on 120,969 SNPs, to describe the genomic diversity and structure of the collection studied. Among the traits analyzed, three agro-morphological traits (head appearance, plant height and stem diameter) and four agro-physiological traits (number of leaves at maturity, aboveground biomass, root mass and the root mass to aboveground biomass ratio) revealed a differentiation between dry season sorghum from the Lake Chad Basin and the three other eco-seasonal groups, supporting the hypothesis of a seasonal adaptive divergence in the Lake Chad Basin. In contrast, no significant trait differentiation was detected between the dry season sorghum from the Senegal River Valley and rainy season sorghum. We have shown that the genomic diversity of the 153 sorghum accessions are structured into three genetic groups. Dry season sorghum accessions from the Lake Chad Basin form a group that is well differentiated from rainy season sorghum accessions. These new experimental findings provide new insights for the understanding of the scenarios and the bases of sorghum seasonal adaptation in a context shaped by seasonal diversification of sorghum for the development of flooded-recession agrosystems.

Keywords: dry season sorghum; trait divergence; plasticity; seasonal diversification; Lake Chad Basin; Senegal River Valley.

INTRODUCTION GENERALE

Introduction générale

La diversification des cultures en réponse à la variabilité de l'environnement agro-écologique est un processus clé dans l'histoire de l'agriculture et l'évolution des plantes. Généralement considérée dans le prolongement du processus de domestication, la diversification a joué un rôle clé dans la diffusion des plantes cultivées à travers une diversité de conditions écologiques dans le monde. Elle a impliqué une réponse de la plante à la sélection humaine et à divers facteurs abiotiques (climat, saison) ou biotiques (parasites, symbiotes) (Chen *et al.*, 2017). La variabilité génétique, présente dans l'espèce ou générée dans le temps et l'espace, contribue à définir les bases de l'adaptation des plantes aux nouvelles conditions de diversification, en permettant la variation de caractères morpho-physiologiques héréditaires. Pour mieux comprendre l'adaptation des plantes, les études actuelles peuvent ainsi s'intéresser à la variabilité des caractères adaptatifs et à la structuration de la diversité génétique en lien avec les facteurs environnementaux vis-à-vis desquels cette adaptation s'est produite (saison, systèmes de culture, sols).

Chez le maïs, graminée modèle pour l'étude de la diversification, le processus de domestication (au Mexique) a été suivi de la dispersion de cette espèce céréalière dans différentes régions géographiques du monde. L'expérience de nouvelles conditions de climats, de sols, de systèmes de culture, d'(agro)biodiversité et de préférences humaines a probablement impacté la diversification de cette céréale dans les tropiques et dans d'autres environnements (Chen *et al.*, 2017). L'adaptation du maïs aux longues journées et aux basses températures des climats tempérés a été une étape clé dans l'évolution de l'espèce en Europe (Tenaillon et Charcosset, 2011). Des facteurs génétiques et des variations de patterns de diversité génétique dans les populations cultivées du maïs ont été associés à cette adaptation (Ducrocq *et al.*, 2008). Cette diversification du maïs a été également associée à l'ajustement du cycle en réponse à la saison de culture ainsi que la sensibilité à la photopériode (Gouesnard *et al.*, 2002).

Chez le sorgho, céréale majeure des zones semi-arides, un processus de diversification important à travers le monde a façonné et structuré la diversité génétique de l'espèce à travers différentes zones éco-géographiques (Billot *et al.*, 2013; Deu *et al.*, 2006). Si les systèmes de culture dominants pour cette céréale restent les systèmes de culture sous-pluie, il existe aussi, notamment en Afrique de l'Ouest et du Centre, des systèmes de culture en décrue pour lesquels une grande partie du cycle se déroule en saison sèche (Bruckmann, 2016). Les agriculteurs disposent ainsi de variétés de sorgho adaptées à la culture sous pluie (sorgho pluvial) et de

variétés adaptées à la culture en condition de décrue (sorgho de saison sèche) (Saïdou *et al.*, 2014a).

Sur le plan agro-économique, cette double culture de sorgho, sur deux saisons, est une stratégie pour renforcer la production céréalière et améliorer la sécurité alimentaire dans le contexte actuel de changement climatique (GIEC, 2007). Une telle stratégie constitue une voie de valorisation des ressources phytogénétiques utilisées pour l'alimentation et l'agriculture (FAO, 2009) pour limiter les impacts du changement climatique qui touche plus les régions où les populations vivent d'une production agricole fortement tributaire des conditions climatiques (HLPE, 2012). Les effets du changement climatique sur la production agricole, s'ajoutant en zone sahélienne à ceux traditionnellement connus de la variabilité climatique interannuelle, pourraient être limités avec une valorisation optimale de la diversité variétale et génétique des céréales majeures comme le mil et le sorgho (Sultan *et al.*, 2013).

Dans les systèmes de culture à base de sorgho de saison sèche, les paysans mobilisent leurs savoirs locaux et leurs expériences pour faire face aux changements en adaptant notamment les systèmes de cultures aux nouvelles conditions auxquelles ils font face (Oumarou *et al.*, 2017). Plusieurs stratégies incluant le changement des techniques culturales (ajustement du calendrier cultural, travail de sol) et la mobilisation de la diversité variétale ont été mises au point ces dernières décennies par les paysans du nord Cameroun pour mieux adapter la culture du sorgho (Oumarou *et al.*, 2017). Ce type de dynamiques locales paysannes se retrouvent dans d'autres pays sahéliens à l'instar du Burkina Faso, où les paysans ont développés et/ou adoptés diverses méthodes d'adaptation des cultures, parmi lesquelles la prévision saisonnière pour la planification de la production agricole en fonction des aléas climatiques, les techniques permettant d'utiliser et conserver l'humidité du sol pendant la saison des pluies (le zaï, les demi-lunes, les cordons pierreux, les diguettes filtrantes, paillage ou Mulch et les bandes enherbées) (Zongo, 2016).

Les systèmes de culture de décrue existent depuis des siècles (Harlan et Pasquereau, 1969; Le Roy, 2005) dans certaines régions de l'Afrique subsaharienne. Les cultures se mettent en place durant la saison sèche sur des sols inondables, après ressuyage (retrait des eaux). La culture du sorgho en condition de décrue s'est fortement développée dans le Bassin du Lac Tchad dans les années 1950's avec l'introduction de la culture cotonnière (qui diminuait les surfaces des cultures vivrières en saison pluviale) (Mathieu *et al.*, 2003a) et particulièrement suite aux sécheresses des années 70 (Seignobos, 2000) qui ont poussé plus de paysans à l'adopter. Bien que les décideurs politiques aient encouragés l'agriculture irriguée (production du riz) pour

limiter les effets néfastes de la sécheresse, le sorgho est plus prisé par les populations des pays sahéliens (Kebe, 2002).

Le sorgho pluvial est généralement cultivé durant la saison des pluies entre juin et octobre, sur des sols meubles. Le sorgho de saison sèche par contre se cultive entre août et mars, sur des sols inondables après la décrue. Une partie ou la totalité du cycle végétatif de ce dernier se déroule durant la saison sèche. Il est cultivé sur des vertisols et des sols hydro-morphes à forte capacité de rétention d'eau. Il utilise l'eau résiduelle du sol pour sa croissance et sa culture ne nécessite ni irrigation, ni fertilisation. La diversification du sorgho dans ces systèmes de décrue constitue un processus intéressant à étudier pour mieux comprendre les bases de la diversification saisonnière des plantes cultivées (Saïdou *et al.*, 2014a). L'aptitude pour la plante à se développer en saison sèche implique de nombreux caractères adaptatifs encore très peu étudiés.

Dans le cadre de cette thèse une approche expérimentale a été utilisée pour comparer au niveau phénotypique (essais terrains) et au niveau moléculaire (analyse génomique) des sorghos pluviaux et des sorghos de saison sèche issus à la fois du Bassin du Lac Tchad et de la Vallée du Fleuve Sénégal. Les questions de recherche suivantes ont été adressées : Q1) Existe-t-il des caractères agro-morphologiques et agro-physiologiques héréditaires qui différencient les variétés de sorgho cultivées dans les agrosystèmes de saison sèche par rapport à celles cultivées en saison pluviale ? Q2) La diversification du sorgho dans deux types d'agrosystèmes (saison pluvial contre saison sèche) repose t'elle sur une différenciation génétique des variétés ? Au regard de ces questions de recherche, les hypothèses suivantes ont été formulées : (H1) plusieurs caractères agro-morphologiques et agro-physiologiques différencient les populations de sorgho de saison sèche des populations de sorgho pluvial ; (H2) l'organisation de la diversité génomique du sorgho est structurée suivant le type saisonnier et la structure agro-morphologique du sorgho correspond à sa structure génétique.

L'objectif général était d'analyser la divergence phénotypique et la différenciation génétique des variétés de sorgho de saison sèche par rapport aux variétés pluviales. Plus spécifiquement il s'agissait de : (1) Identifier les caractères agro-physiologiques et agro-morphologiques dont la distribution différencie les sorghos pluviaux des sorghos de saison sèche et (2) Evaluer la diversité et la structure génomique du sorgho en lien avec la saisonnalité.

La démarche pour étudier ces objectifs a consisté à la mise en place d'un panel végétal ouest et centre africain de 153 accessions au total, composé de variétés de sorgho utilisées par les

paysans en conditions pluviales et de variétés utilisées en saison sèche respectivement dans les conditions de culture pluviale et de décrue. Des essais de terrain suivant un dispositif statistiquement contrôlé (*common garden experiment* en anglais) ont été mis en place au Sénégal pour évaluer ce panel entier dans les deux conditions de culture (saison des pluies et système de décrue). L'ADN des accessions a également été extrait en vue d'une analyse moléculaire à l'aide des marqueurs génomiques (SNPs obtenus par méthode GBS¹).

Cette thèse est organisée en 3 chapitres principaux, suivant la présente introduction :

- Le chapitre 1, « Revue de la littérature », présente les concepts d'adaptation et de plasticité phénotypique, les généralités sur le sorgho, pour finir sur une présentation des connaissances actuelles sur la diversité phénotypique et génotypique du sorgho ;
- Le chapitre 2, « Matériel et méthodes », décrit les conditions de l'étude et les différentes méthodes utilisées ;
- Le chapitre 3, « Résultats et discussion », présente les résultats sur la base de trois sous-chapitres analysant (1) la diversité et la structure des caractères agro-morphologiques héréditaires chez le sorgho en lien avec l'adaptation saisonnière ; (2) la diversité et la structure des caractères agro-physiologiques héréditaires chez le sorgho en lien avec l'adaptation saisonnière et (3) la diversité et la structure génomique du sorgho en lien avec le processus de diversification saisonnière de la culture ; ensuite, ce chapitre est complété par une discussion générale et une mise en relation de ces résultats ainsi que leur mise en perspective par rapport à l'état de l'art.

Pour terminer, une conclusion générale et des perspectives sont présentés.

¹ SNP : *Single nucleotide polymorphism* en anglais. Correspond à la variation de la séquence d'ADN au niveau d'un nucléotide. GBS : *Genotyping by sequencing* ou génotypage par séquençage, technique de génotypage haut-débit à l'échelle du génome.

Chapitre 1 : REVUE DE LA LITTERATURE

Chapitre 1 : Revue de la littérature

1.1.Généralités sur les concepts d'adaptation et de plasticité phénotypique

Une plante qui parvient à se reproduire dans un environnement est adaptée à ce milieu. Pour faire face à la variabilité des conditions environnementales, la plante peut mettre en place des stratégies telles que l'adaptation locale ou la plasticité phénotypique. Ces deux concepts sont parfois difficiles à différencier. Dans cette partie les définitions et les dimensions de ces deux concepts seront passées en revue.

1.1.1. Concepts d'adaptation

- Définition : Adaptation au sens large

Plusieurs auteurs ont débattu sur le concept d'adaptation ce qui rend complexe la compréhension de ce terme. Gould et Vrba (1982) définissent l'adaptation comme toute caractéristique qui favorise l'aptitude et qui a été obtenue par sélection naturelle pour son rôle actuel. Selon Bock (1980), l'adaptation peut être définie comme une caractéristique ayant des propriétés de forme et de fonction qui permettent à l'organisme de maintenir avec succès la synergie entre un rôle biologique de cette caractéristique et une force de sélection déterminée. Pour Reeve et Sherman (1993), l'adaptation est une variante phénotypique qui aboutit à la meilleure adéquation parmi un ensemble de variantes spécifiées dans un environnement donné. Selon Darwin l'adaptation est le résultat d'une évolution par la sélection naturelle au cours de laquelle les caractères portés par les individus qui possèdent une forte valeur sélective envahissent la population dans laquelle ils résident (Villemereuil, 2016). D'après Demarly (1984), l'adaptation est un processus qui se traduit, en réponse à la contrainte, par des modifications aux niveaux cellulaire, sub-cellulaire et moléculaire qui sont dépendantes des potentialités génétiques de l'espèce. Les individus d'une même espèce peuvent être repartis dans des milieux différents, et la réponse aux contraintes qu'ils rencontrent est dénommée adaptation locale.

- Adaptation locale

L'adaptation locale s'intéresse à l'évolution des populations au sein d'une espèce donnée. Dans une condition donnée, certains individus ont plus de chance de survie et/ou de reproduction que d'autres. Les individus porteurs de ce caractère (survie et ou reproduction) vont donc majoritairement contribuer à la prochaine génération. Lors de la reproduction des individus avantagés par ce caractère, une partie de la valeur génétique est donc transmise à leur

descendance. Le ou les allèles composant le génotype vont augmenter en fréquence dans la population et contribuer au mécanisme d'adaptation de la population à un environnement donné. Les individus portant les caractères mieux adaptés voient leur valeur sélective augmenter par rapport aux individus porteurs du caractère ancestral. Ainsi la sélection peut favoriser l'évolution dans une population d'un ou plusieurs caractères qui seront avantageux dans un milieu donné par rapport à un autre (Kawecki et Ebert, 2004)

La sélection agit sur la part héritable des caractères dits adaptatifs, c'est-à-dire corrélés avec le succès reproducteur, pour produire des changements adaptatifs à l'exemple de la date de floraison (Rhoné, 2008). Des travaux ont montré que la date de floraison est un caractère fortement héritable conduisant à l'adaptation des populations à leur milieu. D'autres caractères adaptatifs ont été mis en évidence comme le stay-green chez le sorgho (Borrell *et al.*, 2014) ou la profondeur racinaire et le nombre de racine chez le riz (Ekanayake *et al.*, 1985). Il arrive cependant qu'un individu soit capable de présenter plusieurs phénotypes en réponse à la variabilité environnementale, on parle dans ce cas de plasticité phénotypique.

1.1.2. Plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en réponse à des changements environnementaux (Bradshaw, 1965; Lefèvre *et al.*, 2015). Il est important de ne pas considérer un génotype comme plastique mais comme capable d'exprimer de la plasticité pour un caractère donné dans des environnements donnés. Bradshaw (1965) souligne aussi le fait que la plasticité phénotypique d'un caractère pourrait être complètement indépendante de celle d'un autre caractère pour le même génotype. L'étude de la plasticité peut se faire en représentant graphiquement (norme de réaction) les phénotypes possibles produits par un génotype donné dans plusieurs environnements (Figure 1). Le degré de plasticité peut également varier entre les espèces et les populations ; cette variation de plasticité équivaut à l'interaction génotype-environnement ($G \times E$) (Schlichting, 1986). Lorsque les génotypes réagissent de la même façon d'un environnement à l'autre (norme de réaction parallèle et pente nulle), ils ne sont pas plastiques et il n'y a pas d'interaction génotype x environnement (Figure 1a). On peut aussi observer des phénotypes différents selon l'environnement considéré, malgré une absence d'interaction génotype x environnement (Figure 1b). Par contre on observe une interaction génotype x environnement matérialisée par le croisement entre les deux normes de réaction, les deux génotypes peuvent néanmoins, avoir une similarité dans un des environnements (Figure 1c). Lorsqu'on observe des réponses inverses des génotypes dans les

deux environnements, l'interaction génotype x environnement est très forte (Figure 1d). On parle d'interaction croisée.

Des indices estimant la plasticité ont été élaborés afin de prendre en compte l'amplitude de variation du caractère considéré sans négliger la variation intrinsèque à chaque individu et en prenant en compte les erreurs expérimentales dues aux mesures (Valladares *et al.*, 2006). Un indice tenant compte de tous ces paramètres permet d'évaluer la plasticité des caractères phénotypiques d'un génotype et de comparer le niveau de plasticité des caractères entre génotypes dans deux conditions environnementales: l'indice de distance relative de plasticité (*Relative Distance of Plasticity Index (RDPI)*) (Valladares *et al.*, 2006). Le RDPI varie de 0 à 1 signifiant respectivement une faible et une forte plasticité d'un caractère pour un génotype donné. Cet indice est calculé avec la formule suivante :

$$RDPI = \sum \left(\frac{|x_{ij} - x_{i'j'}|}{x_{ij} + x_{i'j'}} \right) / n$$

Où j est l'individu, i est l'environnement, x_{ij} réfère à la valeur du trait de l'individu j dans l'environnement i. La réponse d'un individu j' dans un deuxième environnement i' est notée $x_{i'j'}$. La différence absolue $|x_{ij} - x_{i'j'}|$ est évaluée entre chaque paire d'individus (j et j' étant liés au même génotype ou à la même accession) répondant à des conditions environnementales différentes, sachant que n équivaut au nombre total de paires (Valladares *et al.*, 2006).

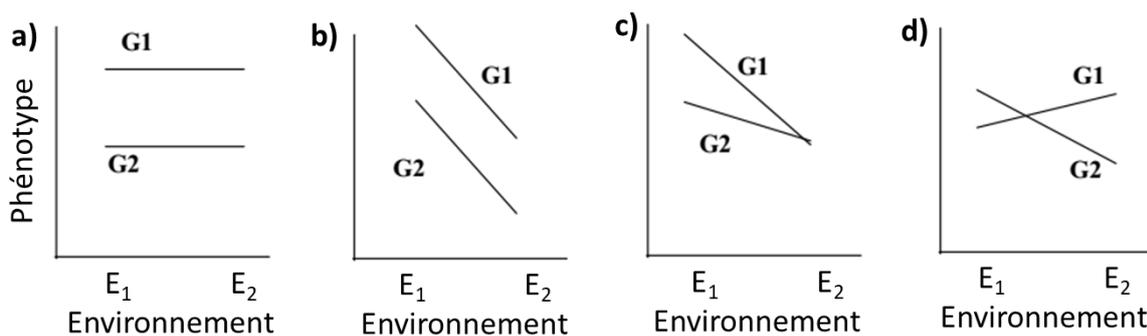


Figure 1 : Les différents normes de réaction pour deux génotypes (G₁, G₂).

Les graphiques a et b présentent une variabilité phénotypique seulement dues aux différences entre génotypes et ne montrent pas d'interaction génotype x environnement (GxE). Sur les graphiques c et d, on observe une interaction génotype x environnement matérialisée par le croisement entre les deux normes de réaction. Les génotypes des graphiques b, c et d ont des phénotypes plastiques (Pigliucci, 2001).

1.1.3. Adaptation et plasticité

Dans le cadre de l'adaptation locale, la population présente une meilleure valeur sélective dans son environnement d'origine. L'adaptation permet une réponse évolutive, donc génétique et pérenne, aux changements environnementaux (Sánchez Oms, 2017). Elle est une réponse durable et efficace aux changements environnementaux. Néanmoins cette adaptation est lente et limitée par le potentiel adaptatif de l'espèce, c'est-à-dire la variabilité génétique associée aux caractères phénotypiques existant dans la population soumise à la sélection. Par contre dans le cadre de la plasticité phénotypique, un phénotype différent est produit selon les environnements pour optimiser la valeur sélective. La plasticité phénotypique peut être mise en place seulement en une génération (Sánchez Oms *et al.*, 2017). Elle permet aux espèces d'être plus tolérantes aux variations environnementales (Ghalambor *et al.*, 2007), soit en leur permettant de s'adapter à de nouvelles conditions environnementales et de persister assez longtemps (Pigliucci, 2001), soit en facilitant l'évolution par assimilation génétique (West-Eberhard, 2005). On parle d'assimilation génétique lorsque des caractères qui étaient initialement induits par l'environnement deviennent par le biais de la sélection, contrôlés par le génotype de manière à pouvoir être formés même en absence de l'effet environnement qui était initialement nécessaire (Ghalambor *et al.*, 2007). Mais il est difficile de différencier totalement la participation de la plasticité phénotypique de l'adaptation locale. Des méthodes expérimentales aujourd'hui permettent de trancher en faveur de l'un ou de l'autre phénomène.

1.2. Différentes approches dans l'étude de l'adaptation

1.2.1. Approche expérimentale dans l'étude de l'adaptation

L'approche expérimentale est nécessaire lorsque l'on s'intéresse aux caractères adaptatifs et spécifiquement à leur comparaison entre populations.

L'approche expérimentale dite *common garden*, qui est un dispositif d'essai, consiste à mettre en culture les individus issus de provenance différentes dans le même environnement (Berend *et al.*, 2019). S'il existe une plasticité phénotypique au sens strict, on s'attend à ce qu'elle s'applique de la même façon à tous les individus. De ce fait, toute différence systématique constatée entre les populations sur le phénotype étudié serait nécessairement d'origine génétique (Villemeureuil, 2016). Il en est de même en présence d'interactions G×E, puisque tous les individus se trouvent dans le même environnement. Ainsi, la présence d'une interaction G×E n'est plus un effet confondant. Elle restreint simplement la portée de l'analyse dans un environnement donné. Une réplication de l'expérience dans un autre environnement pourrait

donner des résultats quantitativement et qualitativement différents (Villemereuil, 2016). Il peut donc être intéressant de mettre en place des expérimentations dans des environnements variés.

Dans le cadre de l'identification d'une adaptation locale, un des plans expérimentaux utilisés est le plan dit en transplantation réciproque (Kawecki et Ebert, 2004). L'idée de cette expérience est de mettre en culture les individus locaux et les individus d'autres populations dans plusieurs environnements. S'il y a adaptation locale, on estime que les individus locaux auront une meilleure valeur sélective dans leurs environnements d'origine comparés aux individus introduits (Merilä et Hendry, 2014).

1.2.2. Approche moléculaire dans l'étude de l'adaptation

Les marqueurs moléculaires renseignent sur le génotype de l'individu qui le porte. Ils permettent de détecter des différences dans des régions spécifiques de l'ADN.

Pour l'étude de l'adaptation, les marqueurs moléculaires les plus utilisés cette dernière décennie sont les microsatellites et les SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*).

- Les microsatellites ou SSR (*Simple sequence repeats*) sont de courts fragments d'ADN composés de motifs de 2 à 6 nucléotides répétés en tandem. Le polymorphisme détecté est formé par les variations du nombre de répétitions entre individus. Le taux de mutation de ce type de marqueurs est particulièrement élevé (Morgante et Olivieri, 1993).
- Les marqueurs SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) révèlent des différences d'une seule base dans une séquence d'ADN connue. Tout protocole basé sur du séquençage permet d'extraire cette information, donc de nombreux protocoles produisent ce type de marqueurs. De fait, il s'agit d'un marqueur moléculaire standard de référence.

1.2.3. Approche statistique dans l'étude de l'adaptation

Il existe deux grands types d'approches d'analyse génomique des bases de l'adaptation : 1) les analyses génomiques de sélection qui détectent des locus au sein du génome qui pourraient être soumis à la sélection naturelle, sans aucune hypothèse concernant le phénotype soumis à la sélection ; 2) les analyses d'association phénotype-génotype (plus connues sous le nom de *Genome-Wide Association Studies*, ou GWAS dans la littérature), partent de phénotypes identifiés comme adaptés et tentent de détecter les locus responsables de la variabilité de ces phénotypes (Saïdou, 2011; Wang *et al.*, 2020).

Les marqueurs moléculaires utilisés ne sont pas nécessairement sur les gènes causatifs biologiquement impliqués dans l'expression de l'adaptation. De ce fait, les différentes approches de scan génomique exploitent le phénomène de déséquilibre de liaison, qui mesure l'association statistique entre allèles observés à deux sites polymorphes du génome (Saïdou *et al.*, 2014b). La distribution statistique d'un marqueur en déséquilibre de liaison fort avec un locus causatif est corrélée à distribution de ce locus. Les marqueurs moléculaires physiquement proches du locus causatif recherché (soit parce qu'il est sous sélection, soit parce qu'il a un effet sur la variabilité du phénotype étudié) renvoient généralement un signal statistiquement similaire à celui-ci. Ce signal est atténué par la recombinaison, selon la distance du marqueur au locus causatif. La détection d'un signal de sélection est donc maximisée par l'étendue du déséquilibre de liaison et la densité des marqueurs dans le génome. En effet, même si le locus sous sélection ne fait pas partir du panel des marqueurs, on maximise ainsi la chance d'avoir tout de même un marqueur en déséquilibre de liaison avec ce locus sous sélection.

- Scan génomique de sélection

Les méthodes de scan génomique de sélection n'utilisent pas de données phénotypiques, elles se basent sur l'analyse des données de marqueurs moléculaires et sur les données environnementales (Villemereuil, 2016). Une sélection à un endroit particulier du génome se fait ressentir dans les régions alentours à cause du déséquilibre de liaison. Ainsi, l'augmentation en fréquence de l'allèle sélectionné du locus entraîne une augmentation de la fréquence des allèles des marqueurs moléculaires auxquels il est lié par un effet d'autostop génétique. C'est cet effet sur les fréquences des marqueurs moléculaires que cherchent à détecter les méthodes de scan génomique de sélection. Le principe commun à toutes les méthodes de scan génomique est qu'en cas d'adaptation locale, les fréquences alléliques des locus sélectionnés (et donc des marqueurs proches) vont être différentes suivant les populations et les environnements (Villemereuil, 2016).

- Scan d'association

Les méthodes d'association GWAS cherchent à détecter des marqueurs proches de locus responsables de la variabilité d'un phénotype ou QTL (pour *Quantitative Trait Locus en anglais*). Il s'agit généralement d'effectuer, pour chaque marqueur, une association statistique (régression dans le cas simple) entre les génotypes des individus à ce marqueur et la valeur de leur phénotype. Lorsqu'une de ces associations est significative, on considère que le marqueur se situe à proximité d'un locus variable génétiquement et impliqué dans l'expression du

phénotype en question. Ces méthodes permettent d'étudier l'architecture génétique des caractères phénotypiques, notamment les caractères adaptatifs.

1.3. Etudes de l'adaptation : cas du sorgho

1.3.1. Présentation du sorgho

1.3.1.1. Botanique, domestication et diffusion du sorgho

Le sorgho (*Sorghum bicolor* [L.] Moench) est une Poacée (céréale) appartenant à la tribu des Andropogonées. Pline fut le premier à donner une description écrite nettement identifiable du sorgho d'après House (1987). Moench a défini le genre *Sorghum* et l'espèce *Sorghum bicolor*. Mais c'est à Snowden (1935) que l'on doit la mise sur pied de la classification la plus détaillée du genre *Sorghum*. Des auteurs tels que Burkill (1937), de Wet et Huckabay (1967), De Wet *et al.* (1970), Harlan *et al.* (1972) et Doggett (1988) ont discuté sur la systématique, l'origine et l'évolution du sorgho.

La grande diversité morphologique du sorgho a conduit les botanistes à multiplier les taxons. Une classification simplifiée et informelle des sorghos cultivés et des espèces sauvages les plus proches a été mise au point par Harlan et De Wet (1972). Suivant une classification basée sur la notion de pool génique, le genre *Sorghum* est divisé en cinq sections dont la section *Sorghum* composée de trois espèces, deux pérennes (*S. halepense* L. Pers. et *S. propinquum* [Kunth.] Hitchc.) et une annuelle (*S. bicolor* [L.] Moench). C'est cette dernière qui comprend les sorghos domestiqués. L'espèce *S. bicolor* est elle-même subdivisée en trois sous-espèces, *ssp. bicolor* (les cultivés), *ssp. verticilliflorum* (la forme sauvage apparentée), et *ssp. drummondii* (une forme adventice stabilisée). Chacune des trois sous-espèces est subdivisée en races. La sous-espèce *bicolor* est divisée en cinq races principales (*bicolor*, *caudatum*, *durra*, *guinea* et *kafir*) et 10 intermédiaires. Ces races ont été définies par Harlan et De Wet (1972) sur des critères morphologiques de la structure de l'épillet à maturité et de la forme de la panicule (House, 1987, Chantreau et Nicou, 1991, Raimond, 1999, Barnaud, 2007) (Figure 2):

- Les guinea sont les sorghos typiques d'Afrique de l'Ouest. La panicule est lâche et porte des épillets dont les glumes généralement baillantes renferment un grain elliptique. Ce sont des sorghos généralement de grande taille et photosensibles.
- Les durra se retrouvent essentiellement en Afrique de l'Est, au Moyen Orient et en Inde. Leur panicule très compacte est généralement portée par un pédoncule crossé. Les glumes sont petites et collées sur un grain globuleux. Ils composent aussi l'essentiel des sorghos de décrue du Bassin du Lac Tchad (Saïdou *et al.*, 2014a; Soler *et al.*, 2013);

- Les caudatum sont surtout cultivés en Afrique Centrale et en Afrique de l'Est. Ils sont caractérisés par un grain dissymétrique, aplati sur la face ventrale, bombé sur la face dorsale. La forme de la panicule peut être très variable.
- Les kafir sont surtout répandus en Afrique du Sud. Le grain est symétrique et les glumes de taille variable. La panicule est relativement compacte et cylindrique. Ce sont des sorghos de petite taille.
- Les bicolor se retrouvent dans toute l'Afrique, mais sont surtout répandus en Asie. Ce sont les sorghos aux caractères les plus primitifs. La panicule est généralement lâche et le grain petit est entièrement couvert par des glumes de grande taille et fermées.

Les dix races intermédiaires présentent des combinaisons de caractères empruntés à plusieurs races principales.

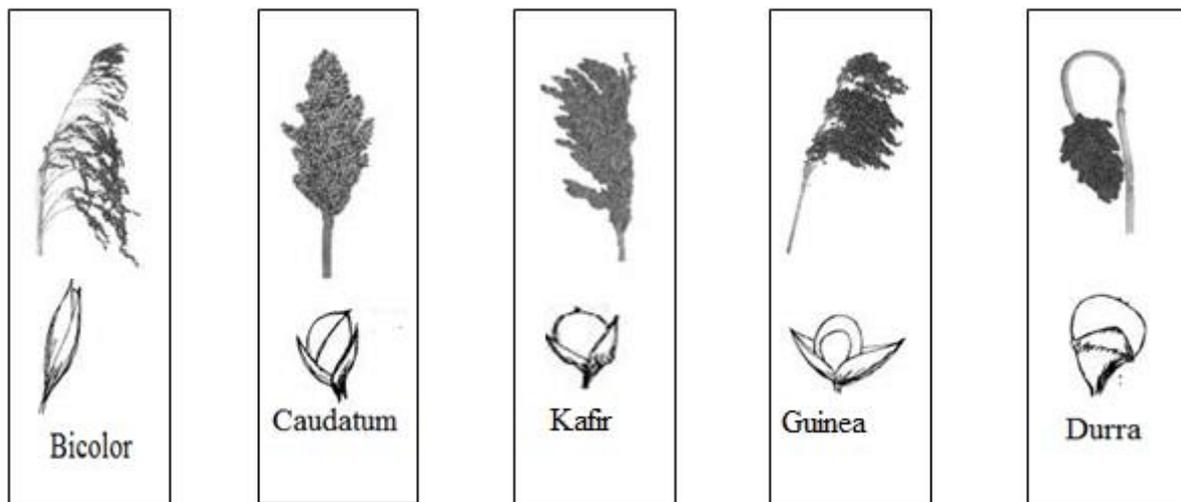


Figure 2 : Formes des panicules et des grains des cinq races principales de sorgho. Dessins d'après Harlan et De Wet (1972), extrait de Clerget (2004).

Le sorgho serait originaire d'Afrique (Vavilov, 1926). Murdock (1960) a suggéré que le sorgho ait été domestiqué par les peuples vivant autour du fleuve Niger. Doggett (1988) pense que le sorgho a été domestiqué il y a plus de 5000 ans, vraisemblablement dans les régions qui correspondent aujourd'hui au Sud du Soudan et à l'Éthiopie. De Wet *et al.* (1970) ont suggéré que le sorgho avait diverses origines. Ils ont étudié des documents archéologiques mais n'ont pas trouvé assez d'informations sur le sorgho. Snowden (1935) présente les origines du sorgho en fonction des variétés rencontrées. Il a énuméré 31 espèces contenant 157 variétés et 571 formes. Au vu de la répartition faite par Snowden des variétés rencontrées dans les pays, l'Inde occupe la première place avec près de 43 variétés de sorgho. Mais il précise que ces variétés sont originaires d'Afrique.

Les travaux récents de Fuller et Stevens (2018) basés sur l'accumulation de données provenant à la fois de l'archéobotanique et de la génétique, fournissent un nouvel aperçu du processus de domestication, de l'évolution raciale et de la diffusion géographique du sorgho. Il semble que la domestication a lieu il y a plus de 3000 ans avant Jésus-Christ dans l'Est du Soudan, près des rivières Atbara et Gash. Ces auteurs proposent en une version révisée du schéma d'Harlan et Stemler (1976) de la diffusion des races de sorgho Figure 3.

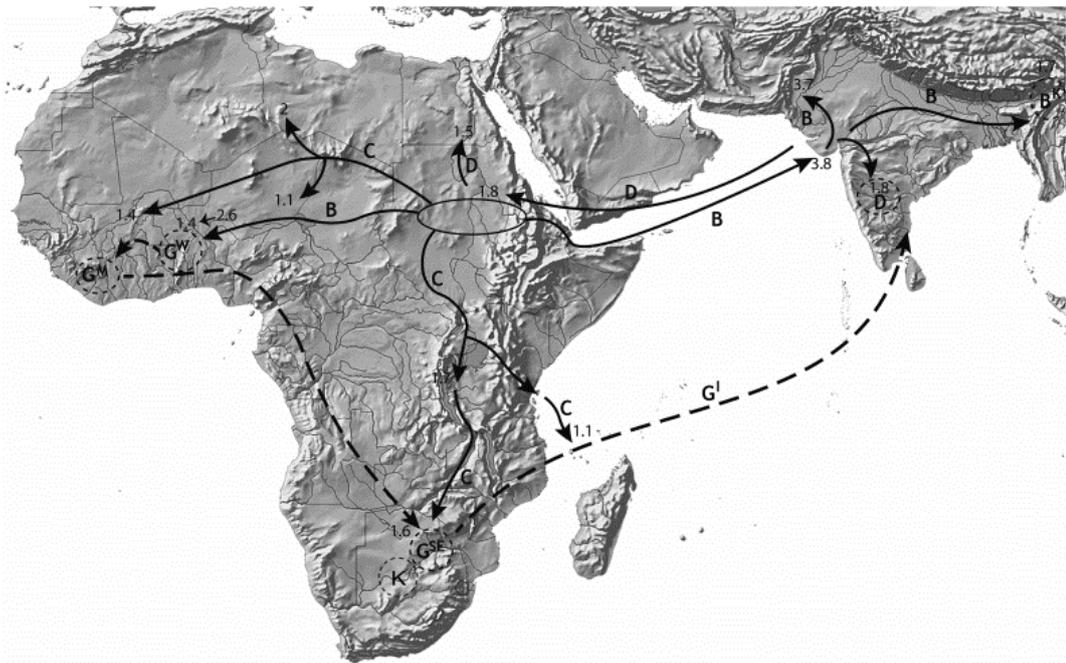


Figure 3 : Diversification et diffusion des espèces domestiquées du sorgho d'après les preuves archéobotaniques et génétique.

(Source : Fuller et Stevens, 2018)

Le cercle en trait plein indique la zone de domestication de la race bicolor et l'évolution ultérieure de la race caudatum. Les cercles en pointillés indiquent la zone probable de l'évolution des autres races ou variétés. Les flèches pleines indiquent les trajectoires déduites de preuves archéobotaniques. Les flèches en pointillés indiquent les trajectoires probables de la diffusion sur les bases génétiques sans support de l'archéobotanique. Les chiffres indiquent l'âge approximatif des années avant l'an 2000 de la période d'arrivée ou de l'événement d'évolution. Les lettres au-dessus des flèches indiquent la trajectoire de diffusion des races ou variétés. B= race bicolor, BK= race bicolor kaoliang (race bicolor de Chine), C= race caudatum, D= race durra, GW= race guinea (groupe ouest africain), GM= race guinea, variété margaritifera (= *S. margaritifera* Stapf.), GSE= race guinea (groupe sud-est africain), GI= race guinea (groupe Indien), K= race kafir (= *S. caffrorum* Snowden).

1.3.1.2. Biologie du sorgho

1.3.1.2.1. Morphologie du sorgho

Le sorgho est une céréale de grande taille présentant un port semblable à celui du maïs, mais possédant un organe fructifère au sommet de la tige (Figure 4).

Il possède un système racinaire puissant, avec la mise en place dès le stade 3 feuilles, de racines adventives au niveau du collet qui peuvent s'enfoncer jusqu'à deux mètres. Cette particularité explique en partie les qualités de rusticité et de résistance à la sécheresse observées chez le sorgho (Chantereau *et al.*, 2013).

L'appareil végétatif du sorgho est constitué d'une tige principale, accompagnée de talles (variant en fonction des variétés et des conditions de culture) issus de bourgeons adventifs situés à la base du brin maître (Chantereau et Nicou, 1991). Le tallage du sorgho de saison sèche est peu fréquent, mais peut avoir lieu dans de bonnes conditions d'alimentations hydriques. Les variétés de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad présentent souvent des tiges sucrées, ce qui augmente leur qualité fourragère. Suivant les variétés et les conditions de culture, la tige du sorgho peut atteindre 0,80 à 5 mètres de hauteur. Son diamètre varie de 1 à 4 cm à la base et diminue progressivement en s'élevant. Généralement verte, la tige peut se colorer en rouge chez certaines variétés (Raimond, 1999).

Les feuilles, dont le nombre peut aller jusqu'à 30, sont constituées d'un faux limbe se terminant en pointe. Elles sont planes, alternes, longuement engainantes sur la tige, plus ou moins longues (30 à 135 cm) et larges (1,5 à 13 cm).

Le pédoncule est l'entrenœud supérieur qui porte l'inflorescence. Il est droit sauf chez les sorghos de la race durra où l'on voit souvent des variétés à pédoncule croisé (Chantereau et Nicou, 1991). C'est le cas de certain sorgho de saison sèche du Nord-Cameroun. L'influence de l'environnement et du génotype permet d'observer parfois des sorghos avec un pédoncule court dégageant mal l'inflorescence de la dernière gaine foliaire. On parle alors de mauvaise exsertion.

L'inflorescence est une panicule constituée d'un axe central, le rachis, d'où partent des branches primaires. Celles-ci produisent des branches secondaires et même tertiaires. La dernière ramification est un racème portant une paire d'épillets, l'un sessile et fertile, l'autre pédicellé et stérile. L'épillet sessile comporte deux "fleurs" mais seule la fleur supérieure est complète, à l'exception des variétés à grain double. Les glumelles des épillets fertiles peuvent porter (ou non) une aristation (Chantereau *et al.*, 2013). L'inflorescence peut être lâche, compacte ou semi-compacte suivant les variétés.

La graine de sorgho est un caryopse composé de trois parties principales: l'enveloppe qui constitue le péricarpe, le tissu de réserve ou albumen et l'embryon (Chantereau et Nicou, 1991). Entre le péricarpe et l'albumen peut se trouver une couche hautement pigmentée, la couche brune encore appelée testa. Sa présence ou son absence constitue une caractéristique variétale. Riche en composés tanniques, elle paraît conférer des qualités de résistance aux moisissures aux graines qui en sont pourvues. Par contre, elle colore les préparations culinaires, leur donne de l'amertume et diminue leur digestibilité. Ces sorghos à couche brune sont peu appréciés par les oiseaux.

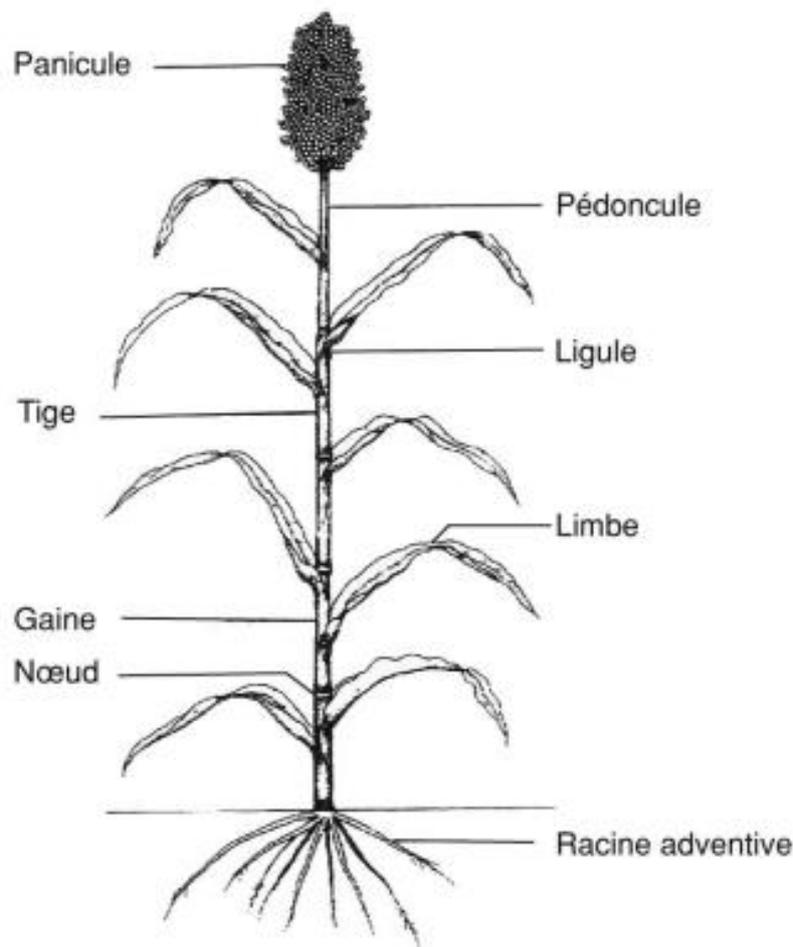


Figure 4 : Schéma d'un plant de sorgho
(Source : Clerget, 2004)

1.3.1.2.2. Développement du sorgho

Les étapes du cycle de développement du sorgho sont classées en trois phases (Chantereau et Nicou, 1991) : La phase végétative, du semis à l'initiation florale ; La phase reproductive, l'initiation florale à la pollinisation ; La phase de maturation, de la pollinisation à la maturité.

- Germination

Semée dans de bonnes conditions c'est-à-dire sur terrain humide et température supérieure à 20°C, la graine de sorgho germe 3 ou 4 jours après le semis en zone tropicale lors de la saison des pluies (Chantereau et Nicou, 1991).

- Développement végétatif

Le rythme d'émission des feuilles est d'une tous les cinq jours environ. Les racines sont capables d'absorber l'eau jusqu'à 1,80 m de profondeur (Chantereau et Nicou, 1991). L'initiation florale se produit généralement lorsque la plante est haute de 50 à 60 cm. L'apparition de l'inflorescence est précédée par un gonflement de la gaine de la dernière feuille. En 6 ou 10 jours de croissance du pédoncule, la panicule se dégage. C'est la phase de montaison. La floraison intervient lorsque la panicule s'est entièrement déployée.

- Floraison

Elle est déclenchée lorsque la durée du jour diminue et devient inférieure à une valeur seuil. La photosensibilité, qui se définit par rapport à une latitude et une saison de culture données, interfère avec les besoins thermiques des plantes. On parle ainsi de réponse thermo-photopériodique. La floraison commence par le sommet de la panicule et descend très régulièrement. Sa durée est en moyenne d'une semaine. Elle est active juste avant le lever du soleil et en début de matinée (Chantereau et Nicou, 1991). L'épillet prêt à fleurir voit ses glumes s'ouvrir. Les stigmates se dégagent en premier puis, un à deux jours plus tard, les anthères apparaissent. Si le temps est sec, leur déhiscence intervient pratiquement en même temps. Ce sont essentiellement les stigmates de la partie supérieure de la panicule, exposés avant que ne commencent les premières libérations de pollen, qui expliquent un certain pourcentage de pollinisation croisée. Le sorgho est considéré comme une plante autogame préférentielle avec en moyenne 5 à 6% de fécondations croisées (Chantereau *et al.*, 2013), mais certaines variétés présentent des taux d'allo-fécondation pouvant atteindre 30% (Barnaud *et al.*, 2008; Ollitrault, 1987). La pollinisation croisée est plus élevée dans le cas des sorghos à panicule lâche que dans celui des sorghos à panicule compacte.

- Remplissage du grain et maturité

Après fécondation, le grain commence son développement. Selon le cycle des variétés et les facteurs climatiques, il faut de 30 à 50 jours environ pour un remplissage complet. Les feuilles supérieures assurent l'accumulation des réserves par leurs activités photosynthétiques. Lorsque

le grain arrive à maturité physiologique, on observe alors l'apparition d'un point noir à sa base, dans la région du hile (Chantereau et Nicou, 1991).

1.3.1.2.3. Exigence écologique

- Température

La croissance physiologique des plantes dépend de trois températures seuils : la température de base (11°C), la température optimale (30°C) et la température maximale (42°C). Quand les températures descendent en dessous de 11 °C ou dépassent 42 °C, la croissance des sorghos s'arrête. Les exigences thermiques chez les sorghos cultivés varient en fonction des variétés et des zones de culture. La graine de sorgho n'est pas dormante. Pour germer, elle demande un sol humide et des températures moyennes journalières supérieures à 11°C (Chantereau *et al.*, 2013). Si les conditions sont bonnes, les semences lèvent en trois ou quatre jours. Le développement floral et la formation des graines se déroulent normalement à des températures de 40 à 42°C avec une humidité relative de 15 à 30% si la plante dispose d'eau dans le sol. Le sorgho est exigeant du point de vue température et sensible au froid humide (House, 1987).

- Photopériodisme

L'influence de la longueur du jour sur l'induction de la floraison fut découverte dans les années 1920 et fut qualifiée de photopériodisme. Le photopériodisme est une réponse à la durée du jour et, à l'alternance de périodes d'éclairement et d'obscurité au cours d'un cycle de 24h (Franquin, 1973). Généralement connu comme une adaptation aux phénomènes saisonniers, le photopériodisme est un facteur écologique qui joue un rôle prépondérant sur plusieurs paramètres biologiques du développement des plantes, dont la reproduction, la floraison ainsi que de nombreuses réactions physiologiques telles que : la croissance des feuilles, la dormance, la formation d'organes de stockage étaient accélérées en fonction de la longueur du jour (Clerget, 2004). Pour le sorgho, ce phénomène permet la synchronisation de la floraison avec la fin de la saison des pluies indépendamment de la date de semis (Hausmann *et al.*, 2012; Vaksman *et al.*, 1996). Certaines des variétés de sorgho et de mil sont dites photopériodiques parce que la durée de leur cycle semis-floraison change avec la date de semis. Par contre chez les variétés non photopériodiques, la durée de ce cycle reste fixe. La plupart, sinon la majorité des variétés de sorgho de décrue cultivés en saison sèche dans le Bassin du Lac Tchad (sorghos repiqués) sont photopériodiques (Barrault *et al.*, 1972).

- Besoin en eau

Le sorgho, plante de type C4, est une des céréales les plus efficaces pour l'utilisation de l'eau et de l'azote du sol pour la production de biomasse. Les besoins hydriques agricoles du sorgho sont inférieurs à ceux du maïs. Ses besoins élevés en eau sont liés à une très grande capacité d'extraction de l'eau du sol et aux caractéristiques morphologiques de ses tiges et feuilles (système racinaire profond et faible taux de transpiration du système aérien). En conditions hydriques très défavorables, le sorgho a la capacité d'interrompre son métabolisme et rester en latence durant une période prolongée (Doggett, 1988). Pour assurer un rendement maximum du sorgho, Chantereau et Nicou (1991) estime qu'il faut que la plante puisse consommer 400 mm d'eau pour un cycle court, 700 mm d'eau pour un cycle long, selon la masse du couvert végétal et les conditions climatiques.

1.3.2. Grands bassins de production et importance du sorgho

1.3.2.1. Bassins de production

Les grands bassins de production du sorgho sont : la zone sahélo-soudanienne de l'Afrique, depuis le Sénégal jusqu'à l'Éthiopie, la partie semi-aride de l'Asie et les régions semi-arides du sud des Grandes Plaines des États-Unis.

En Afrique de l'Ouest et du Centre, la production de sorgho se trouve dans 3 grands bassins : le Nord-Ouest du Nigeria avec une extension jusqu'au Nord du Cameroun, au Sud du Niger et au Sud-Ouest du Tchad, le Burkina Faso et la Sénégalie.

Le sorgho est la 5^e céréale mondiale après le maïs, le riz, le blé et l'orge. Sa production est estimée à environ 59 millions de tonnes (FAO, 2020) pour une superficie d'environ 42 millions ha. L'Afrique a produit 29 millions de tonnes sur une superficie de 29 millions ha. Les rendements sont très faibles en Afrique (~1000 kg/ha) comparés à l'Amérique (~3600 kg/ha), l'Europe (~4500 kg/ha) et l'Asie (~1200 kg/ha). Cela est fortement lié aux contraintes environnementales (faible pluviométrie, maladie, attaque d'oiseau). C'est la troisième céréale la plus importante en Afrique subsaharienne après le maïs et le riz (Faostat, 2020).

1.3.2.2. Importance du sorgho

- Importance alimentaire

En Afrique, le sorgho se consomme sous plusieurs formes : sirop, grain entier, transformé en farine pour la préparation de la bouillie, du couscous, du *tô et* du pain. Le sorgho a une forte teneur en hydrate de carbone. Il est riche en minéraux : fer, calcium et phosphore. Son index glycémique plus faible que le riz en fait un aliment mieux adapté aux régimes des diabétiques,

même si cette céréale est très riche en glucides (65 à 75 %). Il ne contient pas de gluten, ce qui convient à beaucoup de personnes sensibles au gluten.

Le sorgho est aussi consommé sous la forme de boissons alcoolisées traditionnelles connues localement sous le nom de *bilbil* dans l'Extrême-nord (Cameroun), *dolo* au Burkina Faso et Mali, *tchapalo* au Bénin. En Afrique du Sud (*kaffir beer*) et au Nigéria (*pito*), cette bière traditionnelle est produite industriellement. En Europe, aux États-Unis et en Australie, certains brasseurs proposent la bière de sorgho pour satisfaire la demande des consommateurs allergiques au gluten (Chantereau *et al.*, 2013).

Pour l'alimentation animale, le sorgho est cultivé sous forme de grain, de plante entière pour l'ensilage ; il existe des variétés spécifiques de sorgho fourrager (Chantereau *et al.*, 2013).

- Importance économique

En Afrique et en Asie, il est essentiellement cultivé pour l'alimentation humaine. En Afrique subsaharienne, dans les villages la culture est basée sur des variétés locales aux rendements limités (700-1500kg/ha) mais stables (Chantereau *et al.*, 2013). Dans la mesure où le paysan parvient à avoir un surplus de récolte, celle-ci est vendue sur les marchés. La vente de la bière traditionnelle assure aussi des revenus non négligeables aux familles. Pour ce qui est de la nutrition animale, les résidus de récolte fournissent les ressources fourragères. Cela augmente la productivité du bétail affaibli par le manque de pâturages et par conséquent, améliore la situation alimentaire et les revenus des producteurs (meilleure production de lait et de viande, prix attractifs des animaux) (Kebe, 2002).

En Europe et en Amérique la culture du sorgho est réservée à l'alimentation animale et la production de bio-carburant (Yan *et al.*, 2011). Le système de culture dans ces pays est intensif et le recours aux variétés hybrides, aux intrants et à l'irrigation conduit à des rendements dépassant 8t/ha (Chantereau *et al.*, 2013).

1.3.3. Répartition de la pluviométrie dans la bande sahéenne

En Afrique de l'Ouest et du Centre, la culture du sorgho est localisée dans la bande sahéenne. Le sahel est une région de transition entre le Sahara au nord et le domaine soudanien au sud. Cette zone est caractérisée par une longue saison sèche (8 à 9 mois) et une courte saison des pluies (3 à 4 mois). Suivant des critères phytogéographiques (Figure 5), écologiques et agropastoraux, une subdivision souvent adoptée pour le Sahel est la suivante (FAO-CIRAD, 2012): la zone saharienne (< 250 mm), la zone sahéenne (250-500 mm), la zone sahélo-

soudanienne (500-900 mm), la zone soudanienne (900-1200 mm) et la zone guinéenne (>1200 mm).

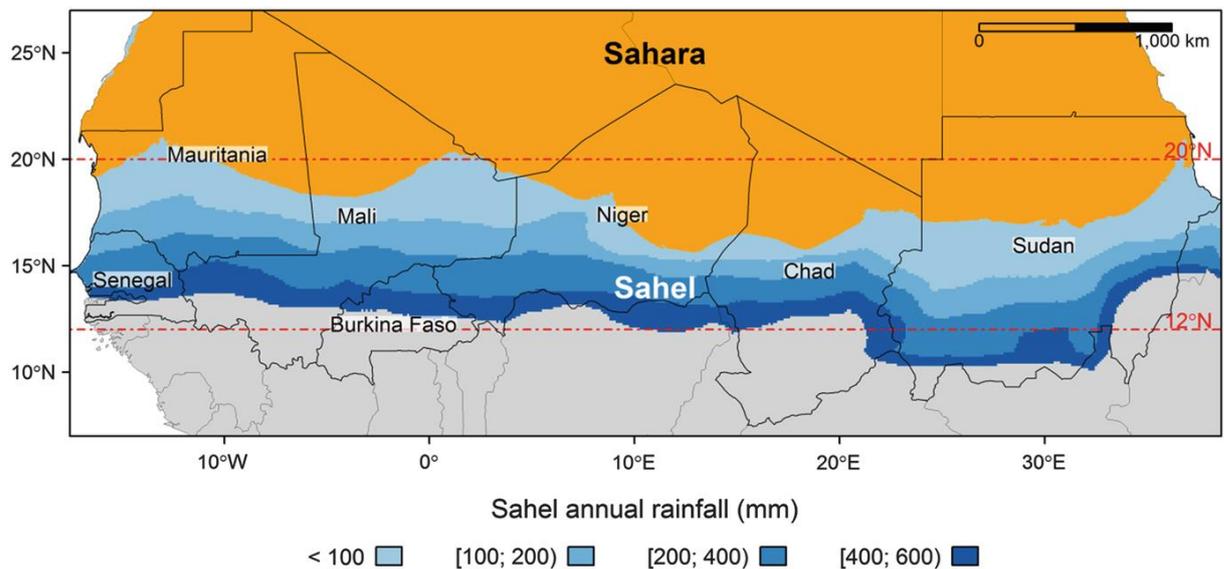


Figure 5 : Précipitations dans la région du Sahel.
Source : Kardjadj, 2019

1.3.4. Diversification saisonnière : sorgho de saison sèche, sorgho pluvial

Le sorgho est généralement cultivé en condition pluviale (sorgho pluvial). Mais dans certaines régions du monde (Afrique, Asie), on rencontre des variétés qui se cultivent en contre saison. Ces variétés de sorgho sont appelés sorgho de décrue ou encore sorgho repiqué. La similarité entre ces différentes appellations réside dans le fait qu'une partie ou la totalité du cycle se déroule en saison sèche. Par contre, la différence se situe au niveau de l'itinéraire technique : semis direct pour le sorgho de décrue et repiquage après une phase de pépinière pour le sorgho repiqué. Sélectionnés depuis des siècles pour être cultivés durant la saison sèche, ils ont des particularités qui les différencient des variétés de sorgho cultivées en saison des pluies. Dans la suite de ce document, ces appellations sont regroupées sous le terme de sorgho de saison sèche.

1.3.4.1. Hypothèses sur l'origine des sorghos de saison sèche

Les systèmes de culture dominants en zone sahéenne sont les systèmes de culture sous pluies, (mai à octobre). Il existe à côté de ces systèmes de cultures pluviales, une agriculture de décrue. Chantereau (2002) décrit trois zones différentes où l'on retrouve les sorghos de saison sèche dans la bande soudano-sahélienne : le bassin du fleuve Sénégal, le delta intérieur du Niger et le Bassin du Lac Tchad (Figure 6).

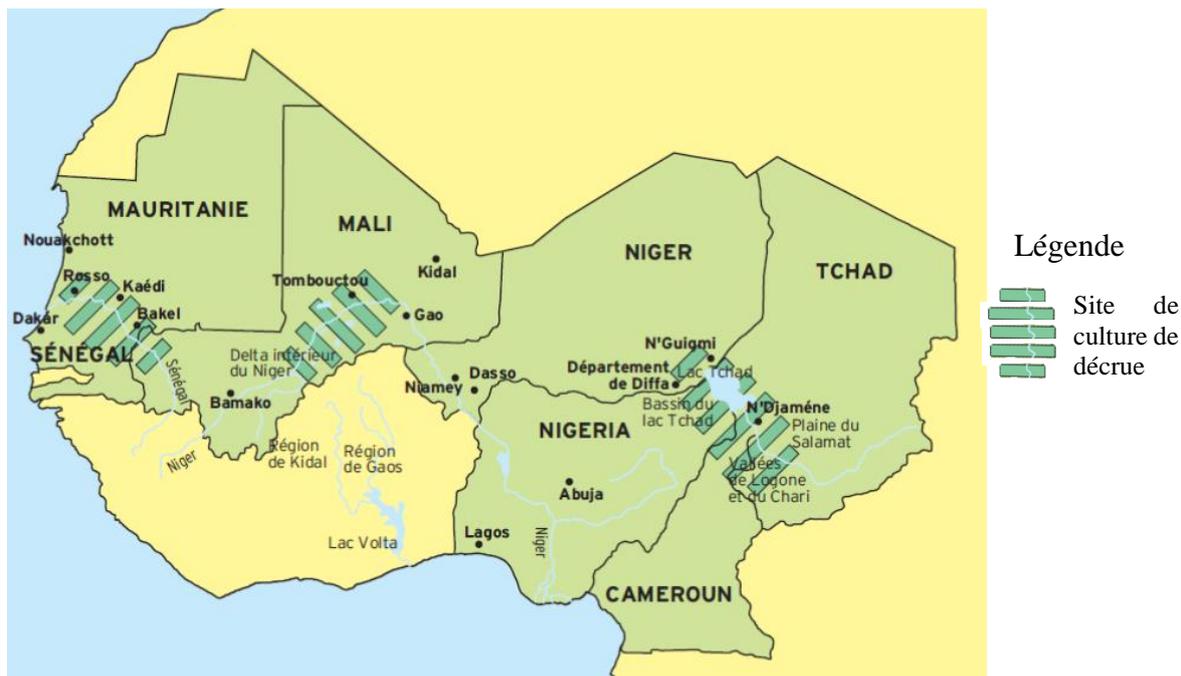


Figure 6 : Zones de culture du sorgho de saison sèche en Afrique de l’Ouest et du Centre.
 Source : Comas *et al.*, 2002.

L’origine du sorgho de saison sèche fait encore l’objet de travaux de recherche. En 1999, Raimond a tenté de retracer l’origine des sorghos de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (sorghos repiqués), en transposant à ces sorghos des hypothèses soutenues par des données sur l’histoire évolutive de la race durra du sorgho dans cette région. Cette race rassemble la grande majorité des variétés de sorgho repiqué recensées dans le bassin tchadien. Elle a cependant nuancé ce résultat en insistant sur le fait que toutes les variétés locales de sorgho repiqué ne sont pas des *Sorghum durra*, et inversement. Elle a examiné différentes informations et hypothèses sur l’origine et la diffusion du *Sorghum durra* et, conclut en ces termes : « L’origine des variétés de sorgho repiqué est sujette à de nombreuses polémiques, tant pour les lieux de leur apparition que pour leur datation. Si l’hypothèse de l’origine indienne des *Sorghum durra* semble à présent écartée, on peut supposer que la découverte de la technique du repiquage au sud du Lac Tchad soit intervenue à partir du X^e ou XI^e siècle. Il n’existe actuellement aucune référence archéologique à proximité des autres foyers anciens supposés que sont la cuvette lacustre du Fitri et la plaine alluviale du Salamat. Partout, l’origine soudanienne des variétés de sorgho repiqué reste très vivace dans les traditions orales. »

Il est aussi reporté par les traditions orales, que l’origine du sorgho repiqué serait issu d’un processus de « dessaisonalisation » (Raimond, 2005). Ce processus aurait donc consisté à sélectionner à partir des variétés de sorgho pluvial, les variétés adaptées à la saison sèche. Les premières études ayant utilisés des approches de génétiques pour tester ces hypothèses sur la

base d'évidence moléculaires ont été effectuées par Soler en 2012. Ces travaux n'excluent pas que les sorghos repiqués Bassin du Lac Tchad soient issus d'un processus de diversification qui implique une diversité génétique plus large que celle des sorghos pluviaux actuellement présents (ou échantillonnés) dans la région, voire une diversité sauvage (Saïdou *et al.*, 2014). Ils suggèrent également que seule une partie des variétés pluviales actuelles partagent une diversité génétique proche sur le plan de la structure des populations avec celle des sorghos repiqués (Saïdou *et al.*, 2014).

1.3.4.2. Caractéristiques des sorghos de saison sèche

Les variétés de sorgho de saison sèche appartiennent en majorité à la race durra (Reddy et Reddy, 2019). Le sorgho de saison sèche a une tige de gros diamètre, un tallage réduit, une panicule dense et massue, un pédoncule souvent crossé, un gros grain avec parfois un albumen vitreux ou farineux avec une couche brune (Chantereau, 2002). Le sorgho de saison sèche fleurit à peu près à la même période que sa date de semis. Son cycle varie entre 90 et 130 jours. C'est une plante photopériodique de jour court. Son cycle est d'autant plus court que sa date de semis est tardive dans l'année (Barrault *et al.*, 1972). Le sorgho de saison sèche a une faible sensibilité aux basses températures nocturnes, ce qui expliquerait leur aptitude à croître et fructifier en pleine saison froide contrairement au sorgho pluvial (Chantereau, 2002).

L'agriculture de décrue est pratiquée dans la boucle du Niger, le long du fleuve Sénégal et dans le bassin tchadien (Figure 6). Suivant les zones de cultures, on distingue 5 systèmes de culture de sorgho de saison sèche (Bruckmann, 2016) avec des itinéraires différents et des périodes de culture spécifiques (Figure 7).

Dans la vallée du Fleuve Sénégal, le sorgho est directement semé (septembre-novembre) au fil de la décrue dans les cuvettes argilo-limoneuses de la plaine inondable (Le Roy, 2005) et récolté entre mars-avril. Dans le Delta intérieur du Niger au Mali, les cultures de décrue se font soit dans la plaine inondable du fleuve, soit dans des mares. Dans les plaines inondables, le sorgho est mis à semer (janvier) puis repiqué (mars) au fur et à mesure de la décrue. Les récoltes s'effectuent entre septembre-octobre. Le sorgho profite ainsi de l'eau résiduelle du sol lors du repiquage, puis traverse la saison sèche durant laquelle il perd ses feuilles, ralentissant ainsi sa croissance. Dès l'arrivée des pluies en juin, son cycle végétatif reprend et se boucle grâce aux remontées capillaires provoquées par le début de la crue (Bretaudeau *et al.*, 2002). Les cultures de sorgho dans les mares se pratiquent sans repiquage lorsque les eaux des mares, remplies par les pluies, se retirent à partir de septembre pour une récolte en janvier-février. Dans le Bassin du Lac Tchad, les sorghos repiqués muskuwaari (en langue Peule) sont dominants. Semés en

pépinière à la fin du mois d'août, les plants sont repiqués entre septembre-octobre après ressuyage. La récolte s'effectue alors entre février-mars. Dans le nord du Lac Tchad, le sorgho de décrue est semé directement au fil du retrait des eaux du lac, à partir de mai jusqu'au mois d'août. Les récoltes se font généralement en janvier (Bruckmann, 2016).

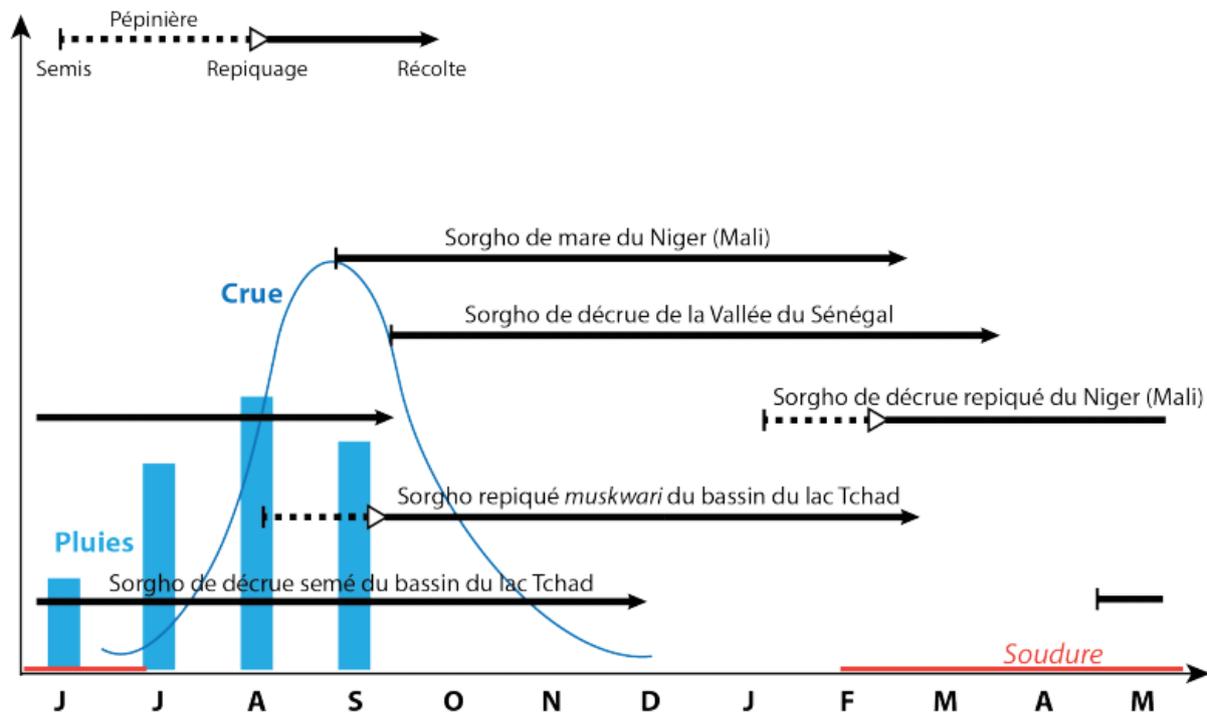


Figure 7 : Calendrier culturel des sorghos de saison sèche en Afrique de l'Ouest et du Centre
Source : (Bruckmann, 2016).

Dans la section suivante, il est présenté en détail le système de culture du sorgho de décrue de la vallée du fleuve Sénégal et du sorgho repiqué du bassin du Lac Tchad qui font l'objet de cette thèse.

1.3.4.3. Système de culture du sorgho repiqué

L'itinéraire technique du sorgho repiqué est pratiqué dans le Bassin du Lac Tchad (Figure 8). Selon le type de sol et le cycle cultural, on rencontre deux types de sorgho de saison sèche appelé en langue fulfulde au Nord Cameroun muskwaari et baburi. Les muskwaari (ou berbéré en arabe au Tchad) sont repiqués sur vertisol à la fin de la saison de pluies et les baburi sont repiqués sur sol hydromorphe avant la fin de la saison des pluies (Barrault *et al.*, 1972).

La pépinière de baburi est préparée en pleine saison des pluies entre le 15 juillet et le 15 août. Le repiquage intervient 3 à 5 semaines après le semis quand les plantes ont une hauteur de 40 à 50 cm et un diamètre à la base d'environ 1cm (Chantereau *et al.*, 2013).

La pépinière de muskwaari est installée à partir de mi-août. En générale elle est mise en place à proximité d'anciennes termitières ou sur des levées de terre à proximité des pistes. Les semis sont faits à la volée. La date du retrait des eaux étant incertaine, les semis sont échelonnés en pépinière pour avoir des plantes bonnes à repiquer sur une longue période. Le repiquage intervient quand les plantes sont au même stade que celui retenu pour le repiquage des baburi.

Avant le repiquage des baburi, on effectue un débroussaillage et un sarclo-binage. Au moment de la transplantation vers fin août, une plante, dont le tiers supérieur du feuillage est coupé manuellement, est installée dans un trou généralement ouvert à la houe. La reprise des pieds bénéficie des dernières pluies de l'hivernage (Barrault *et al.*, 1972). Trois semaines après le repiquage, le terrain est soigneusement sarclé à la houe. Au besoin, un second sarclage est réalisé.

Les parcelles pour la culture du muskwaari, sont nettoyées avant la crue (défrichage, coupe des arbres et des arbustes pour éliminer les éventuels sites de nidification des oiseaux). Des diguettes sont souvent aménagées sur certains parcelles, en suivant les courbes de niveau afin de retarder l'évacuation des eaux et prolonger la période d'inondation (Mathieu *et al.*, 2003b). Dès le retrait des eaux, le couvert végétal qui s'est développé pendant la saison des pluies est fauché et brûlé. Le cultivateur fore un trou de 20 à 25 cm de profondeur en enfonçant dans le sol, par percussion, un gros pieu terminé en pointe et parfois ferré (Chantereau et Nicou, 1991). Deux à trois percussions sont nécessaires. Les plants sont sélectionnés et repiqués au fur et à mesure de la diminution de l'engorgement des sols ou du retrait de l'eau dans les parties inondables. Après habillage du plant (c'est-à-dire qu'on coupe l'extrémité des feuilles et des racines), on introduit dans le trou ainsi créé deux plants de sorgho que l'on enfonce en prenant soin que les racines adhèrent bien au fond du trou. On remplit d'eau celui-ci, ce qui représente un apport compris entre 1500 et 2 500 litres d'eau à l'hectare (Chantereau et Nicou, 1991).

Ils profitent ainsi rapidement de l'humidité du sol grâce au système racinaire déjà développé. Cette technique permet d'optimiser l'utilisation de la réserve en eau accumulée dans le sol en saison des pluies. Un seul sarclage est effectué dans les trois ou quatre semaines qui suivent le repiquage. L'épiaison a lieu courant décembre et la récolte est en général effectuée fin février. Le repiquage, spécifique de la région du Lac Tchad, permet ainsi de gagner le temps passé dans les pépinières (environ 40 jours), sur l'accomplissement du cycle végétatif (Raimond, 1999). Le sorgho repiqué est surtout pratiqué au sud du bassin tchadien (Tchad, Nigeria et Nord-Cameroun). Les différents types de sorghos cultivés dans ces systèmes appartiennent aux races durra et durra-caudatum.

Dans le Nord-Cameroun on rencontre une dizaine de types principaux de muskwaari (Seignobos, 2000) : safraari, majeeri, burguuri, manduwoyri, ajagamaari, soukkatari, abangumari, baaba dajeeri, gelengdengri ... seuls les quatre premiers sont importants.

Au Tchad, les groupes les plus représentés sont (Raimond, 1999): Au sud du lac Tchad : bayéré, adjagma, bourzouglo ; Au Salamat : aouk et chétaye, jiresa ; Am Timan : aouk, chétaye, chiguéra, jiresa, bangalo et farik ; Fitri : tchangala



Figure 8 : Itinéraire technique du sorgho repiqué en Afrique Centrale (Bassin du Lac Tchad).
 a) Préparation du lit de semis de la pépinière, b) Semis à la volée, c) Préparation des plants à repiquer,
 d) Après le retrait des eaux, brulis de la parcelle avant repiquage, e) Trouaison du sol, f1 – f2)
 Repiquage

1.3.4.4.Système de culture du sorgho de décrue dans la vallée du fleuve Sénégal

Le sorgho de décrue, dans la vallée du Sénégal se cultive en début de saison sèche dans des terres exondées, encore gorgées d'eau par leur submersion prolongée en saison des pluies (Le Roy, 2005). La Figure 9 illustre son itinéraire technique. Le sorgho de décrue appelé localement samme, se sème dès le retrait de l'eau, dans des cuvettes de décrue du lit majeur. La submersion adéquate devrait durer 3 à 4 semaines. Pour assurer la floraison avant l'arrivée des vents chauds, le retrait des eaux ne doit pas être trop tardif. Le semis ne se fait jamais en boue, mais doit attendre le ressuyage de la surface, soit une à deux semaines après la décrue. Une croûte superficielle est ainsi formée. La culture se déroule en quatre étapes : le semis, le sarclo-binage, la protection de la culture et la récolte (Le Roy, 2005). Le semis se réalise généralement en novembre. La couche superficielle du sol est arrachée à l'aide d'une grande houe sur 8 à 10 cm. Cela permet d'atteindre la zone humide. Ensuite des trous (10 à 15 cm) y sont percés avec un grand plantoir. Une pincée de graines est jetée dans le trou. Parfois des graines de niébé sont ajoutées dans quelques poquets. La semence est recouverte d'un peu de sable, parfois mélangé à de la cendre (Jamin, 1986). Il n'y a pas de démariage. La plante se développe donc sans pluie, puissant, grâce à son système racinaire profond l'eau emmagasinée dans le sol. La récolte s'étend de fin février à mi-avril. Un grand nombre de variétés ont été identifiées et collectées par l'IRAT et classées en 4 grands groupes d'après la nomenclature paysanne (Jamin, 1986). Ces groupes de variétés sont :

- Samba-souki : caractérisé par une panicule en massue, de gros grains de couleur variable (jaunâtre, brunâtre, ou rougeâtre). Ces variétés sont peu attaquées par les oiseaux.
- Les Sévil ont de petits grains ivoires ou rouges, sans couche brune et sont très attaqués par les oiseaux.
- Les Pourdi ont de gros grains blanc laiteux avec une couche brune.
- Les Diakhnate ou fellah ont de gros grains crème sans couche brune et les panicules sont souvent crossées.



Figure 9 : Itinéraire technique de la culture de décrue en Afrique de l'Ouest (Vallée du fleuve Sénégal).

a) Parcelle inondée, b) Parcelle après retrait des eaux, c) Décapage de la croûte supérieure du sol, d) Trouaison du sol, e) Plantoir, f) Semis, g) Plant 15 jours après semis.

1.3.4.5. Caractéristiques du sorgho pluvial

Les cinq races de sorgho sont représentées chez le sorgho pluvial. En Afrique de l'Ouest et du Centre les races guinea, caudatum, bicolor, durra et les intermédiaires guinea-caudatum, durra-caudatum et guinea-bicolor sont essentiellement majoritaires. Le sorgho pluvial est cultivé dans les régions où la pluviométrie annuelle est monomodale, et comprise entre 400 et 1000 mm. Le sorgho peut être cultivé sur des sols gravillonnaires de plateaux, argilo-limoneux, argilo-sableux de bas-glacis et de bordures de bas-fonds et sablo-limoneux de moyen-glacis (Chantereau *et al.*, 2013). Pour la mise en place de la culture de sorgho pluvial, un nettoyage manuel des parcelles est d'abord effectué en fin de saison sèche. Un grattage manuel à la daba, ou un labour manuel ou par traction animale est ensuite effectué à plat ou en billons pour préparer le lit de semis. Le semis se fait généralement en ligne et en poquet. Les semis sont échelonnés entre début mai et fin juillet selon les zones climatiques. Environ 15 jours après le semis, le démariage et la fertilisation sont réalisés. Plusieurs sarclages manuels ou en traction attelée sont effectués en fonction de l'apparition des adventices. Enfin la récolte manuelle s'effectue dès le mois de septembre (Chantereau *et al.*, 2013).

1.4. Etude sur la diversité du sorgho de saison sèche

1.4.1. Diversité phénotypique

Des expérimentations ont déjà été conduites avec l'un des types saisonniers soit en condition pluviale (Ayana et Bekele, 2000; Mutava *et al.*, 2011), soit en condition de stress (Sabadin *et al.*, 2012) ou en condition de décrue (Badigannavar *et al.*, 2017; Dugje *et al.*, 2008; Kenga et Djorowe, 2008). Une étude exploratoire a été effectuée pour comparer le sorgho de saison sèche et le sorgho pluvial dans les conditions de décrue dans l'Extrême-Nord Cameroun (Ekeke, 2012) et les résultats ont montré une différence significative pour les paramètres date d'épiaison, hauteur de la plante et diamètre de la tige entre les deux types saisonniers. Au vu de la littérature exploitée, aucune autre expérimentation n'a évalué les deux types saisonniers dans un même environnement.

1.4.2. Diversité génétique

La diversité génétique décrit la variabilité des gènes entre ou à l'intérieur des espèces et de leur population. Cette variabilité peut être analysée grâce aux outils de la génétique des populations, qui est l'étude de la distribution et des changements de la fréquence des versions d'un gène

(allèles) dans les populations sous l'influence des forces évolutives (sélection naturelle, dérive génétique, mutations et migration). D'une génération à une autre, une population peut perdre une part de sa diversité allélique si elle est sous l'influence de la dérive génétique (elle est d'autant plus importante que la taille de la population est réduite). La migration et la mutation peuvent réintroduire de la diversité dans la population. Ces forces évolutives sont souvent considérées comme négligeable sur l'évolution de la fréquence des gènes comparés à la sélection naturelle et la dérive génétique. Différentes statistiques permettent de mesurer la diversité et son organisation spatiale par exemple : l'Indice de diversité de Nei (H_e), le nombre d'allèle par locus, les Indices de fixation (F_{st} , F_{is} , F_{it}) qui permettent de quantifier la variabilité présente dans les populations et sa structure génétique. Pour étudier cette diversité en génétique des populations, on fait appel aux marqueurs moléculaires.

La diversité génétique a été évaluée sur des collectes mondiale de sorgho avec des marqueurs moléculaires RFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*) (Deu *et al.*, 2006), SSR (*Simple Sequence Repeats*) (Billot *et al.*, 2013) ou SNP (*Single Nuclear Polymorphism*) (Morris *et al.*, 2013) et les résultats n'ont pas clairement montré une distinction entre le sorgho pluvial et le sorgho de saison sèche. En effet, le choix du matériel d'étude n'était pas basé sur la saisonnalité du sorgho. Néanmoins, Deu *et al.* (2006) et Billot *et al.* (2013) ont montré que certaines accessions de sorgho de saison sèche du bassin du Lac Tchad étaient assignées dans des groupes génétiquement distincts. Très peu de travaux ont évalué la diversité génétique du sorgho de saison sèche (Thudi et Fakrudin, 2011) ou évalué la relation génétique entre le sorgho pluvial et le sorgho de saison sèche. Ganapathy *et al.* (2017) ont trouvé, en Inde, une forte différenciation entre le sorgho pluvial et le sorgho de saison sèche. Leur matériel végétal était composé d'accessions de sorgho cultivé en Inde dont 25 accessions de sorgho pluvial et 19 accessions de sorgho de saison sèche. L'étude de Saïdou *et al.* (2014), basée sur 53 accessions de sorgho pluvial et 20 accessions de sorgho repiqué du bassin du Lac Tchad, a montré sur la base de marqueurs SSRs que les sorghos de saison sèche de cette zone sont génétiquement proches de certains sorghos pluviaux (appartenance au même cluster génétique) mais distinct des autres sorghos pluviaux. Le niveau de diversité génétique entre les deux types saisonniers n'a pas montré cependant de différence significative, sur la base des marqueurs analysés.

Chapitre 2 : MATERIEL ET METHODES

Chapitre 2 : Matériel et méthodes

Les sites étudiés dans l'étude sont le Bassin du Lac Tchad et la Vallée du Fleuve Sénégal. Ces deux sites ont servi à la collecte des accessions étudiées. Cependant, les essais expérimentaux ont été mis en place au Sénégal, avec deux sites expérimentaux (Bambey et Podor).

2.1. Echantillonnage du matériel végétal

Le matériel végétal étudié comprend 153 accessions, répartis dans 65 villages (Figure 10). Ces accessions incluent les accessions cultivées pendant la saison des pluies (sorgho pluvial en abrégé RSS) et les accessions cultivées en décrue (sorgho de saison sèche en abrégé DSS). Les deux types saisonniers ont été collectés dans le Bassin du Lac Tchad (LCB) et la Vallée du Fleuve Sénégal (SRV). Ces échantillons ont été classés en 4 types éco-saisonniers par un croisement des types saisonniers (RSS et DSS) et les bassins d'origine (LCB et SRV) (Tableau I).

Pour rassembler ce panel, des collections de sorgho déjà existantes ont été utilisées. Les accessions de sorgho du Cameroun et du Tchad ont été obtenues de l'Institut de Recherche Agricole pour le Développement (IRAD, Centre de Maroua, Cameroun). Parmi ces accessions, celles de sorgho repiqué (sorgho de saison sèche) ont été collectées au cours du projet Plantadiv (2008-2011) ; les accessions de sorgho pluvial ont été elles collectées au cours du projet C2D-Sorgho (2014-2017). Les accessions du Sénégal et de la Mauritanie ont été obtenues de l'Institut Sénégalais de la Recherche Agricole (ISRA, Sénégal), à partir de son Centre National de Recherches Agronomiques (CNRA) de Bambey. Ces variétés provenaient du laboratoire des ressources génétiques du CIRAD (Montpellier, France). L'essentiel de ces accessions sont issues des variétés locales qui ont été collectées auprès des paysans. Il a été incorporé dans le panel uniquement des accessions dont la quantité de semence pouvait permettre la mise en place de 2 essais agronomiques et dont des informations sur l'origine étaient disponibles.

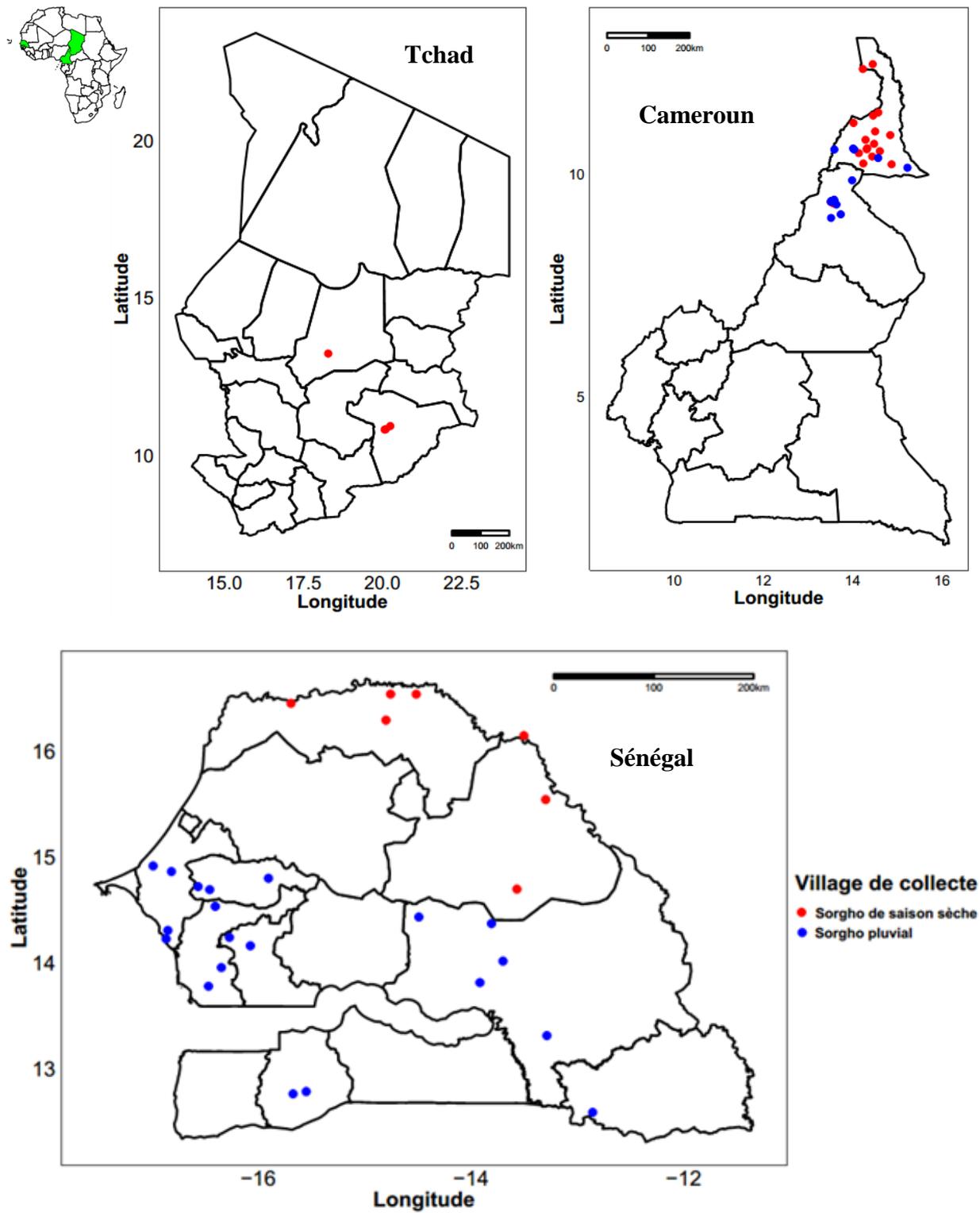


Figure 10 : Zone de collecte des accessions utilisées dans l'étude (Cameroun, Sénégal et Tchad).

Tableau I : Structure d'échantillonnage et effectifs du matériel végétal collecté pour l'étude (panel d'étude complet).

Type saisonnier	Bassin du Lac Tchad (LCB)			Vallée du fleuve Sénégal (SRV)		
	Cameroun	Tchad	Total	Mauritanie	Sénégal	Total
Sorgho pluvial (RSS)	30	0	30	0	31	31
Sorgho de saison sèche (DSS)	57	14	71	3	18	21
Total			101			52

Le nombre d'accessions échantillonné est présenté suivant l'origine éco-géographique (LCB et SRV) et la saisonnalité (RSS et DSS) de l'accession. Le croisement origine éco-géographique x saisonnalité a permis de définir les 4 groupes mentionnés sous le vocable « types éco-saisonniers » dans le texte (LCB_RSS, LCB_DSS, SRV_RSS et SRV_DSS). Ce panel d'étude a été utilisé dans son ensemble pour l'étude agro-morphologique.

Dans le but d'identifier les caractères physiologiques qui contribuent à la divergence adaptative des deux types saisonniers de sorgho, un sous-panel de 100 accessions parmi le panel complet de 153 déjà présenté dans le Tableau I a été caractérisé (Tableau II). Ce sous-panel conserve la représentativité des 4 types éco-saisonniers étudiés. La collecte des données agro-physiologiques étant lourde et destructive, elle a été effectuée uniquement dans l'essai pluvial de Bambey 2016 ; elle correspond aux parcelles ayant au moins 25 poquets levés.

Tableau II : Structure et effectifs du sous-échantillon de matériel végétal utilisé pour l'étude agro-physiologique (sous-panel pour l'étude agro-physiologique)

Type saisonnier	Bassin du Lac Tchad (LCB)			Vallée du fleuve Sénégal (SRV)		
	Cameroun	Tchad	Total	Mauritanie	Sénégal	Total
Sorgho pluvial (RSS)	19	0	19	0	24	24
Sorgho de saison sèche (DSS)	32	11	43	2	12	14
Total			62			38

Le nombre d'accessions échantillonné est présenté suivant l'origine éco-géographique (LCB et SRV) et la saisonnalité (RSS et DSS) de l'accession. Le croisement entre l'origine éco-géographique et la saisonnalité est appelé type éco-saisonnier.

2.2. Dispositif expérimental

Deux essais ont été mis en place suivant le dispositif en bloc augmenté (Federer et Raghavarao, 1975) dans des conditions environnementales différentes (saison pluviale, saison sèche) pour comparer les 4 types éco-saisonniers, représentés chacun par plusieurs accessions comme présenté plus haut. Ce dispositif est adapté dans le cas où l'on dispose d'un grand nombre d'accessions à tester mais avec très peu de semences pour effectuer des répétitions. Les accessions ne sont pas répétées dans le dispositif, mais ce sont plutôt les 4 types éco-saisonniers, objet de comparaison statistiques, qui sont répétées (à travers un nombre d'accessions assignées aléatoirement aux parcelles). Les variétés témoins sont également répétées. Ces derniers sont repartis de manière aléatoire dans tous les blocs. Les témoins ont été utilisés pour ajuster les valeurs moyennes des accessions afin de les rendre comparables et de fournir une estimation de l'erreur expérimentale. Six accessions ont été choisies comme témoins dans les essais dont 3 accessions évoluant en saison pluvial et 3 accessions évoluant en saison sèche. Le dispositif comprenait 11 blocs et 219 parcelles (153 accessions et 6 témoins). L'essai en saison sèche était constitué de 150 accessions et les 6 témoins (insuffisance de semences pour 3 accessions). Le dispositif comprend donc 11 blocs et 216 parcelles.

- L'essai pluvial a été mis en place le 28 juillet 2016 et répliqué le 25 juillet 2017 dans la station expérimentale du CNRA de Bambey (voir plus bas pour détails sur la station).
- L'essai saison sèche a été mis en place en milieu paysan le 9 et le 11 novembre 2016 à Guédé chantier dans le département de Podor dans la vallée du fleuve Sénégal. L'essai était reparti dans deux champs compte tenu de la disponibilité des parcelles chez les paysans, mais avec un contrôle conforme via les blocs. Les 5 premiers blocs étaient donc dans le champ 1 (premier paysan) et les 6 derniers blocs étaient dans le champ 2 (second paysan). Les 2 champs étaient situés à environ 500 m l'un de l'autre. La réplication de l'essai 2017 n'a pas eu lieu dans cette partie parce que le département a reçu un cumul pluviométrique nettement inférieur à la normale et à l'année 2016. Cette situation a fortement impacté la culture de décrue.

En condition pluviale, chaque parcelle unitaire mesurait 3,2 x 3,2 m, l'espace entre les plantes était de 0,8 m. Chaque parcelle était séparée de 1 m et chaque bloc de 2 m (Figure 11). La préparation du sol a consisté en un labour suivi d'un hersage qui a permis d'ameublir le sol pour obtenir un bon lit de semis. Cinq à six graines ont été semées par poquet, avec un démarrage à 2 plants par poquet (15 jours après semis). Les sarclages ont été effectués au besoin. L'essai a été irrigué, en cas de besoin par un système d'irrigation à rampes oscillantes pour permettre aux

plantes de boucler leurs cycles. Un gardiennage a été effectué pour éloigner les oiseaux granivores dès l'apparition des premiers grains sur les panicules jusqu'à la récolte de toutes les accessions. Aucun apport en fertilisant n'a été effectué. Les coordonnées de l'essai expérimental basé sur les positions ligne-colonne (x, y) pour capturer l'hétérogénéité spatiale entre les blocs ont été notées. Pour chaque accession, 25 individus ont été semés parmi lesquels 4 ont été utilisés pour la prise des paramètres agro-physiologiques.

Les analyses descriptives préliminaires ont été effectuées pour définir s'il fallait maintenir le dispositif bloc augmenté pour la seconde année et s'il était possible de diminuer ou pas le nombre de plante sur lesquels était mesuré les paramètres agro-morphologiques. Après l'analyse de variance par le modèle linéaire mixte, il a été conclu que le dispositif pouvait être maintenu pour la seconde année parce que ce dernier réussissait à capter la variabilité des accessions. Pour ce qui est de la diminution du nombre de plante, une simulation des données a été effectuée. A l'issue de la simulation de tous les paramètres agro-morphologiques, il a été constaté que l'écart type devenait stable à partir de 15 plantes pour l'ensemble. En conclusion il n'est plus nécessaire de prendre les mesures sur l'ensemble des 25 plantes, les paramètres seraient donc notés sur 15 plantes par accession pour la réplication de l'essai.

En condition de décrue, chaque parcelle unitaire mesurait 4 x 4 m. L'espace entre les plantes était de 1 m (Figure 11). Chaque parcelle était séparée de 1 m et chaque bloc de 2 m. Après le retrait des eaux, une croûte superficielle se forme à la surface du sol. La couche superficielle a été arrachée à l'aide d'une grande houe sur 8 à 10 cm, permettant d'atteindre la zone humide. Ensuite des trous de 10 à 15 cm ont été percés à l'aide d'un grand plantoir. Cinq (5) graines ont été jetées dans le trou et recouvertes d'un peu de sable. Pour le démariage, l'excédent de plant a été coupé pour ne laisser que deux plants par poquet. L'essai n'a pas été irrigué et aucun fertilisant n'a été apporté.

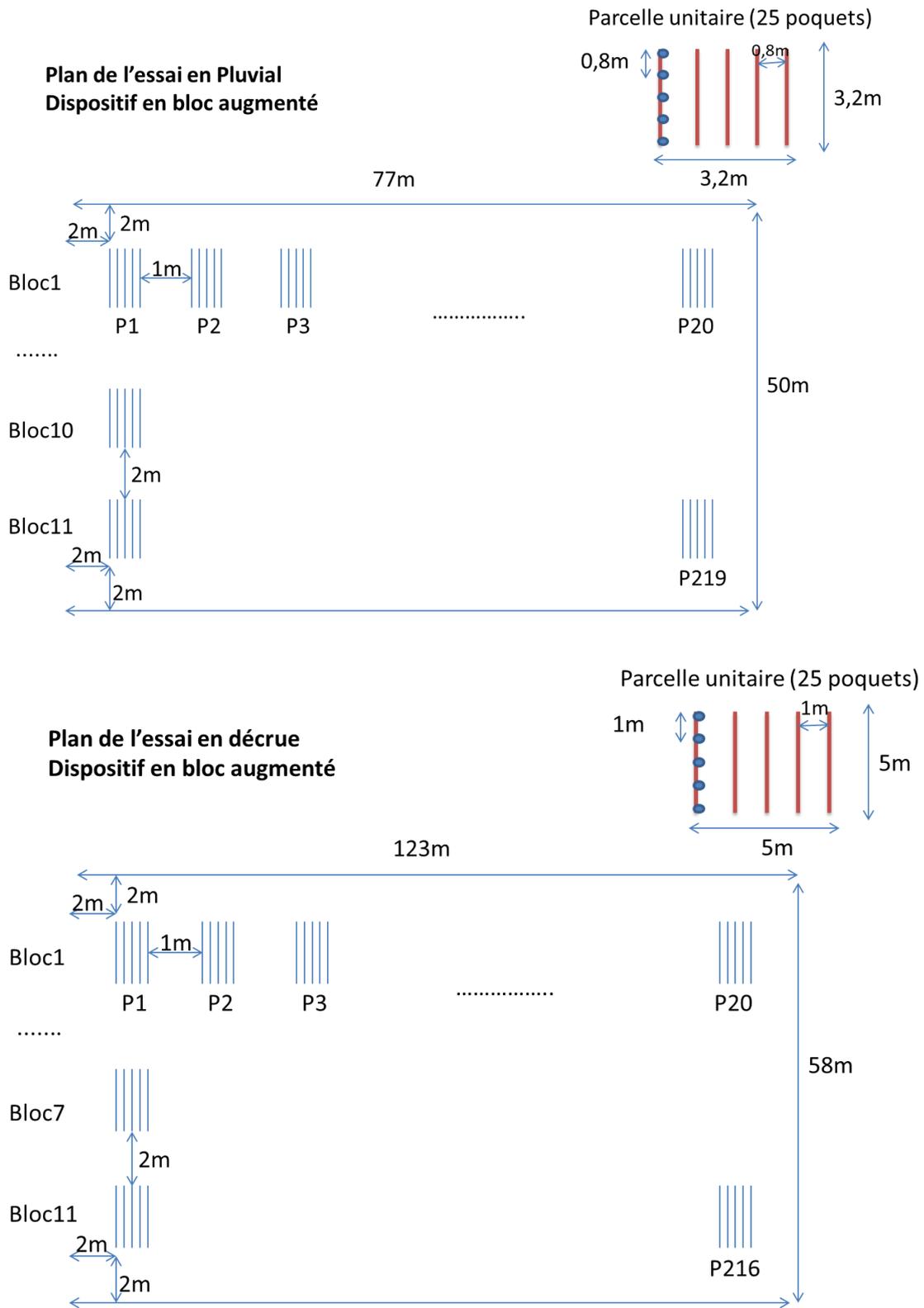


Figure 11 : Plan de l'essai dans les deux conditions environnementales (saison de pluie, saison sèche)

2.3. Sites d'essais

L'essai en condition pluvial a été conduit au Centre National de Recherches Agronomiques de l'ISRA à Bambey (Sénégal) durant la saison des pluies. Bambey est localisé entre 14°42' latitude Nord et 16° 28' longitude Ouest (Figure 12). Le CNRA de Bambey est caractérisé par un climat soudano - sahélien avec une courte saison de pluies allant de (juillet à mi-octobre). La distribution pluviométrique est monomodale et le pic se situe en août. Le cumul pluviométrique était de 363,6 mm en 2016 et 526,7 mm en 2017. Le sol est de type « Dior » très sableux, caractéristique des sols ferrugineux faiblement lessivés, avec un pourcentage d'argile variant entre 7 à 9,3 %, une faible teneur en matière organique comprise entre 0,3 et 0,6 % et un pH oscillant autour de 6,5.

L'essai en condition de décrue a été conduit dans la commune de Guédé Chantier dans le département de Podor (vallée du fleuve Sénégal) en milieu paysan. Il est localisé à 16° 40' 0 latitude Nord et 14° 56' 60 longitude Ouest (Figure 12). Le climat de type sahélien est caractérisé par une longue saison sèche qui dure 9 à 10 mois. A la troisième décennie d'octobre, le cumul pluviométrique était de 209,6 mm en 2016 et 137,8 mm en 2017. Les températures moyennes dans le département de Podor sont variables toute l'année. Le mois de juin est le plus chaud et atteint un pic de plus de 40°C. Par contre, le mois de janvier est le plus froid avec un minimum de 16°C. Ces conditions de températures sont très favorables aux cultures de décrue notamment le sorgho. Les sols « hollaldé » sont essentiellement argileux (50 à 75%) et se composent d'argile, de sable fin et de limon. Ils se caractérisent aussi par un faible taux de salinité et un pH acide.

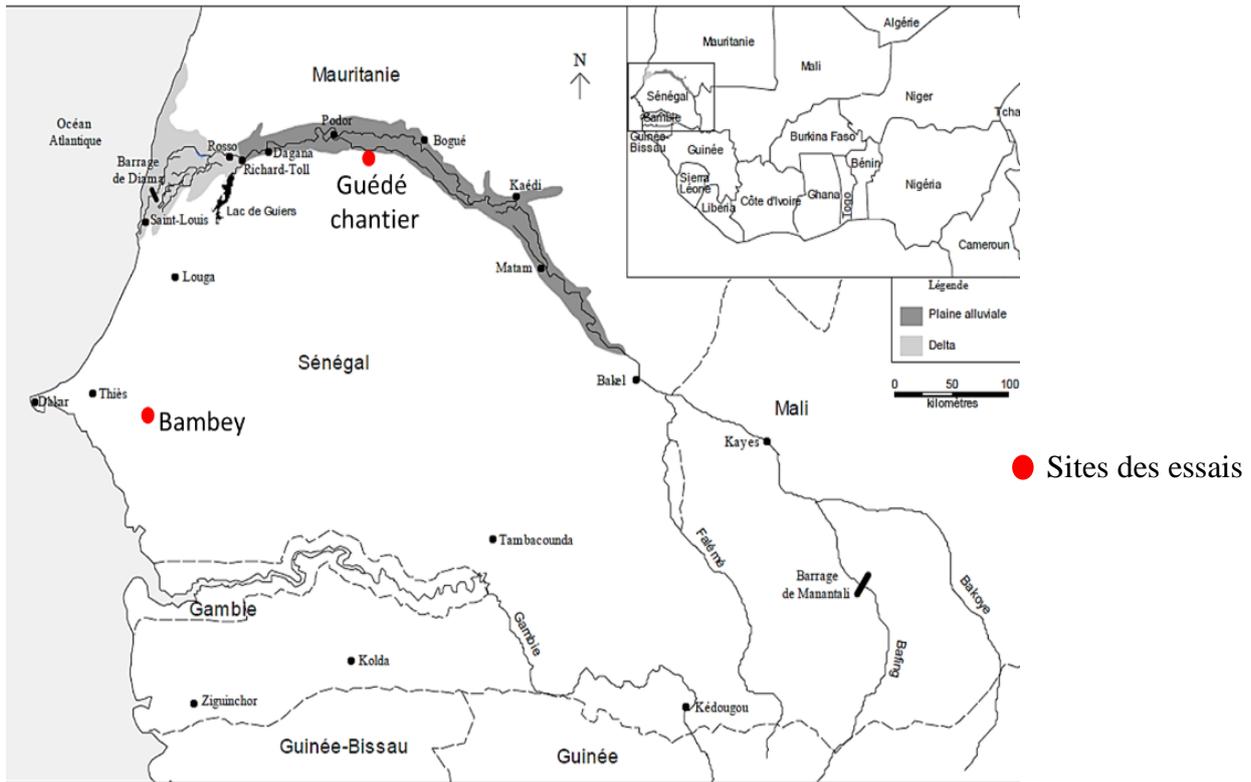


Figure 12 : Sites d’implantations des essais à Bambey et Guédé Chantier au Sénégal.

Les informations journalières des paramètres climatiques (pluviométrie, température, humidité relative), ont été recueillies à partir de la station météorologique de Bambey (Figure 13).

L’essai de décrue a été conduit à Podor (Guédé). La commune de Guédé Chantier ne disposant pas de station météorologique, les informations journalières des paramètres climatiques n’ont pas été recueillies.

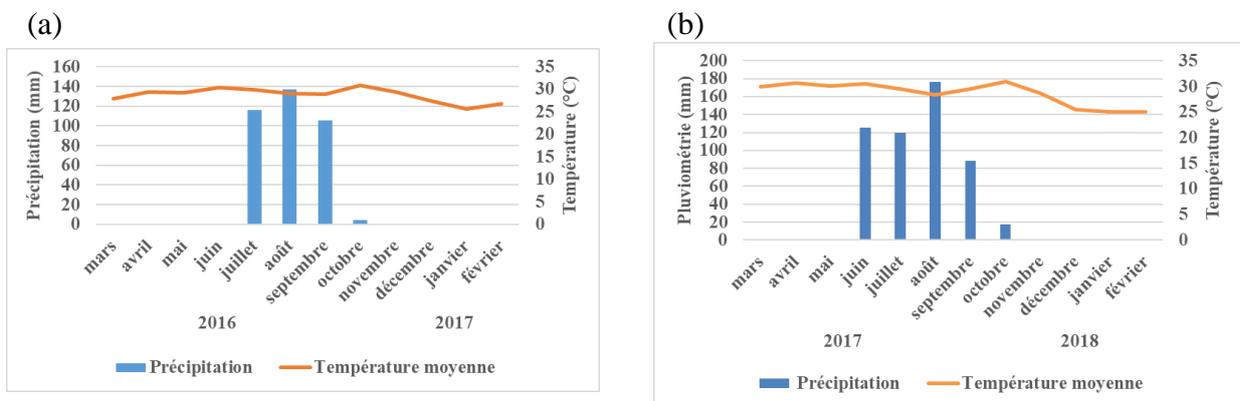


Figure 13 : Diagramme ombrothermique des sites d’essai Bambey 2016 (a) et Bambey 2017 (b)

2.4. Collecte des données agronomiques

Les essais ont été mis en place le 28 juillet 2016 et le 25 juillet 2017 pour la saison pluviale et les 9-11 novembre 2016 pour la saison sèche. Les dernières récoltes ont été effectuées pour l'essai en condition pluviale le 20 janvier 2016 et le 16 février 2018 et pour l'essai en condition de décrue le 06 mars 2017. Les paramètres agro-morphologiques tels que : la date d'épiaison, la hauteur de la plante, l'exsertion, le diamètre de la tige, la circonférence de la panicule, la longueur de la panicule, la longueur de l'entrenœud, la longueur et la largeur des feuilles, le nombre de feuilles vertes à la récolte ont été mesurés sur 153 accessions. Les mesures et les observations ont été faites au stade de remplissage des grains à l'exception de la date d'épiaison.

Les paramètres agro-physiologiques suivants ont été notés sur un sous échantillon de 100 accessions et mesurés sur 4 plantes par accession : le nombre de feuilles total, la biomasse sèche aérienne, le pourcentage de feuilles mortes, la surface foliaire à la maturité, la teneur en chlorophylle à la maturité, le nombre de racines et la biomasse racinaire totale. Les mesures et les observations ont été faites à la maturité. La maturité physiologique est atteinte par le plant lorsqu'apparaît le point noir sur le grain au niveau du hile (House, 1987). Pour la biomasse racinaire, à l'aide d'une tarière manuelle, on a creusé jusqu'à une profondeur de 50 cm. Le sol récupéré a été tamisé et les racines nodales ont été comptés. Après lavage, les racines sont mises à sécher à l'étuve pendant 72 h à 60°C. La teneur en chlorophylle a été mesurée à l'aide du chlorophylle mètre SPAD (Special Product Analysis Division) version SPAD-502 Plus konica minolta (Süß *et al.*, 2015). La surface foliaire a été déterminée suivant la méthode de Stickler *et al.* (1961). La formule est la suivante :

$$\text{surface foliaire} = L \times l \times 0.67$$

Les méthodes utilisées pour la mesure des différents caractères sont listées dans le Tableau III.

Tableau III : Codes, méthodes de mesure, périodes de mesure et unités des caractères mesurés

Caractères	Code*	Méthode de mesures	Période de mesure	unité
Agro-morphologique				
Date d'épiaison	HA	Nombre de jour du semis à l'épiaison	Epiaison	jours
Durée d'épiaison	HT	Différence entre la date de fin épiaison et la date de début d'épiaison	-	jours
Hauteur de la plante	PH	Hauteur mesurée du collet jusqu'au sommet de la panicule	Remplissage	cm
Longueur de l'entrenœud	IL	Longueur du 3 ^{ème} entrenœud à partir du haut de la plante	Remplissage	cm
Diamètre de la tige	SD	Mesure du diamètre du 3 ^{ème} entrenœud en partant du collet	Remplissage	mm
Longueur de la feuille	LL	Longueur de la 3 ^{ème} feuille après la feuille drapeau	Remplissage	cm
Largeur de la feuille	LW	Largeur de la 3 ^{ème} feuille après la feuille drapeau	Remplissage	cm
Nombre de feuilles vertes	LG	Comptage de toutes les feuilles vertes à la récolte	Récolte	-
Exsertion	PE	Mesure de la base de la panicule jusqu'à la dernière feuille ligulé	Remplissage	cm
Circonférence de la panicule	PC	Mesure en position naturelle au niveau de la plus grande largeur	Maturité	cm
Longueur de la panicule	PL	Longueur mesurée de la base au sommet du rachis	Maturité	cm
Agro-physiologique				
Nombre total de feuilles	LN	Nombre de feuille observable à la récolte (incluant les feuilles vertes et mortes)	Récolte	-
Pourcentage de feuilles mortes	DL	Nombre de feuilles mortes à la récolte divisé par le nombre total de feuille observable à la récolte	Récolte	%
Teneur en chlorophylle	CC	Mesurée très tôt le matin sur les feuilles vertes avec le SPAD (trois mesures par feuille)	Maturité	-
Surface foliaire	LA	Surface de toutes les feuilles vertes avant la récolte calculé suivant la formule de Stickler <i>et al.</i> (1961)	Maturité	cm ²
Biomasse sèche aérienne	AB	Les feuilles et la tige de chaque plant sont collectées et séchées à l'étuve à 60°C pendant 72 heures pour obtenir la masse sèche	Récolte	g
Nombre de racines	RN	Comptage du nombre de racine nodale	Récolte	-
Biomasse sèche racinaire	RM	Les racines de chaque plante sont collectées et séchées à l'étuve à 60°C pendant 72 heures pour obtenir la masse sèche	Récolte	g

Rapport Biomasse sèche racinaire /Biomasse sèche aérienne	RM/AB	Calcul du rapport entre la biomasse sèche racinaire et la biomasse sèche aérienne	-	-
Rapport Biomasse sèche racinaire / Surface foliaire	RM/LA	Calcul du rapport entre la biomasse sèche racinaire et la Surface foliaire	-	-

*Les abréviations conservent volontairement le codage utilisé dans les articles internationaux (en anglais) liés à la thèse, pour une question de clarté des liens.

2.5. Analyse moléculaire

Les travaux ont été réalisés avec des accessions de sorgho identifiées par les paysans comme évoluant dans des conditions environnementales différentes, avec des itinéraires techniques différents. Les accessions ont des origines multiples : le sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (Cameroun et Tchad, respectivement 57 et 14 accessions) vient essentiellement des récoltes du projet PlantaDiv (2008-2011) ; il a été multipliée par autofécondation une seule fois à Maroua (Cameroun). Les 30 accessions du matériel pluvial ont été collectées dans le cadre du projet C2D-Sorgho (2014-2017), elles n'ont pas été reproduits après collecte. Les accessions de sorgho pluvial (31 accessions) du Sénégal et de saison sèche (3 accessions (Mauritanie), 18 accessions (Sénégal)) ont été obtenues du CNRA (Centre National de Recherches Agronomiques) de Bambey. Ces accessions ont été envoyées par le CIRAD en 2014 à partir des collections réalisées entre 1950 et 1990 au Sénégal (et en Mauritanie). La période de collecte varie suivant les accessions (des années 50 à 90) et le nombre de multiplication (par autofécondation) n'est donc pas le même pour chaque accession. La presque totalité de ces accessions sont issues de variétés locales qui ont été collectées auprès des paysans.

Vu leurs origines et la biologie de la reproduction du sorgho, toutes les accessions ne sont pas nécessairement fixées (accessions du Bassin du Lac Tchad en particulier), c'est-à-dire qu'il peut y avoir de la variation génétique intra-accession. Malgré le fait que le sorgho soit considérée comme une plante autogame avec seulement 5 à 6% d'allogamie en moyenne (Chantereau *et al.*, 2013), certaines variétés présentent des taux d'allo-fécondation pouvant atteindre 30% (Barnaud *et al.*, 2008; Ollitrault, 1987). Ainsi dans le but de mieux estimer les fréquences alléliques au sein des accessions, un mélange d'ADN de 20 individus de la même accession a été fait avant séquençage (*pool sequencing (pool-seq)*) (Futschik et Schlötterer, 2010). En effet le fait de prendre un seul individu par accession aurait fait perdre une part d'informations sur la diversité génétique de l'accession. Avec cette approche (*pool-seq*), il a été

démontré qu'il est possible d'estimer les fréquences des allèles avec plus de précision que le séquençage individuel (Gautier *et al.*, 2013; Kofler *et al.*, 2011).

➤ Préparation du matériel végétal et extraction d'ADN

Le protocole d'extraction a été effectué suivant Risterucci *et al.* (2000) modifié. L'ADN génomique a été extrait des feuilles des plantes donc l'âge varie de 2 semaines à 3 mois. Les graines ont été mises à germer dans des seaux en plein air. Les échantillons de feuille prélevés ont été mis dans du papier aluminium, puis conservés dans de la glace jusqu'au laboratoire pour éviter que l'ADN ne se dégrade. Les échantillons ont été déposés à l'étuve à 35-40°C pendant 72 heures en laissant les feuilles d'aluminium ouvertes. 30 mg de matériel sec sont pesés, introduits dans des tubes de 2 ml et broyés au vibroboyeur RETSCH pendant 6 à 10 min, à 30 pulsations par seconde.

Le tampon d'extraction pour 1 litre est constitué de : 100 ml 1M Tris-HCl pH 8 (100mM final), 280 ml 5M NaCl (1,4M final), 40 ml EDTA 500mM (20mM final), 20 g MATAB (2% final) (Mixed Alkyltrimethylammonium Bromide réf : M- 7635 SIGMA), 10 g PEG 6000 (Polyéthylenglycol) (1% final), 5 g Sulfite de Na (0,5% final) réf: K21600457 MERCK.

750 µl de tampon Matab chaud (Préchauffé à 65°C) sont introduits dans les échantillons de feuille broyés, passés au vortex pendant 20 secondes et incubés au bain-marie pendant 20 minutes à 65°C. Les échantillons sont passés au vortex tous les 5 minutes pendant ces 20 minutes. Après avoir laissé refroidir à température ambiante pendant 5 minutes, 750 µl de Chloroforme Isoamyl Alcool (CIAA, 24 :1) sont ajoutés. Homogénéiser par retournement 50 fois, le mélange est centrifugé 20 minutes à 13 000 rpm à 20°C. Ensuite 600 µl du surnageant sont prélevés et transférés dans un nouveau tube de 1,5 ml. 600 µl d'isopropanol sont ajoutés à froid (pour précipiter l'ADN), agité légèrement jusqu'à la formation de la pelote d'ADN et placé à -18°C pendant toute la nuit.

Le lendemain, le mélange est centrifugé à 13000 rpm pendant 20 min à 4°C et le surnageant versé. Après ajout de 500 µl d'éthanol 70% et centrifugation à 13000 rpm pendant 20 min à 4°C, le surnageant est versé et les tubes sécher pendant 2 heures à l'air libre. Le culot est repris dans 250 µl de tampon d'élution (TE (Tris-EDTA)) 1X pendant une nuit. L'ADN extrait est conservé à -18°C.

➤ Détermination de la qualité de l'ADN extrait

Cette technique permet, grâce au courant électrique, la migration et la séparation des fragments d'ADN en fonction de leur taille. L'objectif de cette manipulation était de vérifier la qualité de l'ADN extraite.

- Préparation gel d'agarose à 1%

A 0,8 g d'agarose, sont ajoutés 80 ml de tampon TBE 0,5X (Tris, Borate, EDTA). Le mélange est dissous pendant 3 minutes au four micro-onde. Ensuite 2,5 µl de BET (bromure d'éthidium, 0,5 mg/ µl) sont ajoutés au mélange. Le gel est coulé dans une cuve et laissé polymériser pendant 30 minutes avec 2 peignes de 13 dents ou 2 peignes de 26 dents.

- Préparation des échantillons d'ADN

Pour chaque échantillon : 2 µl d'ADN, 2 µl de bleu de charge 6X, 6 µl d'eau distillé

- Mode opératoire

Sur une plaque type PCR, 2 µl d'ADN sont transférés dans les puits. Ensuite, 8 µl du mélange (bleu + eau) sont distribués dans les puits contenant les ADN. Le mélange est centrifugé à 13000 rpm pendant 30 secondes.

Le gel est déposé dans la cuve d'électrophorèse et rempli avec du tampon TBE 0,5X. Successivement sont déposés : 5 µl du marqueur de taille Smart Ladder (MW-1700-10) et 5 µl des échantillons (ADN + Bleu + eau). On laisse migrer pendant 30 minutes.

Le gel est installé sur la table UV et photographié.

➤ Préparation des banques GBS

La méthodologie GBS consiste à digérer, en parallèle, par une ou plusieurs enzymes de restriction des ADN génomiques, de liguer des adaptateurs comprenant des codes-barres, de mélanger l'ensemble de ces fragments, d'amplifier par réaction PCR ce mélange, et d'estimer la qualité de la banque avant son passage sur le séquenceur.

L'ADN extrait a été repris dans 250 µl de TE dans des tubes de 1,5 ml. Pour faciliter les manipulations au robot, 50 µl d'ADN de chaque échantillon ont été transférés sur les plaques 96. Avant le début de la manipulation tous les échantillons d'ADN ont été quantifiés sur gel d'agarose. Un mélange de 2 µl d'ADN et 4 µl de bleu 5x ont été déposés sur le gel d'agarose 1% (250 ml TBE 1x, 2,5 g d'agarose) et fait migrer à 75 volt pendant 1 heure.

- Détermination de la quantité d'ADN extrait : dosage au Hoechst

Le principe de cette méthode est basé sur la propriété que possède la solution fluorescente de Hoechst de se fixer sur l'ADN. La quantité de fluorescence émise par le Hoechst aggloméré est proportionnelle à la quantité d'ADN dosée. La quantification de l'ADN a été réalisée au Fluorimètre pour microplaques « Fluoroskan® Ascent ». 2 µl de chaque solution d'ADN ont été dilués dans 100 µl d'eau milli-Q auquel a été rajouté 100 µl du mix Hoechst préparé avec 6 µl Bis benzène, 3 ml TNE 10x et 12 ml d'eau. Les concentrations d'ADN ont été déduites de la courbe étalon construite à partir des valeurs de fluorescence obtenues.

- Test de digestion

Le test de digestion a été effectué pour vérifier la pureté de l'ADN. Sept échantillons ont été choisis au hasard. La digestion a été réalisée selon le protocole suivant : Pour une réaction, 100 ng (2 µl) d'ADN, 2 µl de tampon 3.1, 1 µl d'enzyme de restriction MstI, 1 µl d'enzyme de restriction PstI, 0,2 µl de BSA (Bovine Serum Albumin), de l'eau milli-Q et laisser incuber 2 heures à 37°C. Enfin déposer sur gel d'agarose pour vérification.

- Mélange et normalisation des ADN

Chaque accession comprend 13 à 20 échantillons d'ADN extraits sur des plantes individuelles. Pour un volume final de 300 µl avec une concentration d'ADN de 20 ng/µl par accession, différents volumes d'échantillons d'ADN ont été prélevés et complétés avec de l'eau pour constituer les bulks (mélange). Toutefois, le *pool-seq* a également pour conséquence de perdre des informations sur les génotypes individuels et la structure des haplotypes. En outre, il reste très difficile de distinguer les variants à faible fréquence des erreurs de séquençage, ce qui complique encore l'inférence en génétique des populations (Lynch *et al.*, 2014) et ne permet pas de calculer les estimateurs génétiques classiques de la population sans ajustements statistiques (Futschik et Schlötterer, 2010; Kapun *et al.*, 2020; Kofler *et al.*, 2011). Il est important de noter que ces approches ne permettent pas de mesurer la variation du génotype dans les populations naturelles, qui est la proportion d'individus hétérozygotes au sein d'une population ou la proportion de sites hétérozygotes au sein d'un seul individu diploïde (Haudry *et al.*, 2020).

- Digestion enzymatique

Après le bulk, à 5 µl (20ng/µl) de solution d'ADN, est ajouté 15 µl de mix de digestion préparé dans la glace avec 0,2 µl BSA, 2 µl tampon 3.1, 1 µl ApeKI, 0,5 µl MseI, 11,3 µl d'eau pour un volume final de 20 µl. Après avoir centrifugé, les échantillons ont été incubés pendant 4 heures à 37°C et 75°C (soit 2h à 75°C pour l'enzyme ApeKI et 2h à 37°C pour l'enzyme MseI). Après

incubation la plaque a été conservée à -20°C. Quelques échantillons ont été vérifiés au TapeStation (1 µl d'ADN (digérée et non digérée), 1 µl ladder, 10 µl tampon) pour voir si l'ADN génomique a été totalement digéré.

- Ligation des adaptateurs

Le mix de ligation a été préparé en fonction du nombre de réaction. A 8 µl d'ADN, a été ajouté 22 µl de mix préparé avec 1,6µl T4 DNA Ligase, 5 µl de Tampon buffer T4 ligase 10x, 15,4 µl d'eau et 8 µl d'adaptateurs (les adaptateurs sont mis séparément après le mélange ADN et mix de ligation). Les échantillons ont été incubés pendant 1h à 22°C. Les échantillons ont ensuite été conservés à -20°C.

- Mélange et purification des ADN

A l'aide du robot Biomek 3000, 5 µl de chaque réaction a été prélevé et transféré dans un tube de 1,5 ml pour 48 échantillons. Pour 2 plaques de 96 puits, 4 tubes ont été utilisés. La deuxième plaque n'étant pas pleine (63 sur 96), les deux tubes de cette plaque ont été mélangés pour en garder qu'une seule. Le mélange a été purifié à l'aide du kit Wizard® PCR Preps DNA Purification System (Promega) selon les instructions du fabricant. L'ADN purifié a été repris dans 50 µl d'eau Merk.

- Amplification PCR

L'amplification permet d'obtenir un très grand nombre de copies d'une séquence d'ADN et elle a été réalisée selon le protocole suivant : pour une réaction, 5 µl d'ADN purifié, 25 µl de 2x Taq Master mix, 1 µl +1 µl de primer A et B et 18 µl d'eau pour un volume final de 50 µl. La plaque a été incubée à 65°C pendant 1h et conservée à -20°C après la PCR. Le programme PCR était le suivant : a) 5 minutes à 72°C ; b) 30 seconds à 98°C ; c) 18 cycles de : 10 seconds à 98°C, 30 seconds à 65°C et 30 seconds à 72°C ; d) 5 minutes à 72°C et maintenir à 4°C. Les amplicons ont été mélangés et purifiés une seconde fois avec le kit Wizard® PCR Preps DNA Purification System (Promega) selon les instructions du fabricant.

Ensuite la validation de la banque a été effectuée en utilisant un système d'électrophorèse automatisé TapeStation D5000. Il faut obtenir une banque comprenant des fragments compris entre 150 et 300 paires de base (pb), avec l'absence d'un pic à 80 pb correspondant au dimère de primers.

- Séquençage

Les banques ainsi constituées ont été envoyées pour séquençage sur le système Illumina HiSeq 3000 à la plateforme Génome et Transcriptome de GenoToul (Toulouse, France).

2.6. Analyse statistiques

2.6.1. Analyse des données agro-morphologiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R version 3.5.1 (R Core Team, 2018). Afin de comprendre le comportement des types éco-saisonnier dans chaque condition environnementale, les essais conduits sur les deux années ont été analysés séparément. Ensuite pour comparer le comportement des types éco-saisonniers en fonction des différentes conditions environnementales, les données ont été combinées pour chaque variable.

Ajustement des valeurs moyennes. Les témoins ont permis d'estimer le facteur bloc. Cette estimation ajuste la valeur simple de chaque accessions (non-répétée) par rapport à sa position dans l'essai, c'est-à-dire que la valeur mesurée est ajustée selon le bloc dans lequel l'accession se trouve. Une analyse de variance a été faite pour chaque variable en prenant en compte : l'effet bloc, le témoin, et l'accession. Cette analyse a permis d'identifier les variables pour lesquelles il y a l'effet bloc. Pour ces variables dont les effets bloc sont significatifs, ce sont les moyennes ajustées qui ont été utilisées dans la suite de l'analyse.

Les statistiques descriptives (moyenne, médiane, minimum, maximum, variance et écart-type) ont été effectuées pour l'ensemble des caractères mesurés. Les données ont également été représentées sous forme de graphique pour voir la distribution des caractères par rapport au type éco-saisonnier (histogramme).

Une analyse de variance (ANOVA) a été effectuée au niveau de chaque essai dans un premier temps (analyse indépendante essai par essai). Dans ce modèle la région (Bassin du Lac Tchad, Fleuve Sénégal) et la saison (pluvial, décrue) ont été ajustés comme des effets fixes. Le modèle d'analyse est le suivant :

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_{ij} + \varepsilon_{ijkz} \quad (\text{Modèle 1})$$

Où Y_{ijk} est le $k^{\text{ième}}$ valeur phénotypique pour le $i^{\text{ième}}$ facteur A (type saisonnier, avec l'effet fixe α_i) et le $j^{\text{ième}}$ facteur B (région d'origine, avec l'effet fixe β_j) ; μ est la moyenne générale; γ_{ij} est l'effet de l'interaction entre le niveau A et le niveau B (type éco-saisonnier) et ε_{ijk} est la résiduelle. A noter que l'accession n'est pas le facteur d'intérêt de l'étude et n'a donc pas été ajoutée comme facteur. La variation entre accessions au sein d'un même type éco-saisonnier est absorbé dans la résiduelle du modèle.

Dans un second temps, l'analyse de variance a été effectuée avec les données de l'ensemble des essais afin d'évaluer l'effet des différents facteurs sur l'expression des variables en considérant

le type éco-saisonnier comme fixe et l'effet environnement (Bambey, Podor) comme aléatoire. Le modèle d'analyse est le suivant :

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha_i * \beta_j + \alpha_i * \gamma_l + \varepsilon_{ijkl} \text{ (Modèle 2)}$$

Avec :

μ moyenne générale de l'essai, α_i effet type éco-saisonnier i, β_j effet environnement j, $\alpha_i * \beta_j$ interaction type éco-saisonnier i et environnement j, $\alpha_i * \gamma_l$ interaction type éco-saisonnier i et accessions l, ε_{ijkl} résiduelle.

Lorsque l'analyse de variance montre un effet significatif pour le facteur étudié (traitement), elle a été complétée par le test de Tukey (TukeyHSD (HSD : *Honestly Significant Difference*)). Ce dernier test permet de comparer deux à deux les modalités de chaque facteur.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur les 11 variables quantitatives avec l'ensemble des 153 accessions en projetant comme variables supplémentaires les 4 variables qualitatives (type éco-saisonnier, région, la saison et la race). Cette analyse permet de ressortir les corrélations entre les caractères et aussi d'analyser la structure des données.

Inférence de la structure phénotypique. L'analyse discriminante en composantes principales ou DAPC en anglais (*Discriminant Analysis of Principal Component*) de Jombart *et al.* (2010); a été utilisée premièrement pour inférer le nombre optimal de groupe (K), et dans un second temps pour assigner les accessions suivant le nombre de groupes sélectionnés. DAPC a été choisie parce qu'il permet de prendre en compte plusieurs approches statistiques (k-means et méthode multivariée discriminante) pour inférer les groupes. Dans cette approche statistique multivariée, la variance de l'échantillon est divisée en deux composantes (intra-groupe et inter-groupe), afin de maximiser la discrimination entre les groupes. Dans DAPC, les données sont d'abord transformées au moyen d'une analyse en composantes principales (ACP), puis les groupes sont identifiés au moyen d'une analyse discriminante (AD). Pour ce faire, plusieurs critères sont utilisés parmi lesquels BIC et DiffNgroup.

BIC (*bayesian information criterion*) est un critère qui permet d'estimer l'ajustement d'un modèle. Cette statistique de qualité d'ajustement tient compte du nombre de paramètres ainsi que du nombre des données, pénalisant le sur-paramétrage des modèles en utilisant le principe du maximum de vraisemblance. La vraisemblance mesure une adéquation entre la distribution observée sur un échantillon aléatoire et une loi de probabilité supposée décrire une réalité sur la population dont l'échantillon est issu. Le K optimal correspond au BIC le plus bas. Dans la

pratique, le meilleur BIC est souvent indiqué par un coude dans la courbe des valeurs BIC en fonction de K.

L'option DiffNgroup permet d'identifier les changements brusques dans l'ajustement des modèles avec un nombre variable de groupes (mesure basée sur le BIC). Le K retenu dans ce cas est celui qui précède le groupe où une forte différence de BIC est notée.

Les moyennes ajustées des 11 caractères sur l'ensemble des accessions de Bambey 2016 (n=150), Podor 2016 (n=135) et Bambey 2017 (n=153) (après avoir enlevé les accessions qui comportaient des données manquantes) ont été utilisées pour cette analyse. Il a été évalué l'effet de la taille de l'échantillon et l'effet de la variabilité des runs sur l'inférence du nombre optimal de groupe pour les deux critères proposés par Jombart *et al.* (2010) (BIC et DiffNgroup). La procédure a été définie comme suit : i) échantillonner au hasard un sous-ensemble d'accessions de taille n sans remplacement (n variait de 40 à 135 (Podor 2016), 150 (Bambey 2016), 153 (Bambey 2017)) ; ii) pour le sous-ensemble échantillonné, exécuter une fonction *find.group()* et choisir la meilleure valeur de K (K variant de 1 à 10) en utilisant indépendamment BIC et diffNgroup ; iii) répéter l'analyse 100 fois pour chaque valeur de n ; iv) calculer la fréquence du choix des valeurs possibles de K sur les 100 runs pour chaque taille d'échantillon, respectivement pour BIC et diffNgroup. Par la suite, DAPC a été exécutée avec la valeur de K optimale pour le groupe final et assigner les accessions dans les groupes.

Le nombre de composants principaux retenus dans l'analyse a été déterminé avec l'approche de cross-validation, avec 1000 répétitions. Cette optimisation a été testée en faisant varier le nombre de K de 2 à 10. Le nombre de composants principaux a été fixé à 5, 6 et 4 pour les données des essais de Bambey 2016, Podor 2016 et Bambey 2017 respectivement après une analyse exploratoire, ce qui représente environ 94,95 %, 91,77% et 90,97% de la variance phénotypique totale.

Mesure de la plasticité des types éco-saisonniers. A l'exception de quelques manquants, les mêmes accessions ont été évalué dans deux conditions environnementales. L'indice de distance relative de plasticité (RDPI ; *relative distance plasticity index*) a été calculé suivant la formule de Valladares *et al.*,(2006).

$$RDPI = \sum \left(\frac{|x_{jpluvial} - x_{jdécrué}|}{x_{jpluvial} + x_{jdécrué}} \right) / n$$

Où j est l'accession, *pluvial* et *décrué* sont les traitements (environnements d'évaluation), $x_{jpluvial}$ réfère à la valeur du caractère de l'accession j en condition pluvial (Bambey 2016) et $x_{jdécrué}$ réfère à la valeur du caractère de la même accession j en condition de décrué. La plasticité

entre les traitements est calculée pour n paires d'individus du même génotype j . Les résultats de RDPI ont été soumis à une ANOVA pour comparer la plasticité moyenne entre les types éco-saisonniers, suivi d'un test de TukeyHSD.

2.6.2. Analyse des données agro-physiologiques

Sept caractères agro-physiologiques ont été utilisés pour l'analyse à savoir : le nombre total des feuilles, le pourcentage de feuilles mortes, la teneur en chlorophylle, la surface foliaire, le nombre de racine, la biomasse sèche racinaire et la biomasse sèche aérienne.

Extraction de BLUP. Les données collectées ont été analysées indépendamment pour chaque caractère suivant le modèle linéaire mixte, en tenant compte de la structure spatiale du modèle pour estimer l'effet accession, tout en contrôlant l'hétérogénéité de la parcelle (Modèle 3).

$$Y = \mu + S_{\alpha} + X_{\beta} + \varepsilon \text{ (Modèle 3)}$$

Où : Y est le vecteur du phénotype ; μ est un effet fixe constant (intercept du modèle); α est le vecteur des effets aléatoires de la position spatiale de chaque individu; β est le vecteur des effets aléatoires du génotype (accession) ; ε est le vecteur des effets résiduels. S est la matrice bidimensionnelle comportant les coordonnées spatiales (ligne, colonne) de chaque individu dans le champ expérimental ; X est la matrice d'occurrence des génotypes.

Le terme α a été ajusté en utilisant cinq modèles alternatifs de covariance spatiale à savoir : le modèle gaussien, exponentiel, linéaire, quadratique et sphérique. Le modèle choisi sur la base du critère d'information d'Akaike AIC (Crawley, 2007), a ensuite été utilisé pour estimer le phénotype ajusté de chaque génotype (accession), sur la base de la formule dérivée du modèle 3. Les meilleurs prédicteurs linéaires non biaisés (BLUP) ont été extraits du modèle ajusté comme :

$$Y' = \mu + X_{\beta}$$

Y' correspond dans la terminologie statistique au meilleur prédicteur sans biais du phénotype, ou *BLUP* (en anglais *best linear unbiased predictor* (Henderson, 1975)).

Analyse exploratoire de la structure. L'analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur l'ensemble des 100 accessions et des 7 caractères (en plus des valeurs du rapport biomasse sèche racinaire/surface foliaire et biomasse sèche racinaire/biomasse sèche aérienne).

Inférence de la structure. Les 9 paramètres sur l'ensemble des accessions (n=99, après avoir enlevé l'accession CM134 qui comportait des données manquantes) ont été utilisés pour l'analyse discriminante en composantes principales (DAPC). La même procédure comme dans la section analyse des données agro-morphologiques a été suivie.

Le nombre de composants principaux retenus dans l'analyse a été déterminé avec l'approche de cross-validation, avec 1000 répétitions. Cette optimisation a été testée en faisant varier le nombre de K de 2 à 10. Le nombre de composants principaux a été fixé à 5 après une analyse exploratoire, ce qui représente environ 90 % de la variance totale.

L'analyse de variance (ANOVA). L'analyse de variance a été effectuée pour chaque caractère suivant ce modèle : $Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_{ij} + \varepsilon_{ijk}$

Où Y_{ijk} est la $k^{\text{ième}}$ valeur agro-physiologique pour le $i^{\text{ième}}$ facteur A (type saisonnier, avec l'effet fixe α_i) et le $j^{\text{ième}}$ facteur B (région d'origine, avec l'effet fixe β_j) ; μ est la moyenne générale ; γ_{ij} est l'effet de l'interaction entre le niveau A et le niveau B (type éco-saisonnier) et ε_{ijk} est la résiduelle.

Comparaison des moyennes. Le test de Tukey a été effectué pour déterminer les moyennes qui sont significativement différentes des autres après l'analyse de variance ($P < 0.05$).

2.6.3. Analyses statistique des données moléculaires

- Traitement des données

Les données de séquençage ont été reçues en format Fastq, qui est un format de stockage des séquences nucléotidiques avec des scores de qualité. Dans les premières étapes, les données ont été démultiplexées avec le logiciel GBSX v1.3 (Herten *et al.*, 2015). Les adaptateurs ont été retirés avec le logiciel Cutadapt v1.8.1. Le programme snakemake v3.13.3 est un fichier qui contient des scripts à exécuter (dans un environnement Linux) pour chaque étape (de l'alignement à l'appel SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*)). Le snakemake utilise plusieurs outils à savoir : Samtools v1.3 (pour l'indexation), Picart v2.7.0 (pour le tri des reads), BWA (*Burrows-Wheeler Aligner*) v0.7.15 (pour l'alignement) et GATK (*Genome Analysis Toolkit*) v3.7-0 (pour l'appel SNP). Les séquences de lecture ou *reads* ont été alignées sur le génome de référence (génome déjà séquencé) du sorgho version v3.0 (<https://phytozome.jgi.doe.gov>).

Le vcf (*variant calling format*) obtenu a été filtré avec l'outil vcftools v0.1.14. Les filtres ont été appliqués sur la fréquence de l'allèle mineur (maf 3/159=0.018), le nombre d'allèle, insertion délétion (indels) et le pourcentage de données présentes (max-missing=0,3).

- Analyse de la diversité génétique

L'approche *pool-seq* ne permet pas d'avoir l'information sur les individus hétérozygotes. Certains paramètres comme l'hétérozygotie, l'indice de différenciation, le déséquilibre de liaison ne peuvent donc pas être estimés.

Mesure de la diversité génomique. La diversité génomique de chaque population a été estimée en évaluant le nombre d'allèles totales, le nombre d'allèles privés et la richesse allélique. Ces paramètres ont été estimés avec les modules poppr (pour le nombre d'allèle privés) et hierfstat (pour le nombre total d'allèles et la richesse allélique) de l'outil statistique R.

Structuration génomique. L'analyse en composantes principales et le modèle bayésien ont été utilisés pour étudier le modèle de structure de la population. Le regroupement basé sur le modèle bayésien dans ADMIXTURE v1.23 (Alexander *et al.*, 2009) a été utilisé pour estimer les ascendances individuelles (*individual ancestries*). Cet outil est une implémentation rapide d'un algorithme similaire à STRUCTURE (Pritchard *et al.*, 2000) qui convient aux grands ensembles de données. ADMIXTURE a été exécuté pour chaque K de K=1 à K=10 avec les paramètres suivants : --cv 50, -B1000, -c 15, -C 10-6. Le format d'entrée requis par ADMIXTURE a été converti en utilisant PLINK 1.90 (Purcell *et al.*, 2007). Le résultat d'ADMIXTURE a été reproduit graphiquement à l'aide d'un script R. L'ACP a été réalisée avec l'outil statistique R.

Chapitre 3: RESULTATS ET DISCUSSION

Chapitre 3 : Résultats et discussion

3.1.Résultats

3.1.1. Evaluation expérimentale de la différenciation héréditaire des caractères agromorphologiques entre les variétés de sorgho de saison sèche et les variétés de sorgho pluvial

L'utilisation de l'approche *common garden experiment* permet, en évaluant dans un environnement commun un matériel végétal diversifié, de contrôler statistiquement l'effet environnemental (fixé) pour inférer les différences héréditaires, liées à la variation génétique entre les populations. Il a été fait recours à cette approche pour évaluer avec des marqueurs phénotypiques (11 caractères agromorphologiques) les différences entre les 4 types écosaisonniers de sorgho étudiés dans le cadre de la présente thèse.

3.1.1.1.Variabilité de caractères agromorphologiques entre les types écosaisonniers

Le panel de sorgho étudié a présenté une forte variabilité agromorphologique, déjà illustrée par la diversité des caractères ethnobotaniques visuels comme la formes de panicules (Figure 14). Le Tableau IV présente la variation des 11 caractères mesurés entre les différents types écosaisonniers en condition pluviale (Bambey 2016). Les caractères comme la durée semis-épiaison, la longueur de la feuille, la hauteur de la plante et la longueur de la panicule montrent une forte variabilité entre les accessions.

La durée semis-épiaison varie dans le Bassin du Lac Tchad entre 100,6-134,8 jours pour le sorgho de saison sèche et 59,1-126 jours pour le sorgho pluvial. Au Sénégal elle varie entre 60-90,4 jours pour le sorgho de saison sèche et 57,8-108,2 jours pour le sorgho pluvial. Dans cette condition pluviale, la durée est en moyenne plus précoce chez le sorgho de saison sèche du Sénégal (74,7 jours), suivi du sorgho pluvial du Sénégal (79,4 jours) et du sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad (87,3 jours) ; remarquablement, les accessions du sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad ont épié très tardivement (en moyenne 118 jours après le semis).

La longueur de la feuille des accessions du sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad est plus courte (47,77 cm) que celle du sorgho pluvial (71,95 cm) et de saison sèche du Sénégal (67,37 cm), ainsi que de celle du sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad (62,72 cm). La hauteur de la plante est plus courte chez les accessions de sorgho saison sèche du Bassin du Lac Tchad (191,49 cm) comparer à celle du sorgho pluvial (SRV RSS 271,22 cm ; LCB RSS 201,28 cm)

et celle du sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal (197,2 cm). Un autre caractère remarquable du sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad est son diamètre de tige (30,15 mm en moyenne), qui est beaucoup plus élevé que celui des 3 autres types éco-saisonniers (<24 cm chez les 3).

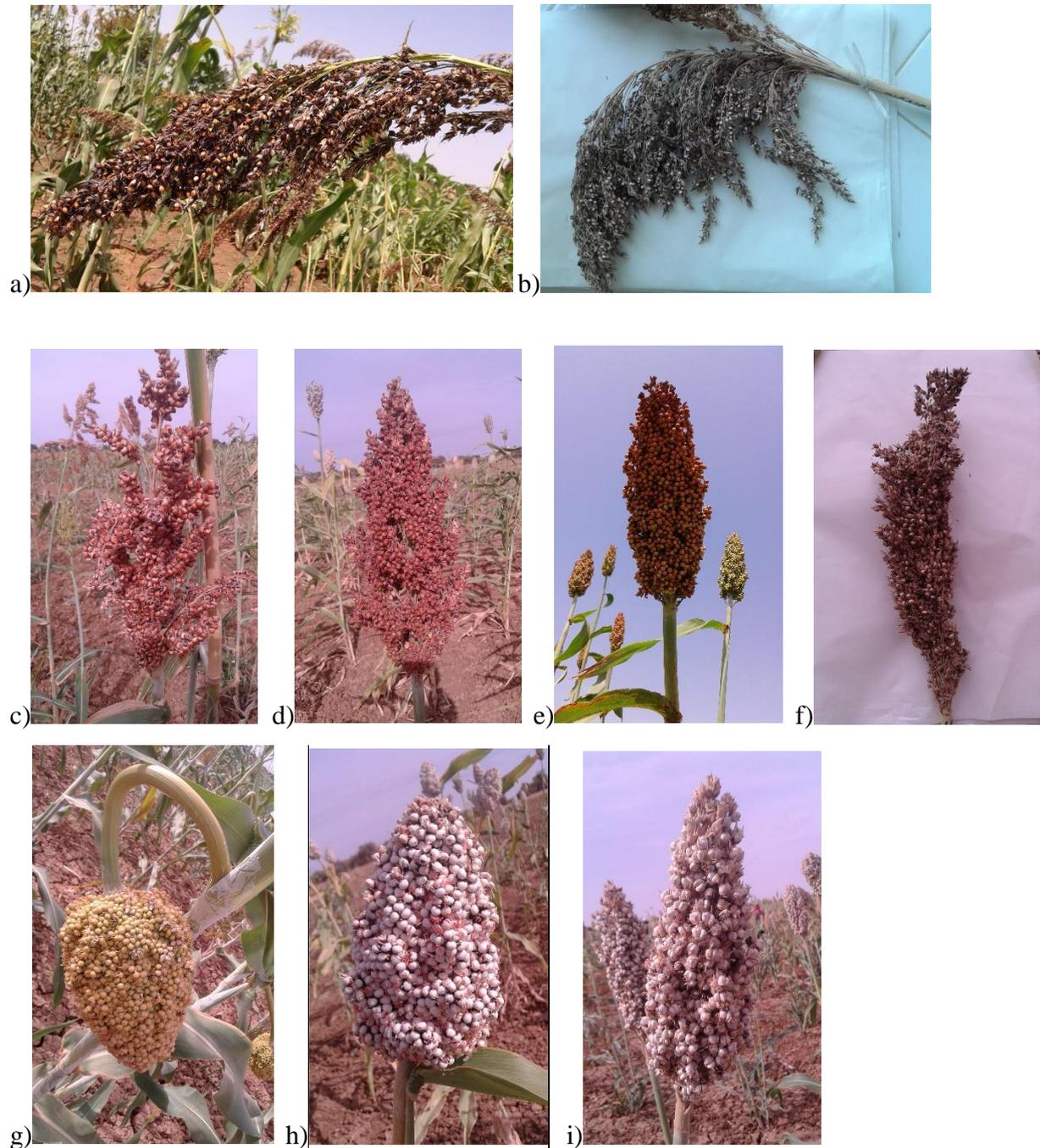


Figure 14 : Compacité et forme de panicule de la collection étudiée. Panicule très lâche à ramifications retombantes (a, b) ; Panicule très lâche à ramifications érigées (c) ; panicule demi-lâche à ramifications érigées (d, f); panicule ovale compacte (g, h) ; panicule demi-compacte elliptique (e, i).

Tableau IV : Caractéristiques moyennes des 4 types éco-saisonniers durant l'essai pluvial 2016 à Bambey (Sénégal)

Type éco-saisonnier	LCB_DSS				LCB_RSS				SRV_DSS				SRV_RSS			
	moyenne	cv	min	max	Moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max
HA (j)	118,64c	0,06	100,66	134,8	87,3b	0,24	59,16	126,02	74,71a	0,11	60,02	90,49	79,46a	0,12	57,88	108,24
HT (j)	5,77a	0,17	4,26	8,44	6,33a	0,21	3,57	8,79	6,05a	0,18	3,41	7,7	6,61a	0,16	4,93	9,33
PL (cm)	15,58a	0,18	10,76	28,04	22,71a	0,20	16,1	36,52	26,14a	0,36	12,07	42,84	34,6a	0,23	17,53	45,25
PC (cm)	19,6c	0,15	11,25	26,42	14,45a	0,12	11,6	17,75	16,53b	0,17	11,61	20,46	13,65a	0,15	9,25	18,22
PE (cm)	0,15a	0,33	0	0,17	1,52a	1,33	0	6,77	2,26a	1,70	0	13,53	3,57a	2,75	0	54,33
LL (cm)	47,77a	0,15	18,24	74,01	62,72b	0,14	43,7	82,63	67,37bc	0,12	51,85	82,86	71,95c	0,16	45	85,29
LW (cm)	8,5a	0,13	5,88	13,38	8,33a	0,17	5,98	11,16	8,34a	0,11	6,6	10,04	7,45a	0,14	5,08	9,56
LG	8,06a	0,32	2,68	14,35	6,81a	0,25	2,96	10,1	7,56a	0,27	3,69	12,64	7,17a	0,22	3,86	11,44
PH (cm)	191,49a	0,22	94,39	311,58	201,28a	0,31	89,79	326,43	197,2a	0,26	117,66	327,21	271,22b	0,17	178,23	356,53
IL (cm)	9,59a	0,25	3,72	16,76	14,18a	0,30	6	20,56	15,6a	0,34	8,02	25,45	18,54a	0,21	8,05	25,6
SD (mm)	30,15c	0,10	24,1	39,05	23,65b	0,14	17,75	30,3	21,84ab	0,13	16,87	28,03	20,97a	0,11	14,72	25,84

Les moyennes suivies de lettres différentes sur la même ligne sont significativement différentes à $P = 0,05$. Sont présentés : la moyenne, le coefficient de variation (cv), le minimum et le maximum. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial. HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige.

La Figure 15 permet de mieux visualiser, sous forme de distribution, les différences majeures entre les 4 types éco-saisonniers. La figure présente les courbes de densité pour chaque type éco-saisonnier pour différents caractères. On constate que la courbe correspondant à chaque type éco-saisonnier présente deux pics, l'un représentant les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (LCB DSS) qui se distingue des 3 autres courbes qui sont superposées entre elles.

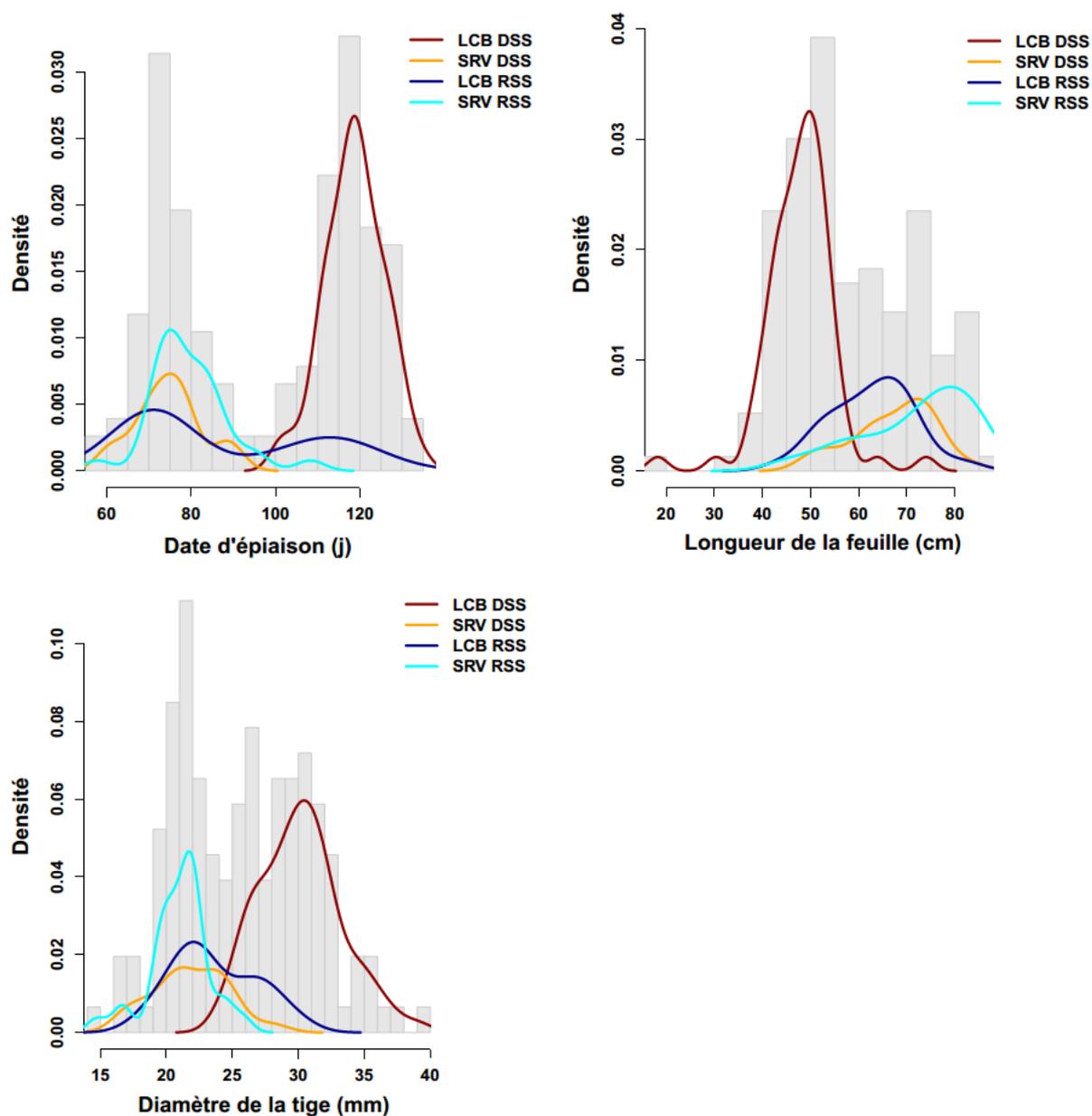


Figure 15 : Variation des caractères date d'épiaison, longueur de la feuille et diamètre de la tige entre les types éco-saisonniers dans l'essai en condition pluviale (Bambey 2016).

LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial.

Les analyses de la variance des 11 variables quantitatives ont montré un effet interaction région-saison (équivalent au type éco-saisonnier) significatif ($p < 0,05$) pour 5 variables à savoir : la date d'épiaison, la circonférence de la panicule, la longueur de la feuille, la hauteur de la plante et le diamètre de la tige (Tableau V). La comparaison des moyennes avec le test Tukey montre qu'il n'y a pas pour la date d'épiaison, de différence significative entre les deux types éco-saisonniers du Sénégal contrairement à ceux du Bassin Tchadien. Pour le diamètre de la tige, la longueur de la feuille et la circonférence de la panicule, une différence hautement significative entre le sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad et les 3 autres types éco-saisonniers est reportée.

Tableau V : Variation des caractères en fonction de la région, saison et de l'interaction région*saison de l'essai en condition pluvial Bambey 2016.

Caractères	HA	HT	PL	PC	PE	LL	LW	LG	PH	IL	SD
Région d'origine des accessions (Bassin du Lac Tchad versus Vallée du fleuve Sénégal)											
F	252,35	5,80	194,89	54,00	9,55	146,41	10,98	0,86	32,02	109,00	185,38
P-value	7,13x10⁻³⁴	0,02	7,5x10⁻²⁹	1,22x10⁻¹¹	0,002	6,60x10⁻²⁴	0,001	0,35	7,56x10⁻⁰⁸	1,71x10⁻¹⁹	6,12x10⁻²⁸
Saison de culture d'origine des accessions (Saison sèche versus Saison Pluviale)											
F	78,26	8,88	61,04	92,34	2,74	55,00	4,91	6,01	16,18	41,09	74,05
P-value	2,40x10⁻¹⁵	0,003	9,26x10⁻¹³	2,60x10⁻¹⁷	0,09	8,44x10⁻¹²	0,02	0,01	9,10x10⁻⁰⁵	1,80x10⁻⁰⁹	9,85x10⁻¹⁵
Région*Saison											
F	74,46	0,0001	0,42	5,99	0,001	11,25	3,19	1,20	13,73	1,66	25,26
P-value	8,59x10⁻¹⁵	0,99	0,21	0,01	0,97	0,001	0,07	0,27	2x10⁻⁰⁴	0,19	3,81x10⁻⁰⁷

Chaque colonne du tableau correspond à une analyse de variance indépendante pour le caractère indiqué en fonction de la région, de la saison et de l'interaction région*saison (11 analyses effectuées). Sont présentés : la statistique de Fischer (F) et la probabilité critique du test (P-value). Les valeurs surlignées en gras sont les P-values significatives au seuil de 0,05. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial. HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige.

Les mêmes tendances sur la variabilité des caractères ont été observées dans l'essai de Bambey 2017, effectué en saison pluviale (Tableau VI). La durée semis-épiaison varie dans le Bassin du Lac Tchad entre 112,47-163,02 jours pour le sorgho de saison sèche et 59,73-162,29 jours pour le sorgho pluvial. Au Sénégal elle varie entre 59,62-91,53 jours pour le sorgho de saison sèche et 59,01-135,58 jours pour le sorgho pluvial. Dans cette condition pluviale, la durée est en moyenne plus précoce chez le sorgho de saison sèche du Sénégal (77,65 jours), suivi du sorgho pluvial du Sénégal (89,07 jours) et du sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad (96,97 jours) ; et comme observé dans l'essai pluvial de Bambey 2016, les accessions du sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad ont épié très tardivement (en moyenne 135,26 jours après le semis).

La longueur de la feuille des accessions du sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad est plus courte (43,81 cm) que celle du sorgho pluvial (56,68 cm) et de saison sèche du Sénégal (56,16 cm), ainsi que de celle du sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad (56,92 cm). La hauteur de la plante est plus courte chez les accessions de sorgho saison sèche du Bassin du Lac Tchad (173,1 cm) comparé à celle du sorgho pluvial (SRV RSS 242,72 cm ; LCB RSS 186,9 cm) et celle du sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal (200,4 cm). Le diamètre de la tige des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (27,1 mm en moyenne), a été plus élevé que celui des 3 autres types éco-saisonniers (LCB RSS 22,13 cm ; SRV DSS 20,28 cm et SRV RSS 20,01 cm).

La différence avec l'essai de Bambey 2016 se situe au niveau de l'analyse de variance des onze (11) variables qui montre un effet interaction région-saison significatif au seuil 5% pour plus de variable (7 caractères). Il s'agit de la date d'épiaison, la longueur de la feuille, la hauteur de la plante et le diamètre de la tige comme observé dans l'essai de Bambey 2016, auxquels s'ajoutent la longueur de l'entrenœud, le nombre de feuille verte et l'exsertion (Tableau VII).

Dans l'ensemble, certains caractères montrent une variation suivant l'année de culture. Pour tous les types éco-saisonniers, les valeurs moyennes des caractères ont baissé en 2017 par rapport à 2016 à Bambey, hors mis pour le caractère date d'épiaison qui présente des valeurs plus élevées en 2017 qu'en 2016 dans le même site.

Tableau VI : Caractéristiques moyennes des 4 types éco-saisonniers durant l'essai pluvial 2017 à Bambey (Sénégal)

Type éco-saisonnier	LCB_DSS				LCB_RSS				SRV_DSS				SRV_RSS			
	moyenne	cv	min	max	Moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max
HA (j)	135,26c	0,06	112,47	163,02	96,97b	0,30	59,73	162,29	77,65a	0,11	59,62	91,53	89,07b	0,14	59,01	135,58
HT (j)	4,65a	0,18	3,14	8,43	5,93a	0,19	3,91	8,75	5,58a	0,22	3,85	8,88	7,1a	0,21	4,44	10,8
PL (cm)	15,63a	0,14	11,79	22,54	21,45a	0,16	14,35	30,19	24,44a	0,30	14,68	37,82	30,37a	0,20	18,24	36,9
PC (cm)	18,63a	0,14	12,45	25,01	14,66a	0,19	9,64	23,35	16,23a	0,12	11,54	19,56	12,95a	0,22	6,74	20,34
PE (cm)	0,21a	1,90	0	2,18	1,97b	1,43	0	10,01	4b	1,21	0	16,25	2,69b	1,55	0	22,49
LL (cm)	43,81a	0,11	34,26	60,77	56,92b	0,11	44,3	71,15	56,16b	0,15	45,74	72,39	56,68b	0,15	40,73	70,85
LW (cm)	7,55a	0,09	6,28	9,68	7,33a	0,17	4,24	10,92	6,97a	0,11	5,87	8,96	6,45a	0,11	4,96	7,6
LG	8,16b	0,19	4,12	11,45	5,08a	0,39	1,58	8,83	4,19a	0,38	1,74	6,8	4,78a	0,41	0,46	7,88
PH (cm)	173,1a	0,17	107,41	279,45	186,9ab	0,22	98,27	261,34	200,4b	0,17	138,74	260,27	242,72c	0,17	163,34	308,94
IL (cm)	8,66a	0,22	4,7	12,68	12,48b	0,22	6,33	19,68	14,84c	0,26	9,57	24,92	16,71c	0,19	8,88	22,42
SD (mm)	27,1c	0,10	22,96	37,63	22,13b	0,15	16,81	28,08	20,28ab	0,19	14,01	26,94	20,01a	0,17	10,27	26,81

Les moyennes suivies de lettres différentes sur la même ligne sont significativement différentes à $P = 0,05$. Sont présentés : la moyenne, le coefficient de variation (cv), le minimum et le maximum. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial. HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige.

Tableau VII : Variation des caractères en fonction de la région, saison et de l'interaction région*saison de l'essai en condition pluvial Bambey 2017

Caractères	HA	HT	PL	PC	PE	LL	LW	LG	PH	IL	SD
Région d'origine des accessions (Bassin du Lac Tchad versus Vallée du fleuve Sénégal)											
F	225,20	60,27	206,89	51,84	25,60	61,74	35,21	85,18	63,54	176,85	107,65
P-value	1,35x10⁻³¹	1,22x10⁻¹²	5,74x10⁻³⁰	2,76x10⁻¹¹	1,22x10⁻⁰⁶	7,19x10⁻¹³	1,99x10⁻⁰⁸	2,51x10⁻¹⁶	3,79x10⁻¹³	4,24x10⁻²⁷	2,55x10⁻¹⁹
Saison de culture d'origine des accessions (Saison sèche versus Saison Pluviale)											
F	55,43	52,03	61,75	69,36	1,54	55,80	5,59	33,53	15,82	43,68	36,08
P-value	7,20x10⁻¹²	2,57x10⁻¹¹	7,17x10⁻¹³	4,91x10⁻¹⁴	0,22	6,26x10⁻¹²	0,02	4x10⁻⁰⁸	1,02x10⁻⁰⁴	6,44x10⁻¹⁰	1,39x10⁻⁰⁸
Région*saison											
F	81,92	0,38	0,005	0,55	8,86	29,13	1,06	35,99	5,04	4,08	17,89
P-value	7,23x10⁻¹⁶	0,54	0,95	0,46	0,003	2,61x10⁻⁰⁷	0,30	1,44x10⁻⁰⁸	0,03	0,04	4,07x10⁻⁰⁵

Chaque colonne du tableau correspond à une analyse de variance indépendante pour le caractère indiqué en fonction de la région, de la saison et de l'interaction région*saison (11 analyses effectuées). Sont présentés : la statistique de Fischer (F) et la probabilité critique du test (P-value). Les valeurs surlignées en gras sont les P-values significatives au seuil de 0,05. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial. HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige.

Le Tableau VIII présente la variation des caractères en condition de décrue et selon l'itinéraire technique local (Podor 2016) entre les types éco-saisonniers. Pour l'ensemble des types éco-saisonniers, la durée semis-épiaison est plus réduite en saison sèche par rapport aux valeurs observées en condition pluviale. Pour les accessions du Bassins du Lac Tchad, la date d'épiaison varie entre 53,6-78,9 jours pour le sorgho de saison sèche et 47,6-77,4 jours pour le sorgho pluvial. Concernant les accessions du Sénégal, elle varie de 48-79,5 jours pour le sorgho de saison sèche et 54,6-88 jours pour le sorgho pluvial. Elle est en moyenne plus précoce chez le sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad (57,2 jours), suivi du sorgho de saison sèche du Sénégal (60 jours), du sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (63,3 jours). Le sorgho pluvial du Sénégal quant à lui est tardif dans cette condition (70,7 jours). Six (6) accessions de sorgho pluvial du Sénégal et 4 accessions de sorgho de saison sèche du Sénégal n'ont pas fleuri ou n'ont pas bouclé leur cycle.

Les caractères tels que la longueur de la panicule, l'exsertion, le nombre de feuille verte, la hauteur de la plante et la longueur de l'entrenœud chez les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad, ont montrés des valeurs inférieures aux 3 autres types éco-saisonniers. La largeur de la feuille (7,6 cm) et le diamètre de la tige (16,71 cm) ont présentés des valeurs plus élevées que celles des 3 autres types éco-saisonniers.

Tableau VIII : Caractéristiques moyennes des 4 types éco-saisonniers durant l'essai en condition de décrue 2016 à Podor (Sénégal)

Type éco-saisonnier	LCB_DSS				LCB_RSS				SRV_DSS				SRV_RSS			
	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max
HA (j)	63,36b	0,08	53,69	78,96	57,23a	0,12	47,62	77,45	60,03ab	0,13	48,04	79,5	70,72c	0,13	54,62	88,01
HT (j)	5,77a	0,21	2,67	9,35	5,69a	0,30	3,47	8,96	6,83b	0,25	3,92	10,64	7,96b	0,20	4,27	11,6
PL (cm)	18,68a	0,22	12,75	33,4	25,8a	0,24	15,92	40,01	28,54a	0,30	18,81	41,09	34,5a	0,21	17,17	47,05
PC (cm)	24,42a	0,11	15,43	29,13	16,89a	0,15	12,79	20,93	24,43a	0,62	10,71	77,66	18,79a	0,20	10,34	25,7
PE (cm)	2,25a	1,23	0	15,29	13,91b	0,43	0,74	26,57	11,94b	0,72	0,3	34,13	11,87b	0,61	0,96	23,16
LL (cm)	62,71a	0,09	45,3	74,54	64,52a	0,07	51,9	76,08	62,34a	0,08	53,87	69,97	63,65a	0,11	51,72	78,07
LW (cm)	7,6b	0,08	6,11	9,67	6,44a	0,11	5,03	8,07	6,54a	0,15	4,37	7,71	6,2a	0,14	4,16	8,14
LG	2,56a	0,65	0	8,04	3,41a	0,34	0,63	5,65	3,07a	0,58	0,09	5,87	4,59a	0,33	2,53	6,94
PH (cm)	167,74a	0,11	120	206,67	176,24a	0,21	108,01	253,27	172,61a	0,19	82,15	233,46	204,28b	0,15	146,71	254,36
IL (cm)	16,81a	0,16	10,86	22,31	19,85a	0,22	10,37	26,34	18,13a	0,22	7,9	27,02	19,54a	0,13	14,59	23,22
SD (mm)	16,71c	0,08	12,92	19,25	13,87a	0,10	11,64	17,59	15,11ab	0,13	11,91	18,39	15,19b	0,18	8,77	20,2

Les moyennes suivies de lettres différentes sur la même ligne sont significativement différentes à $P = 0,05$. Sont présentés : la moyenne, le coefficient de variation (cv), le minimum et le maximum. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial. HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige.

Les analyses de la variance des onze variables quantitatives ont montré un effet interaction région-saison (équivalent au type éco-saisonnier) significatif au seuil de 5% pour six (6) variables à savoir : la date d'épiaison, la durée d'épiaison, l'exsertion, la largeur de la feuille, la hauteur de la plante et le diamètre de la tige (Tableau IX). La comparaison des moyennes avec le test Tukey montre que pour la date d'épiaison, une différence significative entre les accessions du sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad et les accessions de sorgho pluvial du Sénégal. La largeur de la feuille chez les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (7,6 cm en moyenne) est significativement plus élevée que celle des accessions des autres types éco-saisonniers : sorgho pluvial (6,2 cm) et de saison sèche (6,54 cm) du Sénégal ; sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad (6,44 cm). Pour l'exsertion et le diamètre de la tige, une différence hautement significative entre le sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad et les 3 autres types éco-saisonniers est reportée. La Figure 16 présente la distribution des caractères date d'épiaison et largeur de la feuille. On constate que les courbes se superposent les unes sur les autres, mais la courbe correspondant aux accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad présente un pic comparé aux accessions de sorgho du Sénégal qui sont plus aplaties.

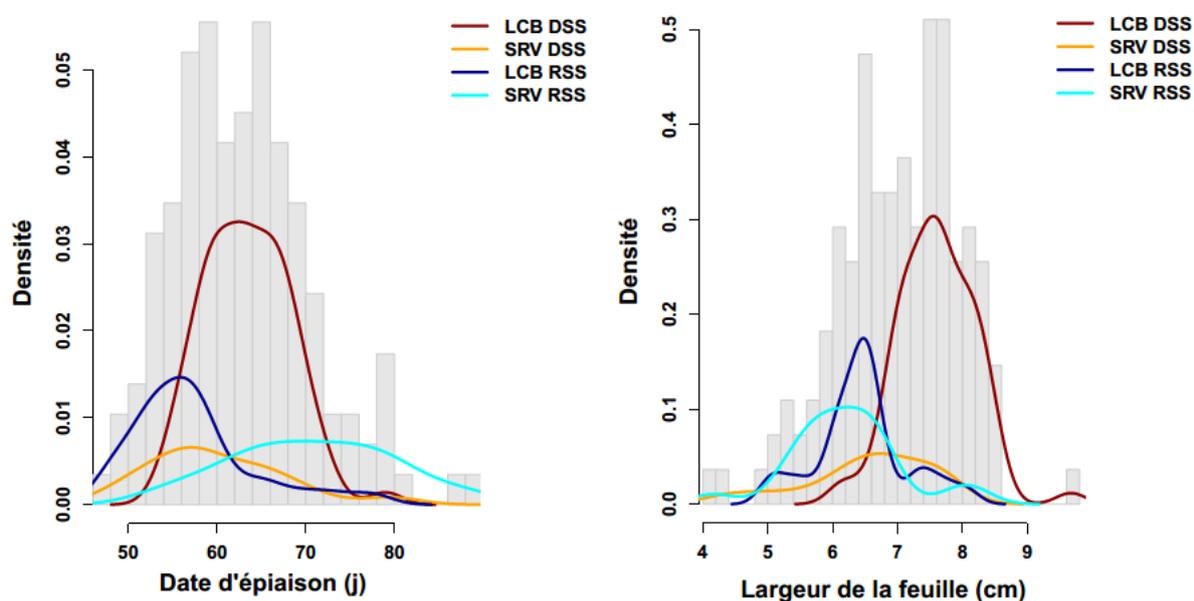


Figure 16 : Variation des caractères date d'épiaison et largeur de la feuille entre les types éco-saisonniers dans l'essai en condition de décrue (Podor 2016).
 LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial.

Tableau IX : Variation des caractères en fonction de la région, saison et de l'interaction région*saison de l'essai en condition de décrue Podor 2016

Caractères	HA	HT	PL	PC	PE	LL	LW	LG	PH	IL	SD
Région d'origine des accessions (Bassin du Lac Tchad versus Vallée du fleuve Sénégal)											
F	15,35	39,39	108,95	1,31	39,08	0,01	45,45	16,37	18,17	4,25	4,80
P-value	1,37x10⁻⁰⁴	4,33x10⁻⁰⁹	4,94x10⁻¹⁹	0,25	5,05x10⁻⁰⁹	0,92	4,34x10⁻¹⁰	8,70x10⁻⁰⁵	3,71x10⁻⁰⁵	0,04	0,03
Saison de culture d'origine des accessions (Saison sèche versus Saison Pluviale)											
F	0,22	1,25	41,30	45,60	69,28	2,45	47,87	13,63	10,90	18,62	37,05
P-value	0,63	0,26	2,11x10⁻⁰⁹	4x10⁻¹⁰	8,69x10⁻¹⁴	0,12	1,74x10⁻¹⁰	3,2x10⁻⁰⁴	0,001	3,01x10⁻⁰⁵	1,07x10⁻⁰⁸
Région*saison											
F	45,62	4,56	0,26	0,70	31,70	0,05	8,11	1,17	5,00	1,70	18,53
P-value	3,54x10⁻¹⁰	0,03	0,61	0,40	1,01x10⁻⁰⁷	0,83	0,005	0,28	0,03	0,19	3,15x10⁻⁰⁵

Chaque colonne du tableau correspond à une analyse de variance indépendante pour le caractère indiqué en fonction de la région, de la saison et de l'interaction région*saison (11 analyses effectuées). Sont présentés : la statistique de Fischer (F) et la probabilité critique du test (P-value). Les valeurs surlignées en gras sont les P-values significatives au seuil de 0,05. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial. HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige.

3.1.1.2. Stabilité des types éco-saisonniers dans les différents environnements de culture

Une analyse de variance suivie d'un test de Tukey a été effectuée pour comparer le comportement de chaque type éco-saisonniers dans une même saison de culture et dans les deux saisons de culture. Les résultats du Tableau X montre que les accessions de sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal et celle du sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad ont été plus stable que les 2 autres types éco-saisonniers. En effet, sur les 11 caractères étudiés, seulement 3 caractères ont varié significativement d'une année à l'autre comparés aux accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad et celle du sorgho pluvial du Sénégal dont 6 caractères ont été significatifs entre les deux années de culture.

Tableau X : Comparaison du comportement de chaque type éco-saisonnier en condition pluvial entre Bambey 2016 et Bambey 2017 (P-values du test de Tukey).

Type éco-saisonnier	LCD DSS	LCB RSS	SRV DSS	SRV RSS
Caractères				
HA (j)	2,2 x 10⁻¹⁶	4,04 x 10⁻⁰⁴	0,99	3,32 x 10⁻⁰⁴
HT (j)	2,2 x 10⁻¹⁶	0,85	0,87	0,61
PL (cm)	1	0,86	0,74	9 x 10⁻⁰⁷
PC (cm)	0,92	1	1	1
PE (cm)	1	0,99	0,91	0,99
LL (cm)	7,07 x 10⁻⁰³	0,01	4 x 10⁻⁰⁷	2,2 x 10⁻¹⁶
LW (cm)	2,2 x 10⁻¹⁶	4,52 x 10⁻⁰⁵	1,3 x 10⁻⁰⁶	3,36 x 10⁻⁰⁵
LG	0,99	6 x 10⁻⁰³	2,2 x 10⁻¹⁶	5,2 x 10⁻⁰⁶
PH (cm)	9,72 x 10⁻⁰³	0,74	1	6,99 x 10⁻⁰³
IL (cm)	0,53	0,27	0,99	0,15
SD (mm)	2,2 x 10⁻¹⁶	0,22	0,45	0,84

Ce tableau présente les P-values des caractères de chaque type éco-saisonnier dans une même saison de culture durant deux années consécutives. Les valeurs surlignées en gras sont les P-values significatives au seuil de 0,05. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial. HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige.

Les résultats du Tableau XI montrent que dans l'ensemble, tous les types éco-saisonniers ont été instables d'une saison de culture à l'autre. Cependant, on constate que 5 caractères n'ont pas été significativement différents entre les deux saisons de culture (Bambey 2016-Podor 2016) chez les accessions de sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal contrairement aux accessions de sorgho de saison sèche et de saison pluviale du Bassin du Lac Tchad, ainsi que celles du sorgho pluvial du Sénégal.

Tableau XI : Comparaison du comportement de chaque type éco-saisonnier entre la saison pluvial (Bambey 2016, 2017) et la saison sèche (Podor 2016) (P-values du test de Tukey).

Types éco-saisonnier	LCD DSS		LCB RSS		SRV DSS		SRV RSS	
	Bam2016	Bam2017	Bam2016	Bam2017	Bam2016	Bam2017	Bam2016	Bam2017
Caractères								
HA (j)	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$
HT (j)	1	$2,2 \times 10^{-16}$	0,19	0,99	0,26	$1,66 \times 10^{-03}$	$1,10 \times 10^{-05}$	0,03
PL (cm)	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,41 \times 10^{-03}$	8×10^{-07}	0,35	$1,63 \times 10^{-03}$	1	$1,72 \times 10^{-05}$
PC (cm)	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	0,33	0,48	1×10^{-07}	$2,2 \times 10^{-16}$	6×10^{-05}	2×10^{-06}
PE (cm)	0,02	0,03	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$
LL (cm)	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	0,99	$1,57 \times 10^{-04}$	0,38	0,11	$1,02 \times 10^{-04}$	$2,91 \times 10^{-03}$
LW (cm)	$2,2 \times 10^{-16}$	0,99	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	0,89	1×10^{-06}	0,99
LG	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$9,81 \times 10^{-03}$	$2,2 \times 10^{-16}$	0,74	$4,10 \times 10^{-06}$	1
PH (cm)	$1,01 \times 10^{-04}$	0,99	0,04	0,96	0,28	0,13	$2,2 \times 10^{-16}$	$7,91 \times 10^{-05}$
IL (cm)	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	0,09	$4,08 \times 10^{-03}$	0,95	$2,42 \times 10^{-03}$
SD (mm)	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$	$2,2 \times 10^{-16}$

Ce tableau présente les P-values des caractères de chaque type éco-saisonnier entre deux saison de culture. Les valeurs surlignées en gras sont les P-values significatives au seuil de 0,05. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial. HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige.

3.1.1.3. Analyse de la structure agro-morphologique des types éco-saisonniers

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur 11 variables quantitatives, en projetant également 4 variables qualitatives supplémentaires (non prises en compte dans les calculs des axes). La Figure 17 (a, c et e) présente la corrélation entre les caractères morphologiques en prenant en compte l'ensemble des 4 types éco-saisonniers pour chaque données des essais Bambey 2016, Bambey 2017 et Podor 2016. Le critère de Kaiser (valeur propre supérieure à 1) a conduit à retenir les 3 premiers axes des essais Bambey 2016 et Bambey 2017 et les 4 premiers axes de l'essai Podor 2016 expliquant respectivement 71,77%, 77,16% et 78,46% de la variance totale.

En condition pluviale, l'axe 1 capture pour les deux essais Bambey 2016 (Figure 17 a) et Bambey 2017 (Figure 17 c) respectivement 44,71% et 52,12% de l'inertie. Il a été observé une corrélation positive à l'axe 1 des caractères : longueur de la panicule (PL), longueur de la feuille (LL) et longueur de l'entrenœud (IL) ; et une corrélation négative des caractères : date d'épiaison (HA), circonférence de la panicule (PC) et diamètre de la tige (SD). La représentation du nuage de point sur les Figure 17 b et d, montre une structuration en deux (2) groupes. Les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (LCB DSS) sont distinctement représentées et situées du côté négatif de l'axe 1. Elles sont caractérisées par une épiaison tardive avec des tiges de grand diamètre. Un second groupe est constitué d'accessions du Sénégal (sorgho pluvial (SRV RSS) et sorgho de saison sèche (SRV DSS)) et des accessions de sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad (LCB RSS). Ce groupe est caractérisé par des accessions ayant de longues feuilles, de longues panicules et des plants de grande taille.

En condition de décrue (Figure 17 e), l'axe 1 explique 32,68% de la variance. Cette figure montre une corrélation positive à l'axe 1 des caractères : durée d'épiaison (HT), longueur de la panicule (PL), exsertion (PE), hauteur de la plante (PH) et longueur de l'entrenœud (IL). La date d'épiaison (HA) et le diamètre de la tige (SD) sont positivement corrélés à l'axe 2. La représentation du nuage de point sur la Figure 17 f montre que le sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (LCB DSS) se distingue très fortement des trois (3) autres types éco-saisonniers. Ce résultat semble similaire à celui obtenu en condition pluviale. Néanmoins il est observé la présence de quelques accessions (sorgho pluvial et sorgho de saison sèche du Sénégal, sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad) dans le groupe des sorghos de saison sèche du Bassin du Lac Tchad.

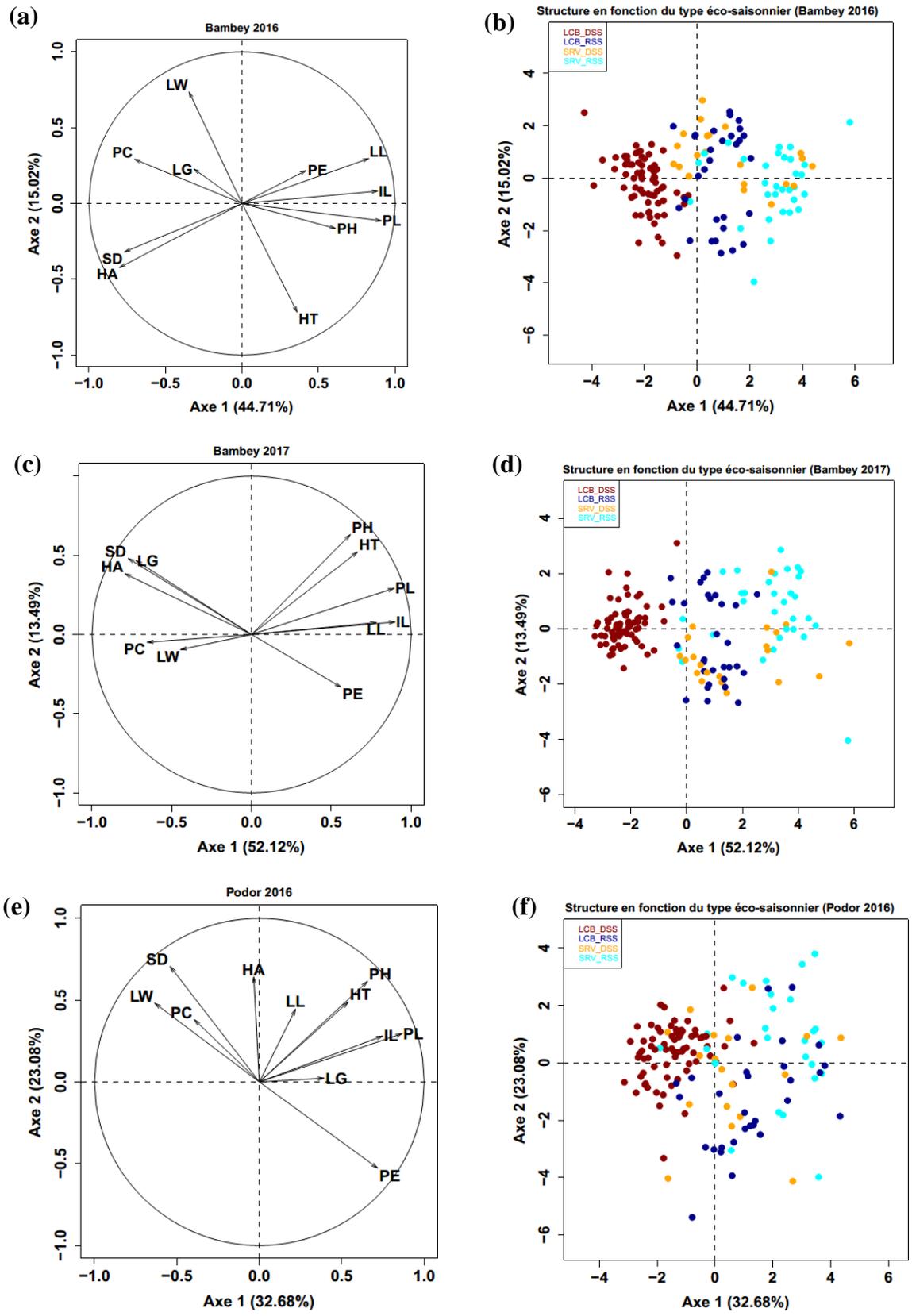


Figure 17 : Analyse en composantes principales basées sur 11 variables morphologiques et en fonction du type éco-saisonnier dans les trois essais.

Les figures (a), (c) et (e) présentent le cercle de corrélation entre les caractères morphologiques de tous les types éco-saisonniers des essais en condition pluviale (a) Bambe 2016, (c) Bambe 2017 et en condition de décrue (e) Podor 2016. Les figures (b), (d) et (f) présentent la structuration de la diversité

des caractères morphologiques en fonction du type éco-saisonnier. En rouge sont représentés les phénotypes des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (LCB DSS), en bleu le sorgho pluvial du bassin du Lac Tchad (LCB RSS), en orange le sorgho de saison sèche du Sénégal (SRV DSS) et en cyan le sorgho pluvial du Sénégal (SRV RSS). Dans les deux conditions environnementales, l'axe 1 distingue assez bien le sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad des 3 autres types éco-saisonniers. HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige.

3.1.1.4. Inférence de la structure agro-morphologique de la diversité du sorgho par l'analyse discriminante des composantes principales (DAPC)

Deux critères (BIC et DiffNgroup) ont été utilisés pour inférer le nombre de groupe optimal (K) à utiliser pour décrire la structuration des données. Le critère BIC suggère un nombre de groupe très élevé pour ce jeu de données contrairement au DiffNgroup. On s'est donné un moyen méthodologique ad hoc pour identifier parmi les deux critères le plus fiable compte tenu des données empiriques.

Une analyse avec ré-échantillonnage *in silico* en faisant varier la taille n de l'échantillon (n=40, n=50, ... n=153) pour chaque K (K variant de 2 à 10) a été effectuée. Cette méthode consiste à faire le choix de K en échantillonnant n individus différents au hasard selon le run (100 répétitions). Le résultat avec le critère BIC n'a pas été stable, suggérant qu'avec la nature du jeu de données et la taille actuelle de l'échantillon, la statistique utilisée n'est pas fiable pour une partition optimale de l'échantillon (K=10). En effet, le BIC semble sensible à des variations faibles des données phénotypiques ; ce critère recherche une structure fine que la taille de l'échantillon ne permet pas de mettre en évidence de façon stable. Par contre le critère DiffNgroup détecte plutôt la structure de base avec une stabilité du résultat sur l'ensemble des runs. Sur la base de cette simulation méthodologique, le critère DiffNgroup a donc semblé plus fiable pour le choix du nombre de groupe ; ce critère a été choisi pour déterminer le nombre de groupes. Le nombre de groupe optimal suggéré par l'analyse discriminante en composante principale suivant le critère DiffNgroup est de K=2 pour les données Bambey 2016 et Bambey 2017 et K=3 pour les données de Podor 2016.

Les onze (11) caractères morphologiques ont permis de séparer les accessions de l'essai en condition pluviale en 2 groupes (Figure 18 a). Le Tableau XII présente la répartition des accessions dans les groupes inférés par l'analyse discriminante en composante principale en

fonction du type éco-saisonnier de rattachement. Dans les deux essais (Bambey 2016, Bambey 2017), les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (LCB DSS) sont toutes assignées au groupe 1 (Bambey 2016, n=68 accessions ; Bambey 2017, n=71 accessions) incluant quelques accessions des autres types éco-saisonniers (Bambey 2016 : LCB RSS n=13 accessions, SRV DSS n=11 accessions, SRV RSS n=3 accessions ; Bambey 2017 : LCB RSS n=4 accessions, SRV DSS n=1 accession, SRV RSS n=2 accessions). Le groupe 2 est constitué des trois (3) autres types éco-saisonniers. Ce résultat se rapproche de l'observation faite sur l'analyse en composante principale effectuée à la section précédente (voir Figure 17 b, d).

En condition de décrue (Podor 2016), l'analyse discriminante en composante principale suggère 3 groupes (Figure 18 b). La répartition des accessions de chaque groupe dans les différents types éco-saisonniers est présentée dans le Tableau XII. Le groupe 1 (n=81 accessions) est constitué des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (n=69 accessions) et de quelques accessions de sorgho de saison sèche du Sénégal (n=7 sur 21). Ce résultat se rapproche de celui obtenu en condition pluviale dans la mesure où toutes les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad sont assignées dans un seul groupe. Le groupe 2 (n=30 accessions) est constitué des accessions de sorgho pluvial des deux régions (Sénégal n=17 accessions, Bassin du Lac Tchad n=10 accessions) incluant aussi quelques accessions de sorgho de saison sèche du Sénégal. Le troisième groupe (n=24 accessions) est constitué majoritairement des accessions de sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad (n=16 accessions).

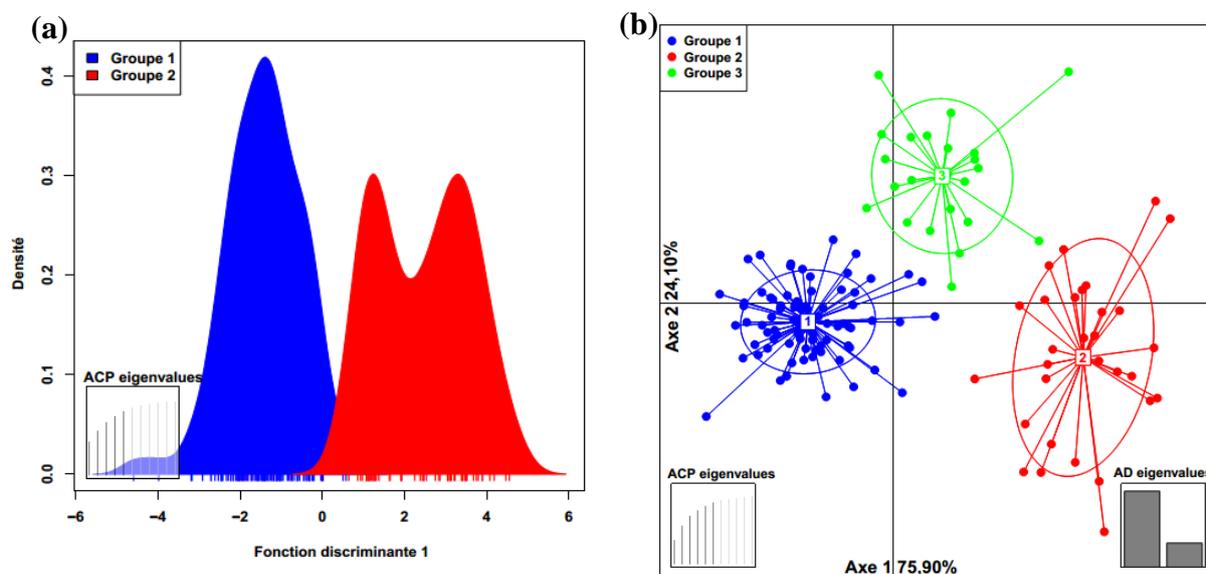


Figure 18 : Structure de la diversité morphologiques.

a) Bamby 2016 K=2. Les couleurs représentent les deux groupes inférés par la méthode de K-means (DAPC). b) Podor 2016, K=3, chaque cercle représente un groupe et chaque point représente une accession. Cette analyse est basée sur 5 (a) et 6 (b) composantes principale, 11 caractères morphologiques, 150 (a) et 135 (b) accessions (sorgho pluvial et sorgho de saison sèche) collectées dans deux zones géographique différentes (Bassin du Lac Tchad et Vallée du fleuve Sénégal).

Tableau XII : Effectif des accessions dans les groupes suivant le type éco-saisonnier et l'essai.

	LCB_DSS	LCB_RSS	SRV_DSS	SRV_RSS	Total
Bamby 2016					
Groupe					
1	68	13	11	3	95
2		17	10	28	55
NA	3				3
Sous total	71	30	21	31	153
Bamby 2017					
1	71	4	1	2	78
2		26	20	29	75
Sous total	71	30	21	31	153
Podor 2016					
1	69	3	7	2	81
2		10	3	17	30
3	2	16	4	2	24
NA		1	7	10	18
Sous total	71	30	21	31	153

Ce tableau reporte l'effectif des accessions dans chaque groupe inféré par l'analyse discriminante en composante principale (DAPC) suivant le type éco-saisonnier. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial, NA : données manquantes (ce sont les accessions dont un caractère comportait une donnée manquante. L'analyse DAPC n'admettant pas de données manquantes, ces accessions sont éliminées de l'analyse).

3.1.1.5. Interaction génotype environnement et plasticité phénotypique chez le sorgho en lien avec la saisonnalité

Les différences agro-morphologiques observées entre les deux saisons de culture (saison pluviale, décrue) sur un même type éco-saisonniers sont-elles le reflet d'un phénomène de plasticité phénotypique chez le sorgho ? Résultent-elles d'un processus de sélection ou d'évolution adaptative du sorgho ? Pour répondre à ces questions, on s'est intéressé à la variation du phénotype de chaque type éco-saisonnier en fonction de la saison. La plasticité a été quantifiée de deux façons : par la courbe de norme de réaction et l'indice de plasticité.

La norme de réaction correspond à la courbe de réponse d'un caractère à un gradient environnemental comme étant une caractéristique du génotype. La Figure 19 présente la réponse des différents caractères en fonction de l'environnement. La norme de réaction permet de mieux caractériser la réponse des types éco-saisonniers aux différents environnements. On observe pour l'ensemble des caractères une variabilité phénotypique due aux différences entre types éco-saisonniers (au sein d'un même environnement), à l'environnement (pour le même type éco-saisonnier) et à leur interaction. Les valeurs de la date d'épiaison, largeur de la feuille, nombre de feuille, hauteur de la plante et diamètre de la tige sont élevées en condition pluviale et basses en condition de saison sèche pour tous les types éco-saisonniers.

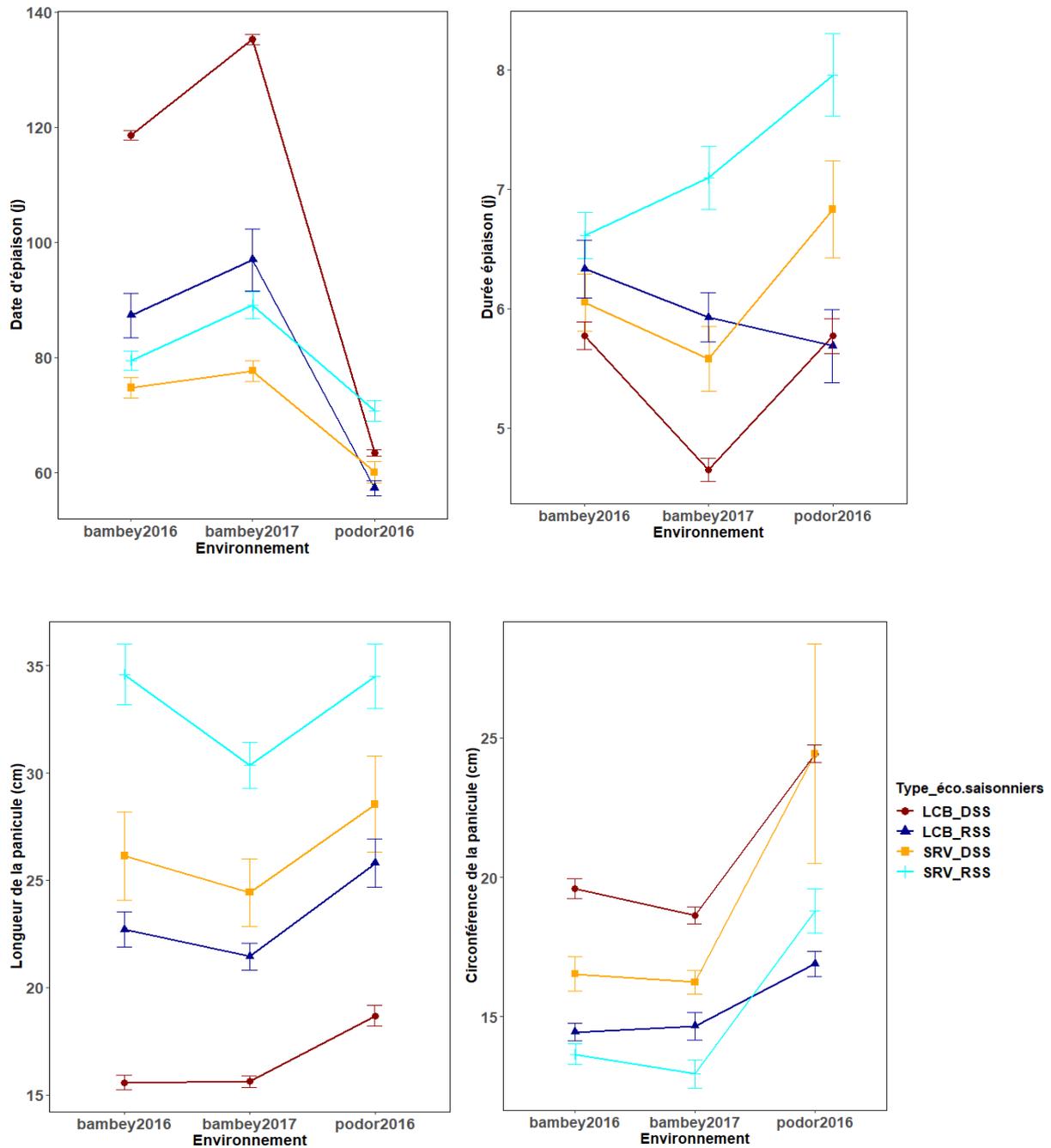


Figure 19 : Interaction entre le phénotypes et l'environnement des 4 types éco-saisonniers. La moyenne et l'erreur standard sont présentées pour chaque type éco-saisonnier. Les pentes décrivent la réponse du type éco-saisonnier à plusieurs environnements (norme de réaction). LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial.

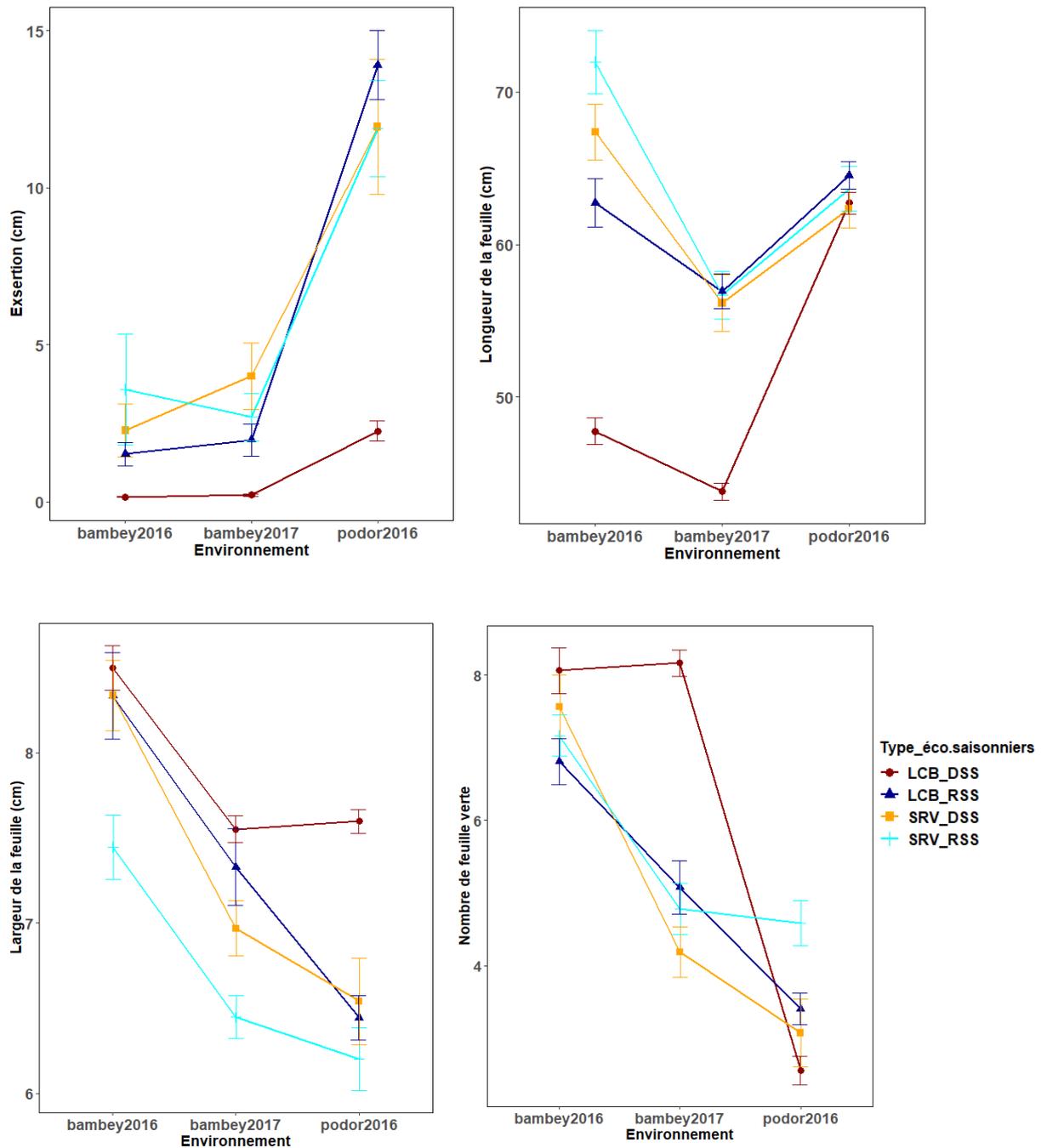


Figure 19 (suite) : Interaction entre le phénotypes et l'environnement des 4 types éco-saisonniers.

La moyenne et l'erreur standard sont présentées pour chaque type éco-saisonnier. Les pentes décrivent la réponse du type éco-saisonnier à plusieurs environnements (norme de réaction). LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial.

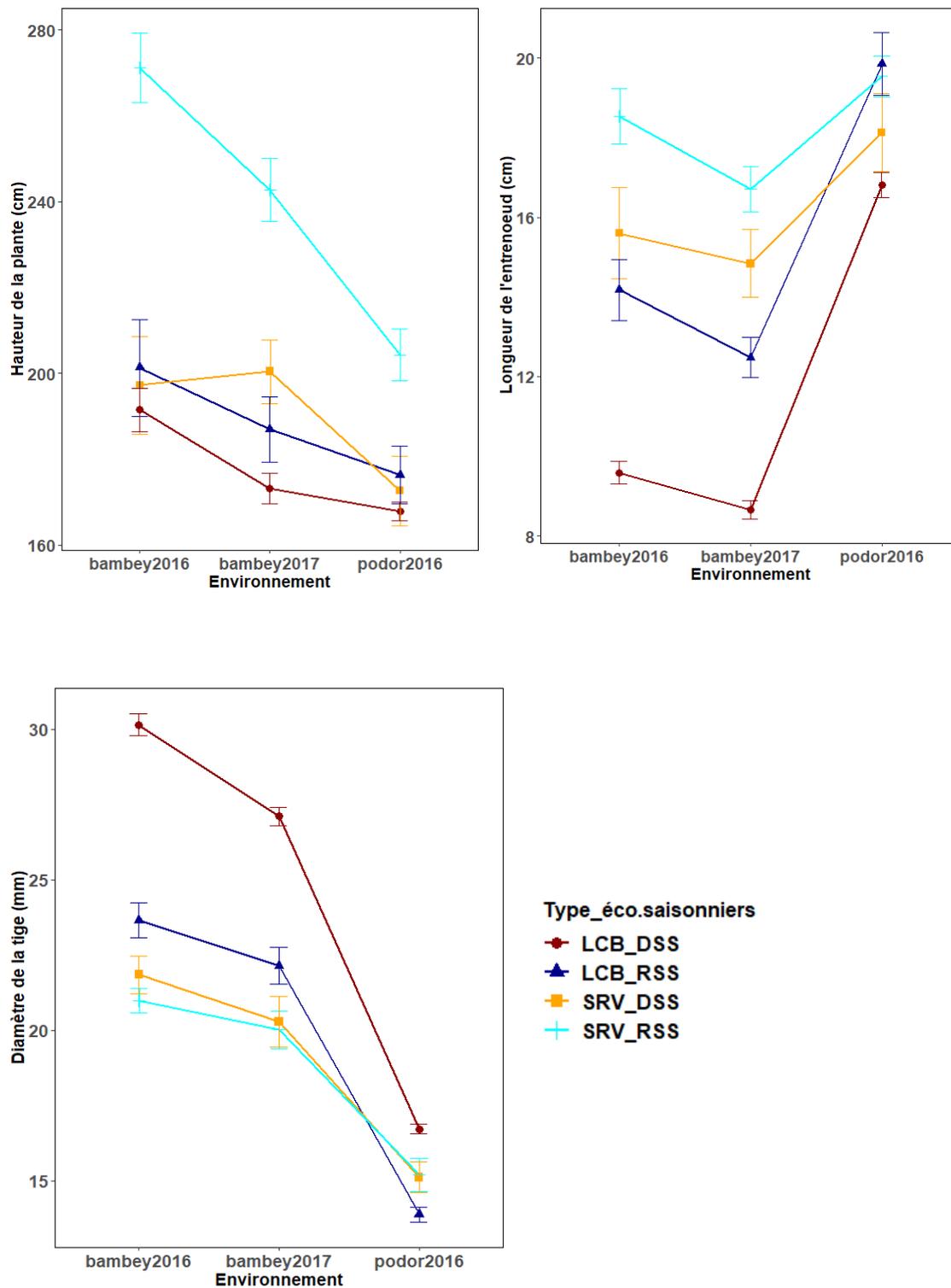


Figure 19 (suite et fin) : Interaction entre le phénotypes et l'environnement des 4 types éco-saisonniers.

La moyenne et l'erreur standard sont présentées pour chaque type éco-saisonnier. Les pentes décrivent la réponse du type éco-saisonnier à plusieurs environnements (norme de réaction). LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial.

Par contre, les valeurs de la durée d'épiaison (sauf pour le sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad), de la longueur de la panicule, circonférence de la panicule, longueur de la feuille (pour le sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad) et longueur de l'entrenœud augmentent en condition de saison sèche. De plus, dans une même condition (saison pluvial) la date d'épiaison en 2017 est légèrement plus élevée qu'en 2016 à Bambey pour tous les types éco-saisonniers (variabilité interannuelle).

L'indice de plasticité RDPI (*relative distance plasticity index*) a été calculé sur les 153 accessions entre les combinaisons d'essais Bambey 2016 – Podor 2016, Bambey 2017 – Podor 2016 et Bambey 2016 – Bambey 2017. Le calcul de cet indice permet de répondre à deux questions : quels sont les caractères présentant une variation en réponse à la saisonnalité chez le sorgho ? quelle est le niveau de variation observé selon les types éco-saisonniers pour chacun des caractères présentant une réponse plastique ?

La Figure 20 présente pour chaque type éco-saisonnier l'indice de plasticité en fonction de la combinaison des environnements. Sans surprise, il n'y a globalement pas de variation phénotypique forte entre les deux essais Bambey 2016 et Bambey 2017, sauf pour l'exsertion (PE)². Ces deux essais ne sont qu'une réplique interannuelle de la condition pluviale. Comme attendu, les principales variations concernent la comparaison entre la condition de décrue (testée une seule fois, en 2016 à Podor) et la condition pluviale (répliquée deux fois à Bambey, en 2016 et 2017). Ainsi, les caractères suivants présentent une valeur médiane de plasticité suffisamment au-dessus de zéro (médiane RDPI > 0.1) pour au moins un type éco-saisonnier, lorsque l'on compare la condition de décrue avec la condition pluviale : date d'épiaison, durée d'épiaison, longueur de la panicule, exsertion, longueur de la feuille, largeur de la feuille, nombre de feuille verte, hauteur de la plante, longueur de l'entrenœud et diamètre de la tige. Ces 10 caractères apparaissent donc comme ceux pour lesquels on a une variation significative de phénotype du sorgho en lien avec la saisonnalité.

On s'est ensuite intéressé à comparer, pour ces 10 caractères présentant de la variation saisonnière, le niveau de plasticité observé en fonction des types éco-saisonniers. Ainsi, pour la date d'épiaison qui constitue un des caractères adaptatifs clés, les résultats montrent une

² La variation observée pour l'exsertion pourrait refléter, malheureusement, une incertitude plus forte dans la mesure de ce caractère difficile à mesurer. On interprète le résultat sur ce caractère avec prudence, en restant focalisés sur les autres caractères dont la mesure est plus précise.

plasticité plus forte au sein des types issus du Bassin du Lac Tchad comparés à ceux de la Vallée du Fleuve Sénégal. De manière intéressante, on note pour ce caractère que les types de saison sèche ont une plus forte plasticité quelle que soit la région de provenance. Pour le caractère longueur de la feuille, la plasticité des accessions de sorgho du Bassin du Lac Tchad est supérieur à celle des 3 autres types éco-saisonniers. Pour la longueur de l'entrenœud, les accessions de sorgho pluvial du Sénégal, présentent une faible plasticité comparée aux accessions de sorgho du Bassin du Lac Tchad et aux accessions de sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal. Les types éco-saisonniers ont présentés aussi une forte plasticité pour le diamètre de la tige et en particulier les accessions de sorgho du Bassin du Lac Tchad.

Ces observations sur la différence de plasticité entre les types éco-saisonniers ont été testé statistiquement avec le modèle linéaire généralisé (GLM) pour chaque combinaison. Il ressort de cette analyse que, seule la longueur de la panicule n'a pas montré de plasticité entre les environnements de culture pour tous les types éco-saisonniers.

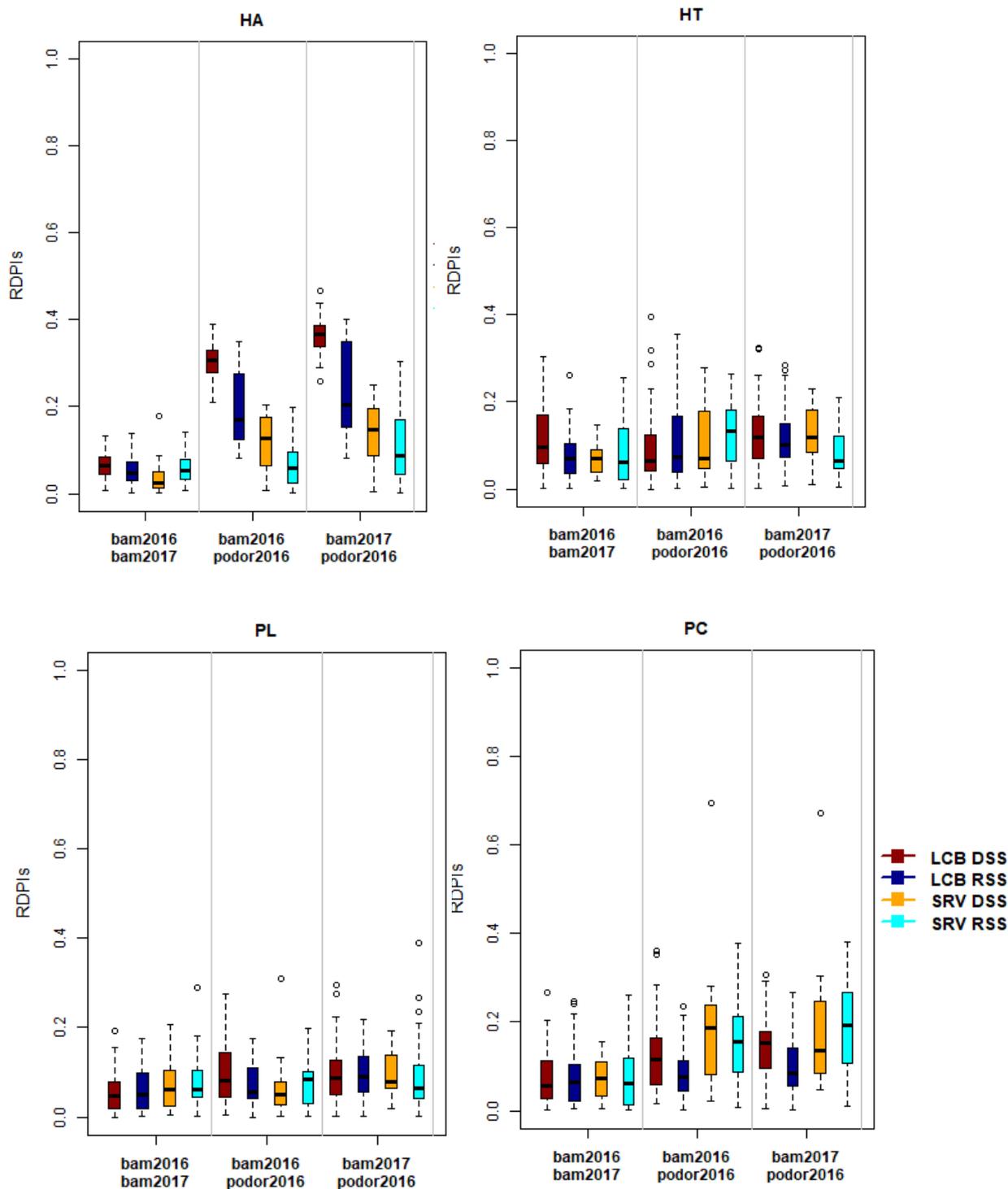


Figure 20 : Indice de plasticité de 11 caractères morphologiques.

Sont présentés en ordonné, l'indice de plasticité et en abscisse la combinaison des environnements (Bambey2016 – Bambey2017, Bambey2016 – Podor2016 et Bambey2017 – Podor2016). HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial.

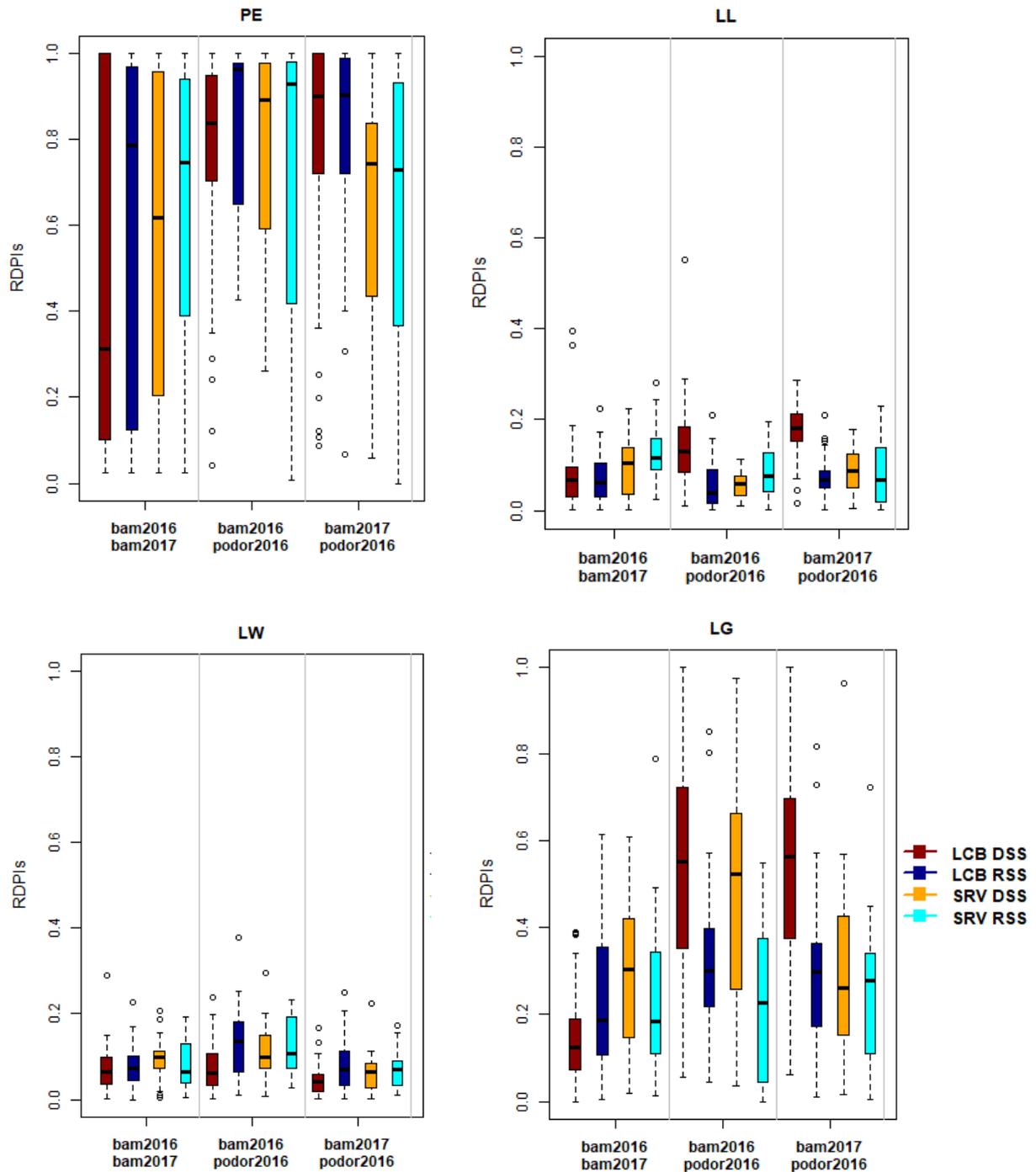


Figure 20 (suite) : Indice de plasticité de 11 caractères morphologiques.

Sont présentés en ordonné, l'indice de plasticité et en abscisse la combinaison des environnements (Bambey2016 – Bambey2017, Bambey2016 – Podor2016 et Bambey2017 – Podor2016). HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial.

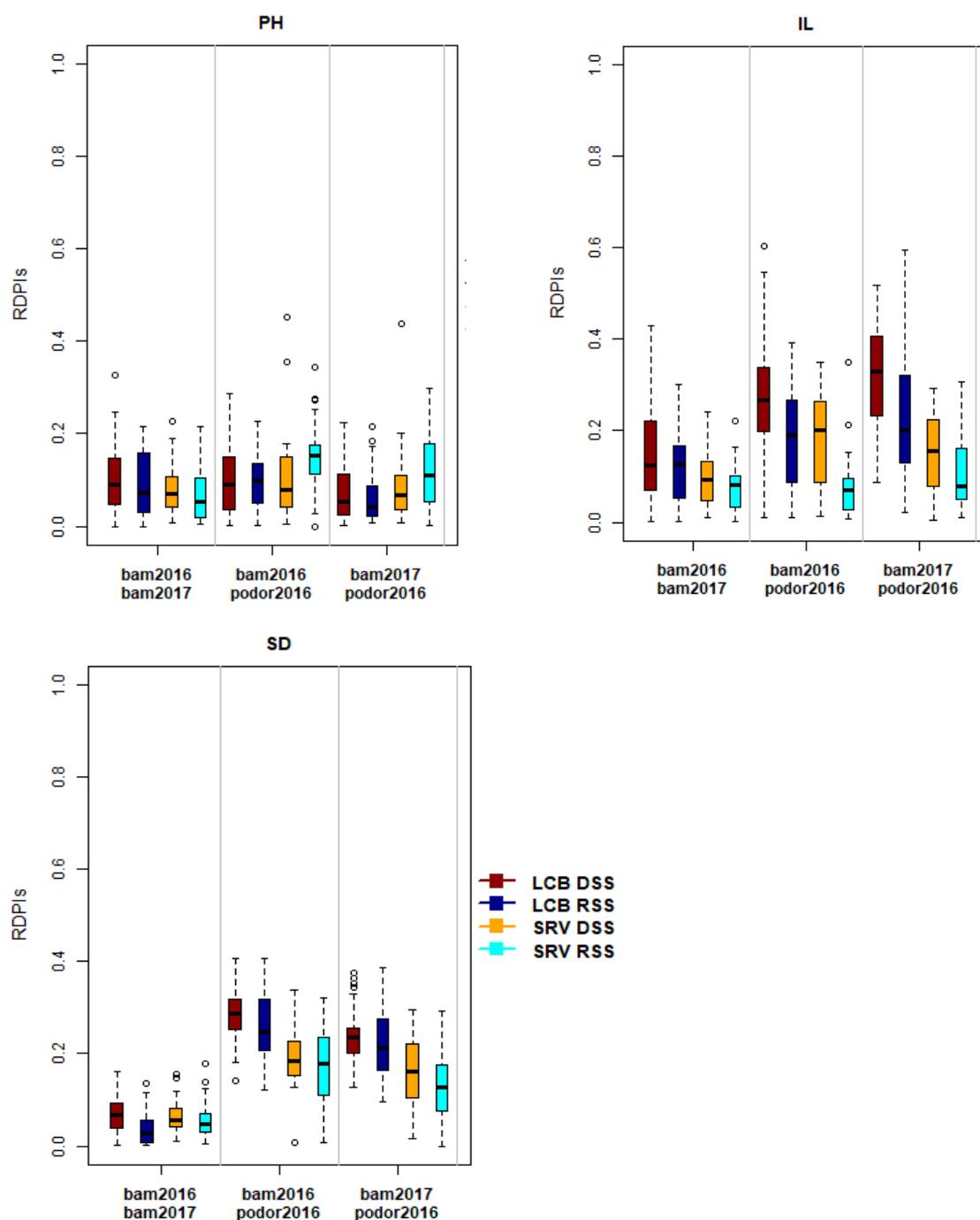


Figure 20 (suite et fin) : Indice de plasticité de 11 caractères morphologiques.

Sont présentés en ordonné, l'indice de plasticité et en abscisse la combinaison des environnements (Bambey2016 – Bambey2017, Bambey2016 – Podor2016 et Bambey2017 – Podor2016). HA : Date d'épiaison, HT : durée d'épiaison, PL : Longueur de la panicule, PC : Circonférence la panicule, PE : Exsertion, LL : Longueur de la feuille, LW : Largeur de la feuille, LG : Nombre de feuille verte, PH : Hauteur de la plante, IL : Longueur de l'entrenœud, SD : Diamètre de la tige. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial.

3.1.2. Diversité agro-physiologique des variétés pluviales et des variétés de saison sèche chez le sorgho, en condition d'essai pluvial

En plus des caractéristiques agro-morphologiques évaluées sur 3 essais, on a évalué, la variation des caractères agro-physiologiques du sorgho en partant de l'essai effectué en saison des pluies (Bambey, 2016). L'objectif était d'identifier les caractères physiologiques et les mécanismes candidats associés, qui pourraient expliquer les différences de comportement héréditaire observées entre les sorghos de saison sèche et les sorghos de saison pluviale. On s'est donc focalisé sur les caractères foliaires et racinaires, en partant de deux hypothèses : (1) le système racinaire des variétés de sorgho de saison sèche est plus développé, leur donnant une forte capacité d'extraction d'eau dans le sol par rapport au sorgho pluvial ; (2) le sorgho de saison sèche a des feuilles plus courtes en longueur mais plus épaisses que celles des accessions de sorgho pluvial, ce qui leur donneraient la capacité de moins transpirer.

La collecte de ces données physiologiques étant lourdes et destructives, elle a été effectuée uniquement dans l'essai pluvial de Bambey 2016, sur un sous échantillon composé de 100 accessions de sorgho. Dans la mesure de s'assurer que ce sous échantillon de 100 accessions de sorgho reflétait bien la diversité des 153 accessions de sorgho, on a comparé les résultats des analyses de caractères agro-morphologiques sur ces 100 accessions avec les résultats présentés sur les 153 accessions dans la section plus haut. Les résultats des deux jeux de données (100 et 153 accessions) sont similaires (résultat non présentée).

3.1.2.1. Variation des caractères agro-physiologiques entre les types éco-saisonniers

Le Tableau XIII présente la moyenne des caractères pour les 4 types éco-saisonniers. Le sorgho de saison sèche semble avoir une surface foliaire inférieure (LCB DSS : LA=2830,23 cm² ; SRV DSS : LA=2673,21 cm²) à celle du sorgho pluvial (LCB RSS : LA= 2951,13 cm² ; SRV RSS : LA= 3035,5 cm²), en particulier pour les accessions de sorgho de saison sèche de la vallée du fleuve Sénégal. En se situant au niveau régional, il est constaté que la surface foliaire du sorgho de saison sèche du Sénégal est très différente de celui du sorgho pluvial de la même région. Malgré cette différence, l'analyse de variance n'a montré aucune différence significative au seuil de 5% entre les types éco-saisonniers sur la surface foliaire et sur l'ensemble des autres paramètres.

Tableau XIII: Statistique descriptive des 9 variables évaluées en condition pluviale à Bambey (Sénégal) suivant les 4 types éco-saisonniers.

Type éco-saisonnier	LCB DSS				LCB RSS				SRV DSS				SRV RSS			
	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max
LN	15,61a	0,19	11,62	21,61	14,1a	0,13	11,2	18,07	13,4a	0,15	10,78	17,24	14,22a	0,29	9,74	31,8
DL (%)	48,00a	0,16	29,05	66,27	49,35a	0,22	31,31	67,93	47,71a	0,16	34,32	67,18	46,35a	0,21	20,83	73,17
CC	49,11a	0,07	41,67	55,7	49,78a	0,07	42,13	59,77	47,18a	0,07	40,37	53,88	48,57a	0,06	41,45	57,03
LA (cm ²)	2830,23a	0,38	1009,35	6463,75	2951,13a	0,39	1863,89	5914,35	2673,21a	0,3	1255,9	4506,87	3035,5a	0,34	1021,9	4741,84
RN	73,16a	0,26	38,93	123,83	71,87a	0,15	48,22	89,53	72,3a	0,28	45,38	123,07	71,5a	0,19	39,5	93,89
RM (g)	20,12a	0,22	10,83	30,37	20,15a	0,23	12,32	27,08	18,98a	0,21	13,08	27,4	19,82a	0,2	11,51	28
AB (g)	262,69a	0,45	100,63	586,03	178,47a	0,36	112,23	313,14	190,04a	0,35	120,12	315,71	184,71a	0,31	105,11	330,87
Ratio RM/LA	0,008a	0,53	0,002	0,02	0,007a	0,40	0,002	0,01	0,007a	0,49	0,004	0,01	7,57 x 10 ⁻⁰³ a	0,48	3,66 x 10 ⁻⁰³	0,01
Ratio RM/AB	0,09a	0,41	0,03	0,16	0,12b	0,33	0,07	0,22	0,11ab	0,24	0,04	0,14	0,11ab	0,25	0,06	0,176

LCB : Bassin du lac Tchad, SRV : Vallée du fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho de saison pluviale, cv : coefficient de variation. Le tableau montre les statistiques descriptives de chaque groupe éco-saisonnier. Basé sur l'analyse de variance de chaque caractère, le rapport biomasse sèche racinaire/biomasse sèche aérienne montre une différence significative au seuil de 10% entre les types éco-saisonnier. LN : nombre de feuille total, AB : biomasse sèche aérienne, DL : pourcentage de feuille morte, LA : surface foliaire, CC : teneur en chlorophylle, RN : nombre de racine, RM : biomasse sèche racinaire, RM/LA : rapport biomasse sèche racinaire/surface foliaire, RM/AB : rapport biomasse sèche racinaire/ biomasse sèche aérienne.

En illustrant graphiquement ce résultat (Figure 21), on n’observe pas de divergence entre les courbes de densité. En effet les courbes sont voisines et se superposent les unes sur les autres. Cependant, il a été mis en évidence l’effet de la saison et de la région entre les deux types de sorgho sur la biomasse sèche racinaire (Tableau XIV). Le sorgho de saison sèche semé en condition pluviale, a une biomasse sèche aérienne (LCB DSS : AB=262,69 g ; SRV DSS : AB=190,04 g) supérieure à celle du sorgho pluvial (LCB RSS : AB=178,47 g ; SRV RSS : AB=184,71 g). Bien que les valeurs des biomasses sèches racinaires et les valeurs des biomasses sèches aériennes ne soient pas différentes, le rapport biomasse sèche racinaire sur biomasse sèche aérienne est significatif au seuil de 10% (en particulier pour les sorghos du Bassin du Lac Tchad).

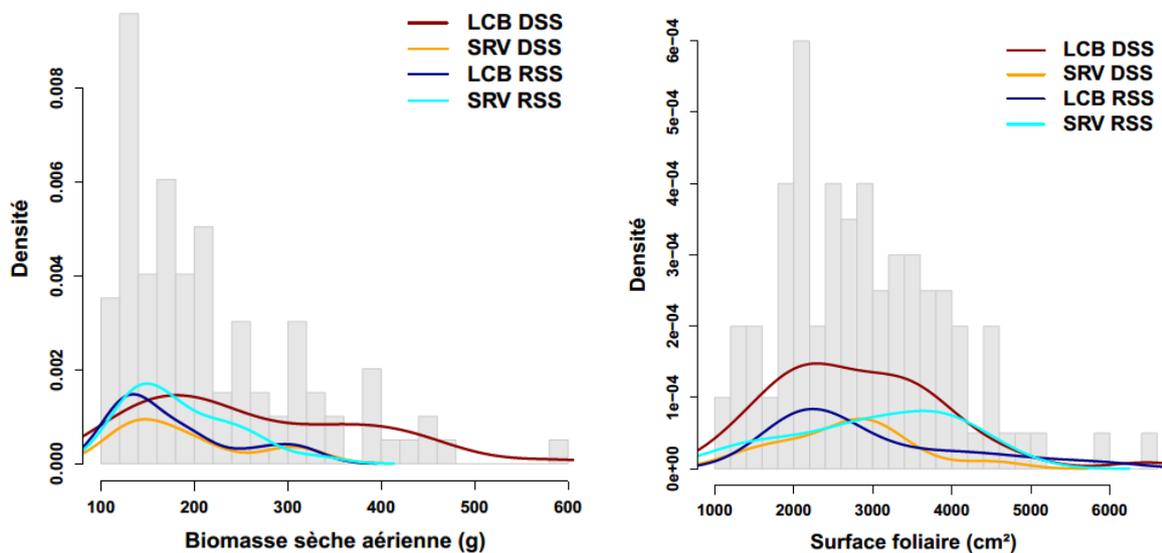


Figure 21 : Distribution de la biomasse sèche aérienne et de la surface foliaire
 LCB : Bassin du lac Tchad, SRV : Vallée du fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche,
 RSS : sorgho de saison pluviale.

Tableau XIV. Variation des paramètres en fonction de la région, saison et de l'interaction région*saison.

Caractères	LN	DL	CC	LA	RN	RM	AB	RM/LA	RM/AB
Région d'origine des accessions (Bassin du Lac Tchad versus Vallée du fleuve Sénégal)									
F	3,83	0,69	3,07	0,02	0,08	0,47	6,82	0,28	2,02
P-value	0,053	0,41	0,08	0,87	0,78	0,49	1,05 x 10⁻⁰²	0,59	0,16
Saison de culture d'origine des accessions (Saison sèche versus Saison Pluviale)									
F	0,77	0,01	1,67	0,91	0,09	0,14	7,08	0,32	8,37
P-value	0,38	0,89	0,20	0,34	0,76	0,70	9,16 x 10⁻⁰³	0,57	4,73 x 10⁻⁰³
Région*saison									
F	3,06	0,47	0,22	0,27	0,005	0,18	3,86	0,01	2,85
P-value	0,08	0,49	0,64	0,60	0,95	0,67	0,052	0,91	0,09

Chaque colonne du tableau correspond à une analyse de variance indépendante pour le caractère indiqué en fonction de la région, de la saison et de l'interaction région*saison (9 analyses effectuées). Sont présentées : la statistique de Fischer (F) et la probabilité critique du test (P-value). Les valeurs surlignées en gras sont les P-values significatives au seuil de 0,05. LCB : Bassin du Lac Tchad, SRV : Vallée du Fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho pluvial. LN : nombre de feuille total, AB : biomasse sèche aérienne, DL : pourcentage de feuille morte, LA : surface foliaire, CC : teneur en chlorophylle, RN : nombre de racine, RM : biomasse sèche racinaire, RM/LA : rapport biomasse sèche racinaire/surface foliaire, RM/AB : rapport biomasse sèche racinaire/biomasse sèche aérienne.

3.1.2.2. Structure de la diversité agro-physiologique.

Une analyse en composantes principales sur les 9 paramètres étudiés a été effectuée. Les cinq premiers axes expliquent 84,89% de la variance totale. La Figure 22a présente le cercle de corrélation entre les paramètres en prenant en compte l'ensemble des 100 accessions sur les deux premiers axes. La surface foliaire et le rapport biomasse sèche racinaire/surface foliaire sont corrélés à l'axe 1 (23,16%). La biomasse sèche aérienne et le rapport biomasse sèche racinaire /biomasse sèche aérienne sont corrélés à l'axe 2 (21,54%). Le nombre de racine est corrélé à l'axe 3 (14,83%), la masse racinaire ; le nombre de feuille et le pourcentage de feuille morte sont respectivement corrélés à l'axe 4 (13,93%) et l'axe 5 (11,42%). La Figure 22b présente la projection des accessions suivant les 4 types éco-saisonnier et ne montre pas de distinction entre les types éco-saisonniers.

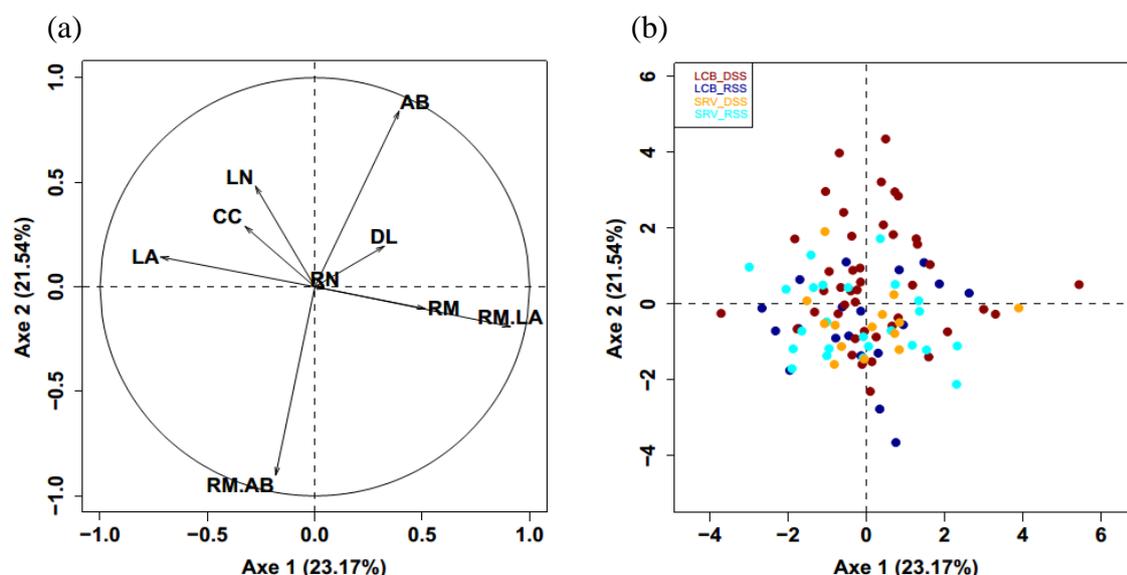


Figure 22 : Corrélation entre les différents caractères et projection des accessions sur la base de l'ACP.

a) Le cercle de corrélation de l'analyse en composantes principales effectuée avec 9 paramètres sur l'ensemble des 100 accessions est présenté. b) Projection des 100 accessions en nuage de points. Chaque point représente une accession et chaque couleur un type éco-saisonnier. LN : nombre de feuille total, AB : biomasse sèche aérienne, DL : pourcentage de feuille morte, LA : surface foliaire, CC : teneur en chlorophylle, RN : nombre de racine, RM : biomasse sèche racinaire, RM/LA : rapport biomasse sèche racinaire/surface foliaire, RM/AB : rapport biomasse sèche racinaire/ biomasse sèche aérienne.

Dans l'analyse discriminante en composante principale (DAPC), on a comparé deux critères (BIC et DiffNgroup) pour inférer le nombre de groupe (K). Comme dans l'analyse DAPC présenté sur les données agro-morphologiques, une analyse *in silico* avec un ré-échantillonnage pour tester la consistance des critères a été effectué. Le critère DiffNgroup a montré une stabilité

dans le choix du nombre de groupe (Figure 23). En se basant sur les résultats de DiffNgroup, K=4 a été choisi comme nombre optimal de groupe.

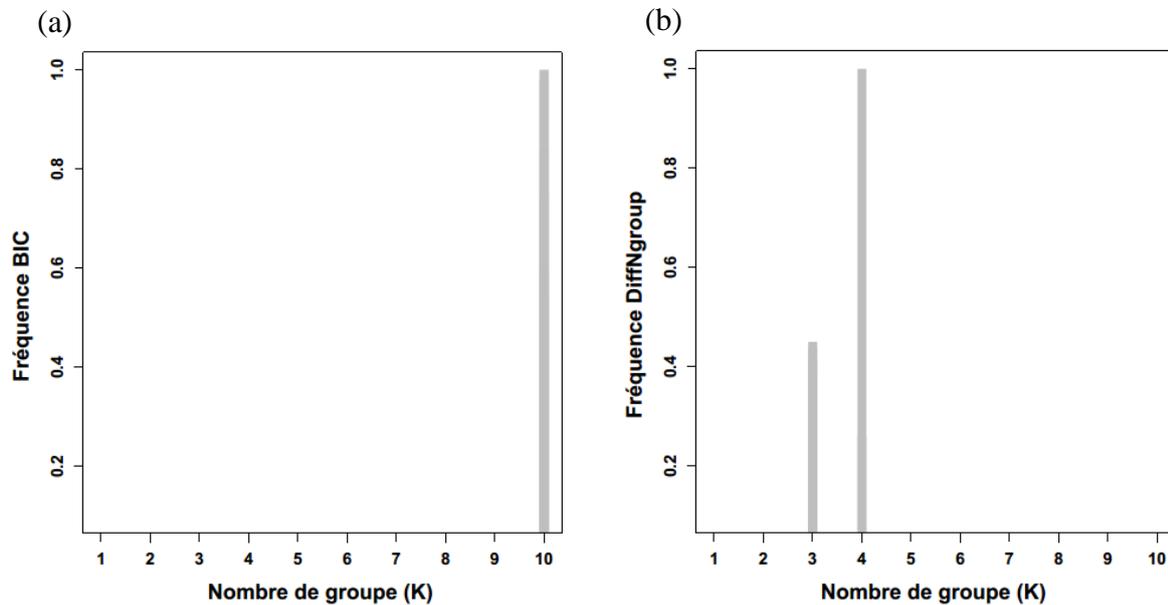


Figure 23 : Inférence du nombre de groupes.

DAPC a été effectué pour inférer le nombre de groupes K sur un échantillon de 100 accessions de sorgho. On a testé de K=1 à K=10. La fréquence de sélection de chaque valeur de K sur 1000 itérations est présentée suivant le critère BIC (a) et le critère DiffNgroup (b).

Il a été inféré les groupes avec K=4 (Figure 24). Tous les types éco-saisonniers sont assignés dans les groupes 1 (n=31), 3 (n=25), et 4 (n=26) (Tableau XV). Seul le groupe 2 (n=17) est majoritairement constitué par les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad. Les caractères qui les discriminent des autres types éco-saisonniers sont le nombre de feuille, la biomasse sèche racinaire, la biomasse sèche aérienne et le rapport biomasse sèche racinaire/biomasse sèche aérienne (Tableau XVI).

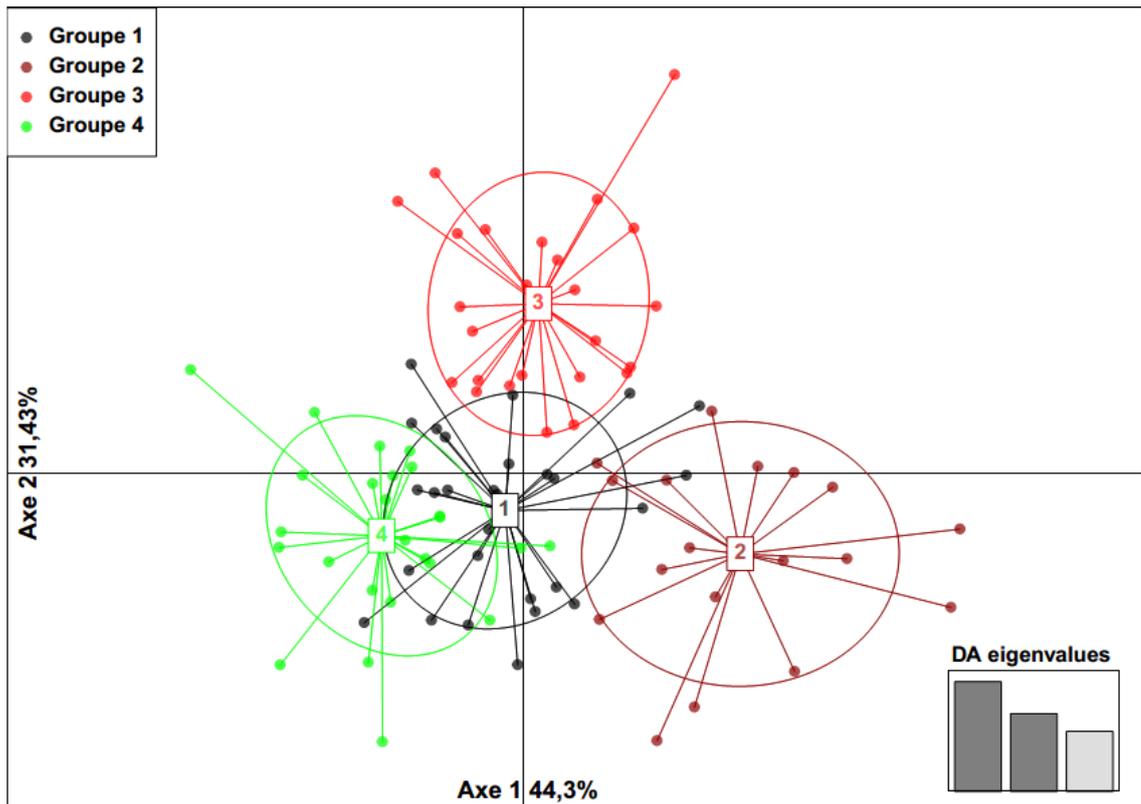


Figure 24: Structuration de la diversité des phénotypes.

Cette analyse est basée sur 5 composantes principale, 9 paramètres agro-physiologiques, 100 accessions (sorgho pluvial et sorgho de saison sèche) collectées dans deux zones géographiques différentes (Bassin du Lac Tchad et Vallée du fleuve Sénégal). Chaque point représente une accession.

Tableau XV : Effectif des types éco-saisonniers dans les groupes inférés par DAPC

Groupes	LCB_DSS	LCB_RSS	SRV_DSS	SRV_RSS	Total
1	11	7	6	7	31
2	14	0	1	2	17
3	10	5	3	7	25
4	7	7	4	8	26

LCB : Bassin du lac Tchad, SRV: Vallée du fleuve Sénégal, DSS: sorgho de saison sèche, RSS: sorgho de saison pluviale.

Tableau XVI. Statistiques descriptives des 9 variables agro-physiologiques suivant les différents groupes inférés par DAPC

Variables	Groupe 1				Groupe 2				Groupe 3				Groupe 4			
	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	Max	moyenne	cv	min	max	moyenne	cv	min	max
LN	14,12a	0,15	9,95	18,48	18,24b	0,25	11,62	31,8	13,91a	0,15	10,78	20,15	13,71a	0,17	9,74	20,56
DL (%)	46,82ab	0,16	34,12	65,25	46,78ab	0,23	20,83	66,27	52,57b	0,17	36,53	73,17	45,06a	0,19	31,04	59,58
CC	49,91a	0,07	43,16	59,77	49,45a	0,04	45,42	54,57	48,38a	0,07	42,29	54,31	47,51a	0,08	40,37	54,26
LA (cm ²)	2776,88b	0,27	1828,11	4450,6	3233,2bc	0,22	2010,72	4890,98	1841,42a	0,28	1009,35	2814,85	3787,59c	0,28	2005,89	6463,75
RN	65,6a	0,21	39,5	99,38	70,76ab	0,26	38,93	108,29	78,32b	0,21	57,13	123,07	75,65ab	0,21	54,85	123,83
RM (g)	15,92a	0,17	10,83	21,09	19,72b	0,19	12,55	25,62	22,28bc	0,16	16,85	28	22,57c	0,15	16,23	30,37
AB (g)	157,97a	0,25	100,63	246,46	371,03c	0,26	150,76	586,03	231,02b	0,32	121,43	385,95	174,52a	0,29	109,17	315,71
RM.LA	0,01a	0	0	0,01	0,01a	0	0	0,01	0,01b	0	0,01	0,02	0,01a	0	0	0,01
RM.AB	0,1b	0,2	0,07	0,18	0,06a	0,33	0,03	0,12	0,1b	0,30	0,06	0,16	0,14c	0,21	0,09	0,22

Les moyennes suivies de lettres différentes sur la même ligne sont significativement différentes à P = 0,05. Sont présentés : la moyenne, le coefficient de variation (cv), le minimum et le maximum. Le tableau montre les statistiques descriptives de chaque groupe. Basé sur l'analyse de variance, tous les groupes montrent une différence significative pour toutes les variables à l'exception de la teneur en chlorophylle. LN : nombre de feuille total, AB : biomasse sèche aérienne, DL : pourcentage de feuille morte, LA : surface foliaire, CC : teneur en chlorophylle, RN : nombre de racine, RM : biomasse sèche racinaire, RM/LA : rapport biomasse sèche racinaire/surface foliaire, RM/AB : rapport biomasse sèche racinaire/ biomasse sèche aérienne.

3.1.3. Diversité génomique du panel étudié

3.1.3.1. Evaluation des données de séquençage

Le séquençage a donné 379 088 966 reads *single-end* correspondant à ~52 milliards de nucléotides avec un score de qualité moyen de 40 pour toutes les accessions. Les séquences sont réparties comme suit : LCB_DSS (168 754 896 reads), LCB_RSS (68 191 689 reads), SRV_DSS (58 857 952 reads) et SRV_RSS (83 284 429 reads). Les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad ont plus de reads comparées aux autres types éco-saisonniers. Les différences peuvent s'expliquer par l'effectif des types éco-saisonniers. L'analyse de variance par le modèle linéaire généralisé sur le nombre de reads et le nombre total de bases n'a montré aucune différence significative ($p < 0,05$) entre les types éco-saisonniers (Figure 25).

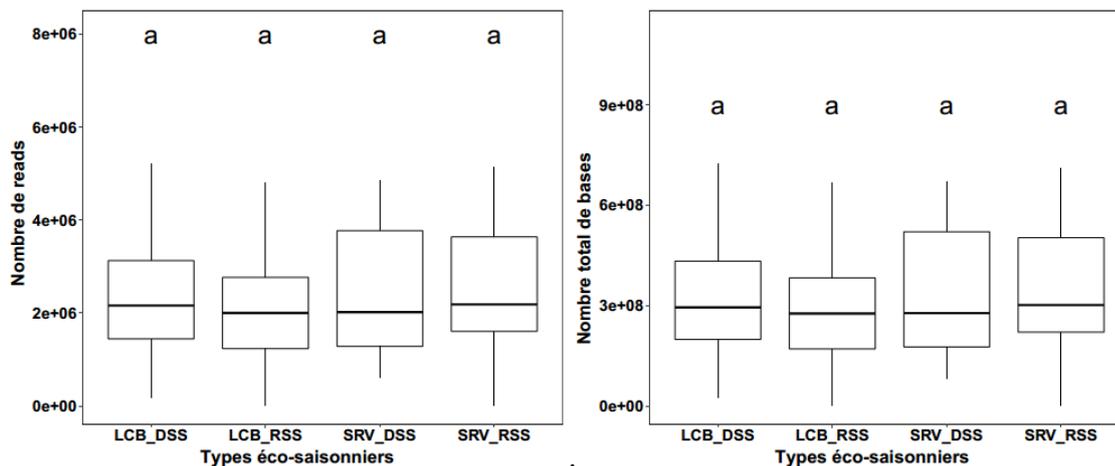


Figure 25 : Distribution du nombre de reads et du nombre total de bases suivant le type éco-saisonnier.

Les boîtes à moustache portant la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P = 0,05$). LCB : Bassin du lac Tchad, SRV : Vallée du fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho de saison pluviale.

Les reads ont été positionnés sur le génome de référence du sorgho et 7 319 255 SNP ont été détectés. Les insertion-délétions (indels) et les SNP ayant une fréquence d'allèle mineur (MAF) inférieure à 0,018 ont été éliminés. Ayant travaillé sur des mélanges de 20 individus par accession, il est possible de trouver jusqu'à 4 allèles par site. Dans un premier temps, différentes options de filtrage ont été comparé permettant d'aboutir à quatre jeux de données possibles :

- Le jeu de données 1 avec possibilité de 4 allèles par locus, et admettant jusqu'à 70% de données manquantes (123 753 SNP) ;

- Le jeu de donnée 2 avec possibilité de 4 allèles par locus, et admettant au maximum 50% de données manquantes (4 822 SNP) ;
- Le jeu de données 3 avec au maximum 2 allèles par locus, et admettant jusqu'à 70% de données manquantes (121 765 SNP) ;
- Le jeu de données 4 avec au maximum 2 allèles par locus, et admettant au maximum 50% de données manquantes (4 719 SNP).

L'analyse de structure (données non présentées) des jeux de données multialléliques (avec un maximum de 4 allèles par site) est similaire aux jeux de données bialléliques. De plus, les jeux de données bialléliques avec des taux de manquants différents (121 765 et 4 719 SNP) produisent des résultats similaires. Pour la suite, le jeu de données billallélique admettant 70% de données manquantes est utilisé parce qu'il présente une meilleure couverture du génome et la plupart des modèles disponibles pour les analyses pour les espèces diploïdes sont paramétrés par défaut sur 2 allèles par site au maximum.

Dans le jeu de données de 121 765 SNP, 796 SNP n'ont pas pu être positionnés sur un chromosome, faute d'assemblage avec le génome de référence ; ils ont été retirés des analyses génétiques. Les 120 969 SNP restant correspondent à une moyenne de 20 SNP pour 100kb. Le nombre de SNP varie de 17 433 sur le chromosome 1 à 9 789 sur le chromosome 7. Le taux de données manquantes sur l'ensemble du génome varie de 63,61 % sur le chromosome 8 à 64,24 % sur le chromosome 10.

Les patterns de qualité de données et de taux de manquant sont inhérents à la méthode GBS et ne sortent pas des observations courantes. Cela a donc permis de poursuivre les analyses génomiques avec les 120 969 SNP (jeu de données 3 épuré des SNP non positionnés physiquement sur les chromosomes).

3.1.3.2. Structure génétique de la population et différenciation entre types éco-saisonniers

Pour examiner la structure génétique des populations étudiées, une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée avec les 120 969 SNP. Les deux premiers axes expliquent 10% de la variation. Ce niveau de variation est souvent rencontré sur ce type de données génomiques présentant une forte variabilité. L'analyse en composantes principales a montré que les accessions de sorgho de saison sèche du bassin du lac Tchad formaient un groupe distinct par rapport aux trois autres types éco-saisonniers (Figure 26). Cela suggère que ces accessions de sorgho de saison sèche du bassin du lac Tchad pourraient avoir des fréquences alléliques distinctes de celles des autres types éco-saisonniers et/ou des allèles spécifiques qui contribuent à leur discrimination.

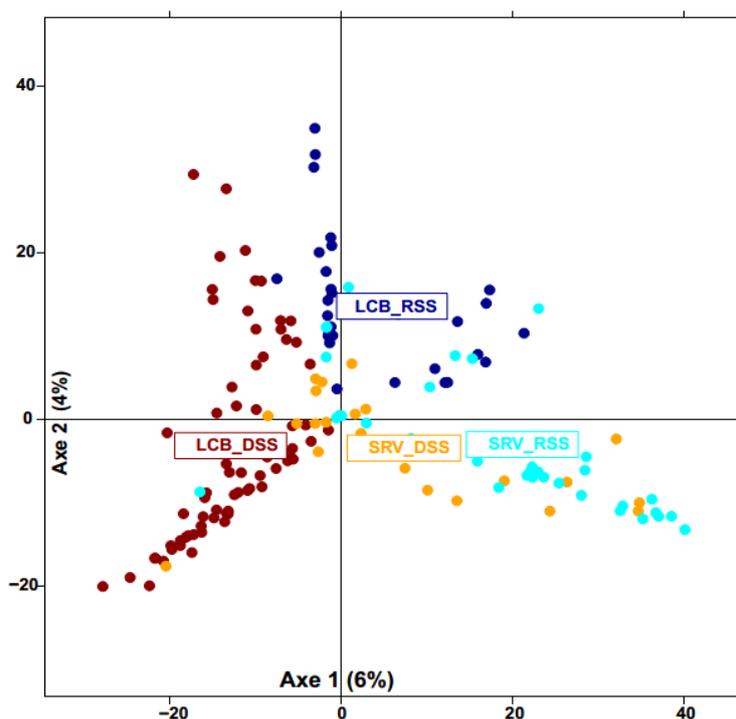


Figure 26 : Analyse en composantes principales.

159 accessions sont présentées avec 120 969 SNP. Chaque point représente une accession et le code couleur correspond au type éco-saisonnier. LCB : Bassin du lac Tchad, SRV : Vallée du fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho de saison pluviale.

L'ACP n'est pas basée sur un modèle génétique. Pour évaluer la structure génomique en partant d'hypothèses et de modèles génétiques, on a effectué une analyse bayésienne implémentée dans le logiciel Admixture, en considérant un nombre de groupes K variant de 1 à 10. Sur la base des 120 969 SNP, l'analyse de la structure de la population a révélé trois groupes génétiques (K=3) parmi les 159 accessions (153 accessions plus les 6 accessions, témoins des essais agromorphologiques)

Le Tableau XVII présente l'effectif des accessions assignées dans chaque groupe suivant le type éco-saisonnier.

Le groupe 1 est un groupe signant pour la saisonnalité, car exclusivement composé des sorghos de saison sèche (58/59). Il comprend la grande majorité des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (52 accessions sur 71) et un quart des accessions de sorgho de saison sèche de la vallée du fleuve Sénégal (6 accessions sur 24). Le groupe 2 (n= 48) est constitué d'un mixte de trois types éco-saisonniers, à l'exception du sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad ; il est principalement composé d'accessions de sorgho pluvial du Sénégal (26) et dans une moindre mesure d'accessions de sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad (10),

les autres accessions (12) étant des sorghos de saison sèche du Sénégal. Le groupe 3 (n=52) se compose de tous les 4 groupes éco-saisonniers. Il est noté que les accessions du Bassin du Lac Tchad dominant dans ce groupe 3 et sont réparties entre le sorgho de saison sèche (LCB DSS n=20) et le sorgho pluvial (LCB RSS n=19) ; complété dans une moindre mesure par le sorgho du Sénégal (SRV DSS n=6, SRV RSS n=7).

Le constat majeur qui ressort de cette analyse génomique est qu'il existe un groupe de sorgho de saison sèche génétiquement différencié des sorghos pluviaux (il s'agit du groupe 1) et des sorghos de saison sèche qui sur le plan génétique restent dans les mêmes structures populationnelles que les sorghos pluviaux (ceux du groupe 2 et 3) (Figure 27).

La distribution géographique des groupes génétiques montre bien qu'elle est aussi structurée en fonction de la région, les groupes 1 et 3 pour la région du Bassin du Lac Tchad et le groupe 2 pour la région de la Vallée du Fleuve Sénégal (Figure 28).

Tableau XVII : Effectifs des accessions inférée suivant le type éco-saisonnier (120 969 SNP)

Groupe	Types éco-saisonniers				Total
	LCB_DSS	LCB_RSS	SRV_DSS	SRV_RSS	
Groupe 1	52		6	1	59
Groupe 2		10	12	26	48
Groupe 3	19	20	6	7	52
Total	71	30	24	34	159

Le tableau présente l'effectif des accessions assignées dans chaque groupe suivant le type éco-saisonnier. LCB : Bassin du lac Tchad, SRV : Vallée du fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho de saison pluviale.

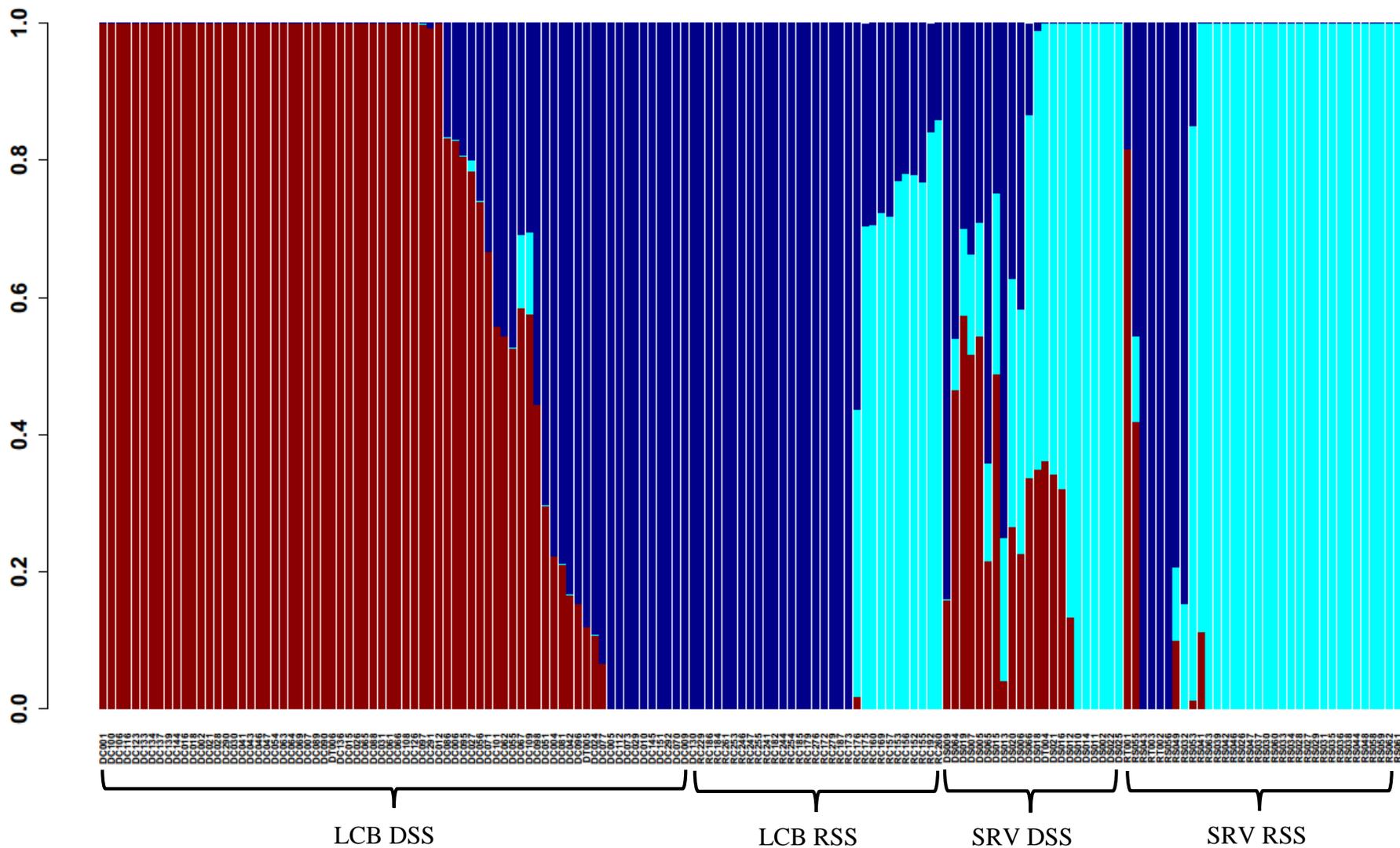


Figure 27. Structure génétique de la population

Chaque accession est représentée par une barre verticale. Chaque groupe est représenté par une couleur différente : rouge foncé (groupe 1), cyan (groupe 2) et bleu foncé (groupe 3). LCB : Bassin du lac Tchad, SRV : Vallée du fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho de saison pluviale.

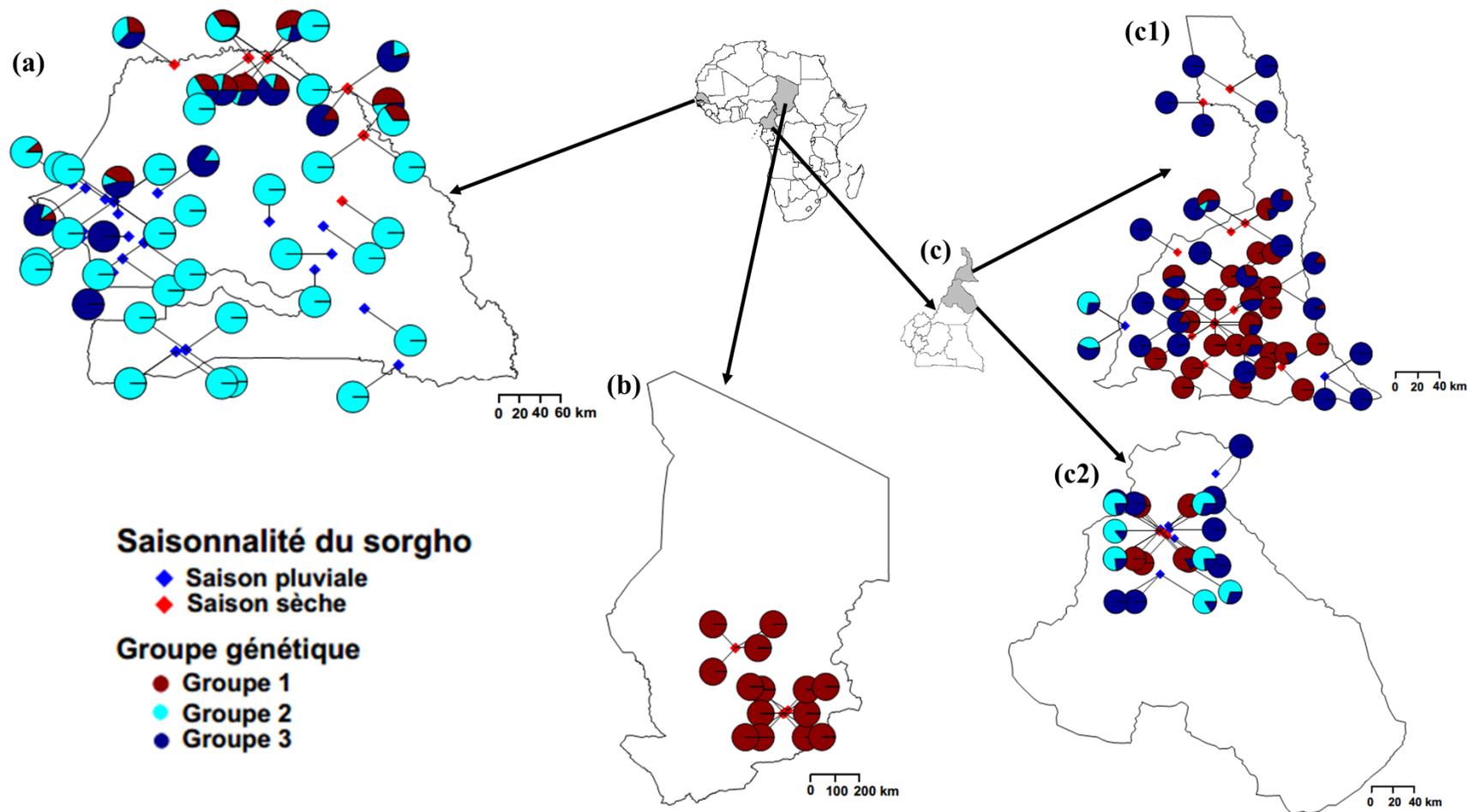


Figure 28 : Distribution géographique des groupes génétiques des 159 accessions avec 120 969 SNP.

Distribution géographique du sorgho au Sénégal (a), Tchad (b) et Cameroun (c) (c1) région de l'Extrême-nord, c2) région du Nord). Chaque diagramme circulaire (camembert) correspond à une accession dont les couleurs représentent les valeurs des coefficients d'assignation aux groupes génétiques résultant de l'analyse Admixture (Figure 27). Les losanges rouge et bleu (saisonnalité du sorgho) présentent les localités où les deux types de sorgho ont été collectés.

3.1.3.3. Diversité génétique entre type éco-saisonnier et groupe inféré par Admixture

Les paramètres de diversité génétique des types éco-saisonniers et des groupes inférés par le logiciel Admixture ont été estimés et sont présentés dans le Tableau XVIII. Au total, 243 938 allèles ont été détectés parmi les 159 accessions de sorgho. En faisant le postulat selon laquelle le sorgho de saison sèche aurait été obtenu par un processus de sélection et/ou d'adaptation à partir du sorgho pluvial, on peut tester l'hypothèse selon laquelle la diversité génétique du sorgho de saison sèche devrait être faible par rapport à celle du sorgho de saison pluviale. Les accessions de sorgho de saison sèche des deux régions (Bassin du Lac Tchad et Vallée du fleuve Sénégal) présentent respectivement une richesse allélique faible (LCB DSS $A_R = 1,105$; SRV DSS $A_R = 1,1289$) par rapport au sorgho pluvial (LCB RSS $A_R = 1,1240$; SRV_RSS $A_R = 1,1360$). Dans le Bassin du Lac Tchad, le sorgho de saison sèche (LCB DSS $A_P = 12\ 301$) présente un nombre d'allèles privés très élevé comparé au sorgho pluvial (LCB RSS $A_P = 7\ 599$). Par contre dans la Vallée du Fleuve Sénégal, le sorgho de saison sèche (SRV DSS $A_P = 5\ 501$) présente un nombre d'allèles privés très inférieur au sorgho pluvial (SRV RSS $A_P = 13\ 060$). L'analyse de variance sur ces paramètres génétiques montre des différences significatives ($p < 0,05$) entre le sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad et les trois autres types éco-saisonniers (résultat non présenté).

Tableau XVIII : Paramètres de diversité génétique des types éco-saisonniers et des groupes inférés par Admixture (120 969 SNP)

	N	A_T	A_R	A_P
Accessions	159	241 938	-	-
Types éco-saisonniers				
LCB_DSS	71	191 960	1,1051	12 301
LCB_RSS	30	181 864	1,1240	7 599
SRV_DSS	24	185 341	1,1289	5 501
SRV_RSS	34	196 079	1,1360	13 060
Groupes				
1	59	191 336	1,105	10 589
2	48	206 115	1,134	25 986
3	52	193 778	1,115	10 100

N : effectif, A_T : nombre total d'allèle, A_R : richesse allélique, A_P : nombre d'allèles privés. LCB : Bassin du lac Tchad, SRV : Vallée du fleuve Sénégal, DSS : sorgho de saison sèche, RSS : sorgho de saison pluviale.

Les paramètres de diversité génétique ont aussi été estimés pour les groupes inférés par le logiciel ADMIXTURE. Le groupe génétique 1 constitué en majorité par des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad a un nombre total d'allèles plus faible (groupe 1 $A_T=191\ 336$) par rapport aux autres groupes (groupe 2 $A_T=206\ 115$, groupe 3 $A_T=193\ 778$). La richesse allélique du groupe 1 est faible par rapport à celui du groupe 2 (constitué en majorité par le sorgho pluvial). Les résultats de l'analyse de la variance (données non présentées) ont montré sur l'ensemble des paramètres génétiques des différences significatives entre tous les groupes.

3.1.3.4. Relations entre la structuration moléculaire et la structuration agro-morphologique

La correspondance entre les groupes génomiques (Gg) inférés par le logiciel ADMIXTURE et les groupes agro-morphologiques (G) identifiés par l'analyse discriminante en composante principale (DAPC) a été décrite afin de comparer les deux structures (Tableau XIX). Les résultats montrent que le groupe agro-morphologique G1 de l'essai en saison pluviale est reparti dans deux groupes génétiques Gg1 et Gg3 ; et le groupe agro-morphologique G2 dans les groupes génétiques Gg2 et Gg3. Les groupes agro-morphologiques G1, G2 et G3 de l'essai en condition de décrue sont répartis respectivement dans les groupes génétiques Gg1 et Gg3 ; Gg2 ; Gg3.

Tableau XIX. Correspondance entre groupes génomiques inférés par ADMIXTURE et groupes agro-morphologiques révélés par les caractères agro-morphologiques

		Groupe génomique (Gg)			Total groupe agro-morphologique
		Gg1	Gg2	Gg3	
Bambey 2016 (150 accessions)	G1	53	7	35	95
	G2	1	40	14	55
Podor 2016 (135 accessions)	G1	52	4	25	81
	G2	0	29	1	30
	G3	4	0	20	24
Bambey 2017 (153 accessions)	G1	52	2	24	78
	G2	5	45	25	75

La différence du nombre d'accessions entre les essais est dû à l'absence de l'accession pour cause de non floraison ou de données manquantes pour un ou plusieurs caractères.

3.2. Discussion générale

Cette thèse avait pour objectif d'analyser la divergence phénotypique et génétique des variétés de sorgho de saison sèche par rapport aux variétés pluviales. A partir des données agro-physiologiques, on a cherché à comprendre le comportement physiologique de la culture et identifier des caractères associés à la réponse de cette plante à la variation des agrosystèmes entre deux saisons. L'originalité de ce travail réside dans le fait que le comportement des deux types saisonniers a été évalué à chaque fois dans les mêmes conditions environnementales (les deux types saisonniers évalués ensemble), ce qui permet d'inférer des différences héréditaires (ayant une base génétique), les conditions environnementales étant égales par ailleurs.

Des questions de recherches concernant l'adaptation à la saison sèche qui a façonné le processus de diversification du sorgho dans les agrosystèmes de décrue ont été posées. Cette adaptation saisonnière implique une réponse de la culture à la variation, par rapport à l'environnement de saison pluvial utilisé comme référence dans l'étude, de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques (régime hydrique basé sur l'eau stockée dans le sol ; sols différents ; pression parasitaire différentes ; gamme de photopériodes différentes ; températures différentes). Les différenciations phénotypiques et génétiques de la plante qui pourraient être associées à ces changements saisonniers ont été recherchées.

3.2.1. Structure de la diversité agro-morphologique

L'ensemble des accessions de sorgho étudiées a été subdivisée en 4 groupes éco-saisonniers. Les résultats de cette étude montrent que la diversité des 11 caractères agro-morphologiques utilisés n'est pas complètement façonnée selon ce découpage. En effet, les accessions sont organisées en seulement 2 groupes dans les essais en saison pluviale et 3 groupes dans l'essai en saison sèche. En saison pluviale, le premier groupe rassemble essentiellement les accessions de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (groupe éco-saisonnier LCB_DSS) ; le second groupe rassemble les accessions de saison pluviale et certaines accessions de saison sèche de la Vallée du fleuve. L'assignation d'une vingtaine d'accessions (surtout du type éco-saisonnier LCB_RSS) est cependant incertaine puisqu'elles sont dans le groupe 1 dans l'essai de Bambey en 2016 et dans le groupe 2 de l'essai en 2017. De plus, certaines accessions de sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal se retrouvent assignées avec les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad du groupe 1 de l'essai de Bambey 2016 et dans l'essai de

Bambey 2017, ces accessions sont assignées dans le groupe 2 avec les accessions de sorgho pluvial des deux régions.

Dans l'essai de Podor, les groupes sont relativement stables par rapport à la structuration issue des essais de Bambey, mais il émerge un groupe supplémentaire constitué essentiellement d'accessions pluviales du Bassin du Lac Tchad (LCB_RSS) (16 accessions sur 24) ; on peut aussi considérer qu'il émerge un autre groupe constitué d'une quinzaine d'accessions (surtout des accessions pluviales de la Vallée du Sénégal) qui n'ont pas pu être prises en compte car elles n'ont pas pu fleurir ni achever leur cycle.

On peut donc confirmer, à la suite de ces trois essais dans des environnements comparables, que les accessions de sorgho du Bassin du Lac Tchad ont des comportements différents de celles de la Vallée du Sénégal, ce qui suggère une différenciation génétique de ces sorghos selon la région éco-géographique où ils ont évolué. Les essais ont été menés dans les conditions d'essais plus proches des conditions de croissance et de culture habituelles des sorghos du Sénégal. Le cycle des sorghos du Bassin du Lac Tchad a été très allongé dans les essais de saison pluviale de Bambey, en particulier les accessions de sorgho de saison sèche qui n'ont pu initier leur floraison que lorsque la durée des jours a suffisamment diminué. Dans leurs conditions de culture habituelle (saison sèche), et selon l'itinéraire technique local, les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad épient toujours à partir du mois de décembre. Ce comportement a été décrit dans le nord du Cameroun par Barrault *et al.* (1972). Chantereau *et al.* (2013) a lié l'aptitude du sorgho de saison sèche à toujours fleurir à la même date à sa forte sensibilité à la photopériode. C'est un caractère qui permet à la plante de moduler son cycle en fonction des dates de semis de façon à toujours pouvoir boucler son cycle (Kouressy *et al.*, 2005). La sensibilité du sorgho à la photopériode en saison sèche (essai de Podor) a rendu impossible la floraison de certains sorgho pluviaux du Sénégal.

L'itinéraire technique des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac peut avoir contribué à son comportement particulier. En effet, ce sorgho de saison sèche, contrairement aux autres, a été historiquement soumis par les paysans à la pression de sélection d'un itinéraire technique original : les agriculteurs sélectionnent dans un premier temps, à la pépinière, les plants les plus vigoureux pour le repiquage, et ensuite, lors de la récolte, ils sélectionnent les plus belles panicules comme semences pour la saison culturale prochaine. Ils ont ainsi au fil des années, contribué à sélectionner les accessions ayant une bonne adaptation non seulement

à la saison sèche mais aussi à cet itinéraire technique qui demande aux plantes de supporter un choc de transplantation et une capacité de reprise importante.

3.2.2. Variabilité des accessions en réponse aux saisons de culture

Les résultats montrent que le comportement des accessions de sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal et des accessions de sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad ont été les plus stables dans les deux années de culture à Bambey (en 2016 et en 2017) comparé à celles des deux autres types éco-saisonniers. Elles sont moins affectées par la variation climatique (pluviométrie, température) observée dans la saison pluviale. Les accessions de sorgho pluvial du Sénégal restent, dans le cadre de l'étude (faite au Sénégal), dans leur environnement de culture habituel et ont été moins stable d'une année à l'autre. Dans la Vallée du Fleuve Sénégal il est rapporté que certaines accessions de sorgho actuellement cultivées en saison sèche, sont des accessions de sorgho pluvial qui ont été testées par les paysans eux-mêmes, en condition de décrue ; les paysans ont gardé les mieux adaptées à leurs besoins (enquête terrain). Certaines accessions de sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal auraient ainsi conservé leur aptitude à croître en condition pluviale.

Les accessions de sorgho de saison sèche et de saison pluviale de la Vallée du Fleuve Sénégal ont été plus stables entre les deux saisons de culture (Bambey-Podor) contrairement aux accessions de sorgho de saison sèche et de saison pluviale du Bassin du Lac Tchad. Les accessions de sorgho du Sénégal seraient donc adaptées aussi bien en saison sèche qu'en saison pluviale, alors que les accessions de saison sèche du Bassin du Lac Tchad semblent spécialisées pour la culture en saison sèche. Néanmoins, il a été noté que 10 accessions de sorgho de la Vallée du Fleuve Sénégal (6 accessions de saison de pluie et 4 accessions de saisons sèche) n'ont pas fleuri ou fini leur cycle dans l'essai de saison sèche. Leur sensibilité à la photopériode serait différente de celle des autres accessions. De manière générale, les variétés d'une espèce montrent une large variabilité de réponse à la photopériode en fonction de leur lieu d'adoption et de pratiques culturales (Craufurd *et al.*, 1999). Concernant les accessions n'ayant pas fleuri, la période favorable pour l'induction de la floraison aurait été dépassée. Et concernant les accessions qui n'ont pas réussi à terminer leur cycle, elles n'ont probablement pas eu la capacité d'extraire suffisamment l'eau du sol et ont dû probablement souffrir de stress hydrique en fin de cycle. La variation observée chez les types éco-saisonniers du Bassin du Lac Tchad signifierait qu'ils sont plus adaptés à une saison culturale, c'est-à-dire saison pluviale pour le sorgho pluvial (voir Tableau X) et saison sèche pour le sorgho de saison sèche.

3.2.3. Quels caractères différencient les types éco-saisonniers ? Quels mécanismes physiologiques connus sont associés à ces caractères ?

La différence agro-morphologique observée entre les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad et les 3 autres types éco-saisonniers dans les deux saisons de culture repose sur 3 des 11 caractères mesurés : la date d'épiaison, la hauteur de la plante et le diamètre de la tige. Ces caractères auraient été les critères de choix des paysans pour la sélection des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad. Une plante est dite adaptée dans un environnement lorsqu'elle réussit à se reproduire. La date d'épiaison est donc un caractère clé dans le processus d'adaptation. La date d'épiaison chez les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad a été tardive en saison pluviale et précoce en saison sèche comparé aux accessions de sorgho pluvial du Sénégal. Cette différence de comportement est liée à la forte sensibilité du sorgho de saison sèche à la photopériode. Une telle variabilité de la date semis-épiaison a été observée chez le maïs tropical (Gouesnard *et al.*, 2002).

La longueur de la feuille a aussi permis de mettre en évidence la différenciation entre les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad et les 3 autres types éco-saisonniers seulement en condition pluviale. La réduction de la taille des feuilles est un mécanisme qui permet d'ajuster la surface des feuilles pour éviter le stress (Blum and Sullivan, 1986). Bien qu'avec les données agro-physiologiques la surface foliaire (estimée avec une méthode proximale et non mesurée) n'ait pas montré de différence significative entre les 4 types éco-saisonniers, on note néanmoins que la surface foliaire du sorgho de saison sèche est légèrement inférieure à celle du sorgho pluvial, en particulier pour les accessions de sorgho de saison sèche de la vallée du fleuve Sénégal. Cette tendance pourrait suggérer, sous réserve de validation statistique par d'autres études, que ces accessions se sont adaptées en réduisant leur surface foliaire. La réduction de la surface foliaire est un mécanisme physiologique connu pour limiter l'évapotranspiration (Levitt, 1972). Ce caractère semble être une adaptation fixée au niveau héréditaire dans les populations du sorgho de saison sèche, sachant que cette observation a été faite en absence de contrainte hydrique dans les essais présentés.

Parmi les 9 caractères agro-physiologiques étudiés dans le cadre de cette étude, quatre caractères se sont révélés discriminants (voir Tableau XVI) et ont permis de mettre en évidence une différenciation entre quelques accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (14/42 accessions) et les 3 autres types éco-saisonniers à savoir : le nombre de feuilles à maturité, la biomasse sèche racinaire, la biomasse sèche aérienne et le ratio biomasse sèche

racinaire/biomasse sèche aérienne. Des valeurs plus élevées du rapport entre la biomasse sèche racinaire et la biomasse sèche aérienne indiquent une augmentation de la densité racinaire sur la surface foliaire, un phénomène qui présente l'avantage de minimiser la perte d'eau et de maximiser l'absorption d'eau dans un contexte de stress hydrique (Passioura, 2012). Ce résultat soutient l'hypothèse d'une divergence adaptative saisonnière du sorgho dans le Bassin du Lac Tchad. L'identification de ces caractères ouvre des pistes de discussions sur les mécanismes physiologiques candidats qui sous-tendent l'adaptation spécifique du sorgho de saison sèche du Bassin du lac Tchad.

Les agriculteurs se basent sur la diversité agro-morphologique pour nommer les accessions en langues locales et élaborer des taxinomies locales ; ces taxinomies regroupent les accessions en grands groupes variétaux qui reposent généralement sur des similitudes de modes de culture et d'usage. Les travaux de Saïdou *et al.* (2014a) sur les sorghos repiqués du Bassin du Lac Tchad ont cependant montrés que les liens entre les groupes variétaux et la structure agro-morphologique restaient complexes chez le sorgho de décrue. En effet, ces travaux ont montré que le groupe variétal contribuait à façonner la structure agro-morphologique (le lien étant différent de ce qui est attendu dans l'hypothèse de neutralité), mais l'existence de plusieurs autres facteurs agissant également sur la diversité morphologique rend ce lien moins tranché.

3.2.4. La diversité génétique du sorgho est-elle structurée en lien avec la saisonnalité ?

Les résultats ont permis de montrer que la diversité génétique du sorgho est organisée suivant le type saisonnier et suivant la provenance géographique. Une telle structuration de la diversité génétique a déjà été mise en évidence par Deu *et al.* (2008) pour les origines géographiques. Ces résultats montrent en effet que les accessions sont organisées en 3 groupes génétiques (Gg). Le groupe 1 (Gg 1) regroupe la grande majorité des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (52/71 accessions) et uniquement cinq des accessions de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal. Il s'agit pour le Bassin du Lac Tchad des groupes variétaux ajagamaari, safraari, sukkatari du Cameroun et aouk et jiresa du Tchad, dont toutes les accessions sont assignées au groupe Gg1.

Le groupe génétique Gg2 est constitué en grande partie par les accessions de sorgho pluvial du Sénégal et du Bassin du Lac Tchad et dans une moindre mesure par des accessions de sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal. Ces dernières sont cependant assignées en

grande majorité dans le groupe Gg2 ; les autres sont réparties dans les deux groupes Gg1 et Gg3.

Le groupe Gg3 est lui constitué essentiellement des accessions de sorgho pluviale du Bassin du Lac Tchad et des 19 accessions de sorgho de saison sèche de la même région qui ne sont pas dans le groupe Gg1. Ces accessions appartiennent aux groupes variétaux burguri et majeeeri dont certaines accessions sont bien dans le groupe Gg3 alors que d'autres sont dans le groupe Gg1.

Cette structuration de la diversité peut s'expliquer par une circulation limitée des semences entre les deux régions Ouest et Centre de l'Afrique ; la structure repose donc sur 3 pools génétiques : un qui correspond à des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad (Gg1), un qui correspond à des accessions pluviales du Bassin du Lac Tchad (Gg3) et un qui correspond à des accessions pluviales du Sénégal (Gg2). Ce grand découpage ne reflète cependant pas la complexité des échanges génétiques ni des adaptations qui se sont faites au fil des années. En effet, la représentation graphique de la structuration génétique montre que si 104 accessions assignées à un groupe génétique ont un génome complètement issu du pool génétique correspondant on peut aussi voir que 49 accessions sont admixées et donc issues de flux de gènes plus ou moins complexes entre les trois pools génétiques.

Ceci est particulièrement marquant pour les 22 accessions de sorgho de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal, dont 6 appartiennent au pool génétique des sorghos pluviaux du Sénégal et dont les 16 autres sont admixées ; c'est à dire qu'elles possèdent une part génétique des deux ou trois pools génétiques. Jamin (1986) rapporte que dans les années 60 et 70, dans le cadre d'un programme d'amélioration du sorgho de saison sèche dans la Vallée du Fleuve, les chercheurs ont collecté au Sénégal les meilleures variétés de sorgho en milieu paysan parmi lesquels les groupes variétaux samba souki , pourdi et sevil présents dans la collection étudiée ici ; il indique de plus que des accessions de sorgho de décrue du Cameroun ont été introduites pour améliorer ces variétés. Des flux de gènes et/ou des hybridations contrôlées des programmes d'amélioration sont vraisemblablement au moins en partie à l'origine de la présence d'une part génétique du groupe Gg1 dans les accessions de sorgho de saison sèche de la vallée du fleuve Sénégal. Les admixtures observées avec le pool génétique Gg2 sont, elles, plus probablement le résultat de pratiques paysannes, anciennes et récurrentes, faites de tests et d'essais de variétés pluviales en conditions de saison sèche ce qui peut permettre certains croisements entre des variétés de ces deux types en plus de l'usage de certaines variétés dans les deux conditions de culture.

Les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad sont réparties dans deux groupes génétiques. Une partie des accessions contenues dans ce panel ont été classées dans la taxonomie paysanne par des études antérieures (Saïdou *et al.*, 2014a). Il a été constaté, a posteriori, que les accessions des groupes variétaux ajagamaari, safraari, sukkatari, jiresa, gagnan et aouk sont assignés par l'analyse génomique uniquement au groupe Gg1 alors que les accessions des groupes variétaux majeeri, manduwoyri et burguuri sont présents dans les deux groupes Gg1 et Gg3. Il apparaît donc que l'homogénéité des caractères sur la base desquels les paysans définissent les premiers groupes variétaux reflète également une plus forte homogénéité génomique. Cela n'est pas le cas pour la seconde série de groupes variétaux comme burguuri, qui est déjà connu pour inclure en son sein une plus forte hétérogénéité (Saïdou *et al.*, 2014a).

La correspondance entre la structure génétique et la taxonomie paysanne demeure une question complexe. Cette correspondance a fait l'objet d'une étude plus fine chez le sorgho de saison sèche, à une échelle locale, au Nord Cameroun (Soler *et al.*, 2013). Ces travaux ont mis en évidence que les groupes génétiques étaient cohérents avec la classification taxonomique des variétés locales par les agriculteurs. A cette échelle, les paysans séparent le sorgho de saison sèche en deux compartiments (muskwaari et baburi). Le décalage de la période de croissance et de floraison entre ces deux types de sorgho a été identifié comme étant à l'origine de cette différenciation. L'étude a montré que les deux compartiments (muskwaari et baburi) restaient séparés génétiquement ; mais aussi, que les plantes issues de chaque variété au sein d'un compartiment donné étaient généralement assignées à un seul ou deux groupes génétiques uniquement, sur un total de 14 groupes génétiques identifiés.

3.2.5. Comparaison de la diversité génétique selon les types éco-saisonniers

Les résultats montrent que la richesse allélique varie selon les types éco-saisonniers. Elle est plus importante chez les accessions de sorgho pluvial que celle des accessions de sorgho de saison sèche de la même région. Certains travaux ont avancé que le sorgho de saison sèche est issu d'une « dessaisonalisation » (processus de sélection) à partir du sorgho pluvial, ce qui impliquerait que la diversité au sein du sorgho pluvial soit plus élevée que celle du sorgho de saison sèche. Les résultats pourraient appuyer cette hypothèse en partie. Cependant, ils restent à être considérés avec prudence parce que les taux d'hétérozygotie n'ont pas été estimés.

Au niveau des groupes inférés par l'analyse de structure, les résultats montrent que le nombre d'allèles privés du groupe Gg2 (constitué en majorité par le sorgho pluvial de la Vallée du Fleuve Sénégal) est deux fois supérieur à celui du groupe Gg1 (composé des accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad).

3.2.6. Adaptation et plasticité : correspondance entre la structure génétique, la structure agromorphologique et les types éco-saisonniers

Cette étude a pu mettre en évidence une certaine correspondance entre les groupes agromorphologiques (G) et les groupes génétiques (Gg). Les résultats montrent que le groupe agromorphologique G1 de l'essai en saison pluviale est reparti dans deux groupes génétiques Gg1 et Gg3 ; et le groupe agromorphologique G2 dans les groupes génétiques Gg2 et Gg3. Les groupes agromorphologiques G1, G2 et G3 de l'essai en condition de décrue sont répartis respectivement dans les groupes génétiques Gg1 et Gg3 ; Gg2 ; Gg3. Les types éco-saisonniers sorgho pluvial du Sénégal, sorgho de saison sèche et sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad sont homogènes, c'est-à-dire qu'on retrouve le même groupe d'accessions assigné aux groupes morphologiques et aux groupes génétiques.

Le regroupement des accessions selon les différents groupes éco-saisonniers est le résultat de la coévolution entre le sorgho et les paysans des différentes sociétés où cette espèce est importante sur le plan alimentaire et culturel. On peut certainement relever des comportements différents des agriculteurs de différentes cultures par rapport à différentes variétés paysannes de sorgho. Sur le plan agronomique, le sorgho est cultivé depuis de très longues périodes surtout en saison pluviale ce qui a donné naissance à une grande diversité de variétés paysannes à travers toute l'Afrique, l'Inde et aujourd'hui les USA et l'Europe (surtout des variétés issues de la recherche) ; elles sont adaptées à des conditions climatiques et agronomiques bien différentes (Chantereau *et al.*, 2013). Les usages aussi peuvent être différents, depuis l'alimentation humaine à l'alimentation animale en allant vers les matériaux aujourd'hui (Kebe, 2002). Au Nord Cameroun, certaines variétés pluviales sont reconnues comme très bien adaptées à produire du sorgho germé qui sert dans la préparation de bières locales ; dans d'autres régions cet usage n'est pas important. Partout certaines variétés sont utilisées par les femmes de manière préférentielle pour faire de la bouillie pour les enfants, particulièrement au moment du sevrage. Probablement plus récemment, le sorgho a aussi été cultivé en saison sèche, soit dans des cuvettes qui ont retenues les eaux de pluie soit dans les vallées d'inondation de fleuves importants, dans des sols à forte rétention d'eau, après le ressuage des pluies. Les groupes éco-

saisonniers que l'on observe aujourd'hui sont le résultat de processus complexes de coévolution relevant d'interactions entre des caractéristiques biologiques du sorgho, des aspects de sélection environnementale, de sélection humaine et sans doute des phénomènes aléatoires (mutations et dérive) au cours du processus de diversification saisonnière du sorgho.

Les résultats soulignent la complexité des phénomènes à l'œuvre. Les groupes éco-saisonniers ne se comportent pas de manière totalement homogène pour ce qui est des caractères agromorphologiques et ne correspondent pas non plus chacun à un groupe génétique unique complètement distinct des autres. On a déjà noté que les sorghos de saison sèche du Bassin du Lac Tchad ont un cycle extrêmement allongé en culture pluviale (parfois plus de 120 jours entre le semis et l'épiaison, contre 65 jours en saison sèche). On peut, en plus, remarquer que parmi ces sorghos du Bassin du Lac Tchad ceux du groupe génétique Gg1 semblent plus tardifs que ceux du groupe génétique Gg3, en particulier dans l'essai de Podor où ils sont dans des conditions plus proches de leurs conditions habituelles de culture (65 jours en moyenne contre 58,7); ils semblent aussi de plus grandes tailles. On peut donc proposer, à la vue de ces résultats, que les variétés de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad du groupe génétique Gg1 soient issues d'un processus de divergence adaptative plus long et ayant déjà abouti à une différenciation sur le plan génétique et morpho-physiologique. Le processus évolutif en œuvre pourrait être différent ou plus récent pour les accessions de sorghos de saison sèche du groupe génétique Gg3 qui restent encore assez proches, sur le plan génomique et sur le plan morpho-physiologique, de certains sorghos pluviaux. Il est envisageable également que ces variétés aient continuées à avoir des flux de gènes avec les variétés pluviales. Au vu des pratiques agricoles en œuvre (séparation dans le temps et l'espace des agrosystèmes de décrue avec les agrosystèmes pluviaux), ces flux de gène potentiels seraient alors le fruit de pratiques paysannes comme l'introduction des variétés d'une saison à l'autre ou la culture de variétés à saisonnalité dite « mixte » (Saïdou *et al.*, 2014a).

Par ailleurs, le groupe éco-saisonnier des sorghos de saison sèche de la Vallée du Sénégal ne constitue ni un groupe génétique distinct, ni un groupe agromorphologique distinct ; on peut donc penser que les capacités de croissance de ces sorghos dans différentes conditions sont plus vraisemblablement le résultat d'une plasticité phénotypique exprimée grâce à la variabilité génétique déjà présente dans les sorghos pluviaux. Il ne semble pas, à ce stade d'évidences expérimentales, que ces sorghos de saison sèche de la Vallée du Fleuve Sénégal portent une

évolution génétique particulière ; le cas échéant, celle-ci serait rendue peu visible à cause de flux de gènes probables avec les sorghos pluviaux.

Les patterns d'adaptation saisonnières ainsi discutés chez les sorghos de décrue (deux patterns proches mais distinguables dans le Bassin du Lac Tchad et un pattern peu différencié du pluvial dans la vallée du fleuve Sénégal) suggèrent la probabilité d'une histoire évolutive complexe autour de la diversification saisonnière du sorgho. Ces patterns offrent de nouvelles pistes pour des études complémentaires afin de formuler et tester des scénarios d'évolution adaptative chez le sorgho.

**CONCLUSION GENERALE ET
PERSPECTIVES**

Conclusion générale

Cette thèse a analysée la variabilité héréditaire des caractères agro-morphologiques et agro-physiologiques et la diversité génomique chez le sorgho en lien avec la diversification saisonnière de cette espèce dans le Bassin du Lac Tchad et la Vallée du Fleuve Sénégal. Ces deux zones, situées dans la bande sahélienne en Afrique de l'Ouest et du Centre, sont des zones clés où se sont développées des agrosystèmes de sorgho de décrue à travers les dynamiques paysannes. Cette étude visait l'identification des caractères adaptatifs et de patterns génomiques associés à l'adaptation saisonnière du sorgho.

Des essais mixtes effectués en saison pluviale et en saison sèche ont permis de mettre en évidence, sur 4 types éco-saisonniers, la présence d'une forte plasticité chez le sorgho pour plusieurs caractères phénotypiques, incluant une plasticité de caractères répondant à la variation des agrosystèmes entre deux saisons à savoir : la date d'épiaison, la durée d'épiaison, la longueur de la panicule, l'exsertion, la longueur de la feuille, la largeur de la feuille, le nombre de feuille verte, la hauteur de la plante, la longueur de l'entreœud et le diamètre de la tige.

Les résultats confirment l'hypothèse (H1) selon laquelle plusieurs caractères agro-morphologiques et agro-physiologiques différencient les populations de sorgho de saison sèche des populations de sorgho pluvial. En effet, dans les deux saisons de culture, 3 caractères agro-morphologiques (sur 11 testés) ont différencié les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad des 3 autres types éco-saisonniers. Aussi, 4 caractères agro-physiologiques (sur 9) ont permis de discriminer les accessions de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad des 3 autres types éco-saisonniers (le nombre de feuilles à maturité, la biomasse sèche aérienne, la biomasse sèche racinaire et le ratio biomasse racinaire/biomasse aérienne). Partant de l'identification de ces caractères et des connaissances éco-physiologiques sur l'adaptation des plantes, il a été proposé en discussion, des mécanismes physiologiques candidats qui pourraient jouer un rôle clé dans l'adaptation saisonnière du sorgho (réduction de la surface foliaire et allocation de la matière dans la partie aérienne).

L'analyse des données moléculaires produites dans le cadre de cette thèse (120 969 marqueurs SNPs), a permis de soutenir, tout en la nuancant, l'hypothèse (H2) selon laquelle l'organisation de la diversité génomique du sorgho est structurée suivant le type saisonnier et la structure agro-morphologique du sorgho correspond à sa structure génétique. Les résultats d'ACP et d'analyse bayésienne (Admixture) ont montré que la diversité des 153 accessions de sorgho est structurée

en 3 groupes génétiques dont la répartition n'est pas aléatoire par rapport aux types éco-saisonniers. Cependant, la provenance géographique, la race et d'autres facteurs ont également été associés à la structuration génomique, ce qui nuance cette hypothèse en prenant en compte la complexité des facteurs jouant sur la structure génétique des populations dans le temps et dans l'espace. Il a été aussi mis en évidence une correspondance entre les groupes agromorphologiques et les groupes génétiques. Les types éco-saisonniers sorgho pluvial du Sénégal, sorgho de saison sèche et sorgho pluvial du Bassin du Lac Tchad sont homogènes, c'est-à-dire qu'on retrouve le même groupe d'accessions assigné aux groupes morphologiques et aux groupes génétiques.

Cette étude a pu mettre en évidence que les populations (variétés) de sorgho de saison sèche du Bassin du Lac Tchad sont en général morphologiquement et génétiquement différenciées des populations du sorgho pluvial, mais certaines de ces populations restent proches (flux de gènes ou différenciation plus récente). Les patterns d'adaptation saisonnières discutés chez les sorghos de décrue suggèrent la probabilité d'une histoire évolutive complexe autour de la diversification saisonnière du sorgho. Ces résultats fournissent de nouvelles indications pour comprendre l'adaptation saisonnière du sorgho dans les agrosystèmes de saison sèche et, plus largement, l'adaptation saisonnière des espèces cultivées annuelles.

Perspectives

Les présents travaux, permettent de formuler de nouvelles perspectives de recherche.

Les résultats ont fourni des caractères intéressants pour comprendre l'adaptation saisonnière du sorgho. Des études d'association à l'échelle du génome (GWAS, *Genome-Wide Association Studies*) pourraient évaluer le lien entre la variation de ces caractères et les polymorphismes génétiques du sorgho.

Sur le plan de la physiologie, en partant des caractères discriminants identifiés dans les analyses et de la revue de littérature, des mécanismes candidats ont été proposés en discussion pour expliquer l'adaptation saisonnière. L'étude fine de ces mécanismes est hors du champ de la génétique qui en étudiant les caractères physiologiques s'intéresse surtout à leur hérédité et à leur variabilité entre génotypes comme montré dans cette thèse. Les mécanismes associés aux caractères pourraient faire l'objet d'études plus fines en physiologie dans le cas spécifique des sorghos de décrue versus sorghos pluviaux.

Aussi, des tests de détection de sélection se sont révélés intéressants pour identifier des loci associés à l'adaptation génétique du sorgho (Maina *et al.*, 2018). Ce type de tests pourrait être développé avec les données de la présente thèse pour identifier des loci qui ont été sélectionnés au cours du processus de diversification saisonnière du sorgho.

Par ailleurs, des scénarios de reconstruction d'histoire évolutive peuvent être construits sur la base des résultats des études antérieures (Saïdou *et al.*, 2014a) enrichis des résultats de la présente thèse pour être testés et validés par des approches bayésiennes stochastiques.

Enfin, la compréhension des bases de la variabilité des caractères adaptatifs du sorgho élargi aux agrosystèmes de saison sèche pourrait également être utilisée comme une opportunité pour soutenir les programmes d'amélioration génétique du sorgho (Naoura *et al.*, 2019).

De façon générale, nos résultats ouvrent des perspectives nouvelles pour l'étude et la valorisation de la diversité génétique des sorghos, en particulier les sorghos de décrue cultivés en saison sèche, qui sont restés jusque-là très peu étudiés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références

- Alexander, D.H., Novembre, J. et Lange, K. (2009). Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research* **19**: 1655–1664.
- Ayana, A. et Bekele, E. (2000). Geographical patterns of morphological variation in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) germplasm from Ethiopia and Eritrea: Quantitative characters. *Euphytica* **115**: 91–104.
- Badigannavar, A., Kumar, A.A., Girish, G. et Ganapathi, T.R. (2017). Characterization of Post-Rainy Season Grown Indigenous and Exotic Germplasm Lines of Sorghum for Morphological and Yield Traits. *Plant Breeding and Biotechnology* **5**: 106–114.
- Barnaud, A. (2007). Savoirs, pratiques et dynamiques de la diversité génétique : le sorgho (*Sorghum bicolor* ssp. *bicolor*) chez les Duupa du nord Cameroun. Thèse de Doctorat. Université de Montpellier 2, France, 230p.
- Barnaud, A., Trigueros, G., McKey, D. et Joly, H.I. (2008). High outcrossing rates in fields with mixed sorghum landraces: how are landraces maintained? *Heredity* **101**: 445–452.
- Barrault, J., Eckebil, J.P. et Vaille, J. (1972). Point des travaux de l'Irat sur les sorghos repiqués du Nord-Cameroun. *L'Agronomie Tropicale* **27**: 791–814.
- Berend, K., Haynes, K. et MacKenzie, C.M. (2019). Common garden experiments as a dynamic tool for ecological studies of alpine plants and communities in northeastern North America. *Rhodora* **121** : 174–212.
- Billot, C., Ramu, P., Bouchet, S., Chantereau, J., Deu, M., Gardes, L., Noyer, J.-L., Rami, J.-F., Rivallan, R., Li, Y., *et al.* (2013). Massive Sorghum Collection Genotyped with SSR Markers to Enhance Use of Global Genetic Resources. *PLoS ONE* **8**: e59714.
- Blum, A. et Sullivan, C.Y. (1986). The Comparative Drought Resistance of Landraces of Sorghum and Millet From Dry et Humid Regions. *Annals of Botany* **57**: 835–846.
- Bock, W.J. (1980). The Definition and Recognition of Biological Adaptation. *Integrative and Comparative Biology* **20**: 217–227.
- Borrell, A.K., Mullet, J.E., George-Jaeggli, B., van Oosterom, E.J., Hammer, G.L., Klein, P.E. et Jordan, D.R. (2014). Drought adaptation of stay-green sorghum is associated with canopy development, leaf anatomy, root growth et water uptake. *Journal of Experimental Botany* **65**: 6251–6263.
- Bradshaw, A.D. (1965). Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *In* Advances in Genetics, E.W. Caspari, et J.M. Thoday, eds. (Academic Press), 115–155p.
- Bretaudeau, A., Bakary, T., Ousmane, N., Adama, B. et Sako, D. (2002). Variabilité génétique des sorghos de décrue au Mali. *In* La Culture Du Sorgho de Décrue En Afrique de l'Ouest et Du Centre, J. Comas, et H. Gomez MacPherson, eds. (Agencia Española de Cooperacion Internacional), 123–142p.

- Bruckmann, L. (2016). L'intégration des zones inondables dans la gestion de l'eau et le développement de l'irrigation d'une vallée fluviale sahélienne : le cas des terres de décrue de la moyenne vallée du Sénégal. Thèse de doctorat. Université Sorbonne Paris Cité, France, 581p.
- Burkill, I.H. (1937). Les origines et la diversité des races cultivées de Sorgho. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Coloniale* **17**: 485–495.
- Chantereau, J. (2002). Connaissance et utilisation de la diversité des sorghos de décrue en Afrique de l'Ouest et du Centre au Cirad. In *La Culture Du Sorgho de Décrue En Afrique de l'Ouest et Du Centre*, J. Comas, et H. Gomez MacPherson, eds. (Agencia Española de Cooperacion Internacional), 39–49p.
- Chantereau, J. et Nicou, R. (1991). Le sorgho. *Agence de Coopération Culturelle et Technique*. ISBN 978-2-7068-1023-7
- Chantereau, J., Cruz, J.-F., Ratnadass, A. et Trouche, G. (2013). Le sorgho. *Editions Quae*. ISBN 978-2-7592-2061-8
- Chen, Y.H., Shapiro, L.R., Benrey, B. et Cibrián-Jaramillo, A. (2017). Back to the Origin: In Situ Studies Are Needed to Understand Selection during Crop Diversification. *Frontiers Ecology and Evolution*. **5**: 125.
- Clerget, B. (2004). Le rôle du photopériodisme dans l'élaboration du rendement de trois variétés de sorgho cultivées en Afrique de l'Ouest. Thèse de Doctorat. INA-PG, France, 193p.
- Comas, J., Gomez MacPherson, H., Agencia Española de Cooperacion Internacional et FAO (2002). La culture du sorgho de décrue en Afrique de l'ouest et du centre : situation actuelle et définition d'un plan d'action régional. *Agencia Española de Cooperacion Internacional*, ISBN 84-7232-898-8
- Craufurd, P.Q., Mahalakshmi, V., Bidinger, F.R., Mukuru, S.Z., Chantereau, J., Omanga, P.A., Qi, A., Roberts, E.H., Ellis, R.H., Summerfield, R.J., et al. (1999). Adaptation of sorghum: characterisation of genotypic flowering responses to temperature and photoperiod. *Theoretical and Applied Genetics* **99**: 900–911.
- Crawley, M.J. (2007). The R Book. *John Wiley & Sons, Ltd*; ISBN 978-0-470-51507-5 978-0-470-51024-7.
- De Wet, J.M.J. et Huckabay, J.P. (1967). The Origin of Sorghum bicolor. II. Distribution and Domestication. *Evolution* **21**: 787–802.
- De Wet, J.M.J., Harlan, J.R. et Price, E.G. (1970). Origin of Variability in the Spontanea Complex of Sorghum bicolor. *American Journal of Botany* **57**: 704–707.
- Demarly, Y. (1984). Mécanismes génétiques de l'adaptation chez les végétaux. Bulletin de La Société Botanique de France. *Actualités Botaniques* **131**: 125–137.
- Deu, M., Rattunde, F. et Chantereau, J. (2006). A global view of genetic diversity in cultivated sorghums using a core collection. *Genome* **49**: 168–180.

- Deu, M., Sagnard, F., Chantereau, J., Calatayud, C., Hérault, D., Mariac, C., Pham, J.-L., Vigouroux, Y., Kapran, I., Traore, P.S., et al. (2008). Niger-wide assessment of in situ sorghum genetic diversity with microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* **116**: 903–913.
- Doggett, H. (1988). Sorghum. *Longman Scientific & Technical*. ISBN 978-0-470-20984-4
- Ducrocq, S., Madur, D., Veyrieras, J.-B., Camus-Kulandaivelu, L., Kloiber-Maitz, M., Presterl, T., Ouzunova, M., Manicacci, D. et Charcosset, A. (2008). Key Impact of Vgt1 on Flowering Time Adaptation in Maize: Evidence From Association Mapping and Ecogeographical Information. *Genetics* **178**: 2433–2437.
- Dugje, I.Y., Odo, P.E. et Izge, A.U. (2008). Screening of ‘masakwa’ sorghum cultivars for yield and yield traits on vertisols in the Sahel savanna zone of Nigeria. *Green Farming* **1**: 6–10.
- Ekanayake, I.J., O’toole, J.C., Garrity, D.P. et Masajo, T.M. (1985). Inheritance of Root Characters and their Relations to Drought Resistance in Rice. *Crop Science* **25**: 927–933.
- FAO (2009). *Traité international sur les ressources phylogénétiques pour l’alimentation et l’agriculture*. Italie, 68p.
- FAO-CIRAD (2012). *Atlas des évolutions des systèmes pastoraux au Sahel, 1970-2012*. ISBN : 978-92-5-107152-6
- Federer, W.T. et Raghavarao, D. (1975). On Augmented Designs. *Biometrics* **31**: 29.
- Franquin, P. (1973). Photopériodisme et cycles de végétation. *In Agroclimatology in the semi-arid areas south of the Sahara*, 42–44p.
- Fuller, D.Q. et Stevens, C.J. (2018). Sorghum Domestication and Diversification: A Current Archaeobotanical Perspective. *In Plants and People in the African Past*, A.M. Mercuri, A.C. D’Andrea, R. Fornaciari et A. Höhn, eds. Springer International Publishing, 427–452p.
- Futschik, A. et Schlötterer, C. (2010). The next generation of molecular markers from massively parallel sequencing of pooled DNA samples. *Genetics* **186**: 207–218.
- Ganapathy, K.N., Rakshit, S., Gomashe, S.S., Audilakshmi, S., Hariprasanna, K. et Patil, J.V. (2017). Genetic diversity in sorghum mini-core and elite rainy and post-rainy genotypes of India. *Plant Genetic Resources* **15**: 127–137.
- Gautier, M., Foucaud, J., Gharbi, K., Cézard, T., Galan, M., Loiseau, A., Thomson, M., Pudlo, P., Kerdelhué, C. et Estoup, A. (2013). Estimation of population allele frequencies from next-generation sequencing data: pool-versus individual-based genotyping. *Molecular Ecology* **22**: 3766–3779.
- Ghalambor, C.K., McKAY, J.K., Carroll, S.P. et Reznick, D.N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21**: 394–407.
- GIEC (2007). *Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d’évaluation du Groupe d’experts intergouvernemental sur l’évolution du climat*. Genève, Suisse, 103p.

- Gouesnard, B., Rebourg, C., Welcker, C. et Charcosset, A. (2002). Analysis of photoperiod sensitivity within a collection of tropical maize populations. *Genetic Resources and Crop Evolution* **49**: 471–481.
- Gould, S.J. et Vrba, E.S. (1982). Exaptation - A missing term in the science of form. *Paleobiology* **8**: 4–15.
- Harlan et De Wet, J.M.J. (1972). A Simplified Classification of Cultivated Sorghum. *Crop Science* **12**: 172–176.
- Harlan, J.R. et Pasquereau, J. (1969). Décrue agriculture in Mali. *Economic Botany* **23**: 70–74.
- Harlan, J.R. et Stemler, A. (1976). The races of sorghum in Africa. In *Origins of African Plant Domestication*, Paris, 465–478p.
- Haudry, A., Laurent, S. et Kapun, M. (2020). Population Genomics on the Fly: Recent Advances in Drosophila. In *Statistical Population Genomics*, J.Y. Dutheil, eds. New York, Springer, 357–396p.
- Hausmann, B.I.G., Rattunde, H.F., Weltzien-Rattunde, E., Traoré, P.S.C., Brocke, K. vom et Parzies, H.K. (2012). Breeding Strategies for Adaptation of Pearl Millet and Sorghum to Climate Variability and Change in West Africa. *Journal of Agronomy and Crop Science* **198**: 327–339.
- Henderson, C.R. (1975). Best Linear Unbiased Estimation and Prediction under a Selection Model. *Biometrics* **31**: 423.
- Herten, K., Hestand, M.S., Vermeesch, J.R. et Van Houdt, J.K. (2015). GBSX: a toolkit for experimental design and demultiplexing genotyping by sequencing experiments. *BMC Bioinformatics* **16**: 73.
- HLPE (2012). Sécurité alimentaire et changement climatique. Rapport du Groupe d'experts de haut niveau sur la sécurité alimentaire et la nutrition du Comité de la sécurité alimentaire mondiale. Rome, 119p.
- House, L.R. (1987). Manuel pour la sélection du sorgho. *International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics*, Inde, 238p.
- Jamin, J.-Y. (1986). L'agriculture de décrue dans la vallée du Fleuve Sénégal : les cultures traditionnelles du Waalo et du Faló. *Institut Sénégalais de recherches agricoles*, Sénégal, 26p.
- Jombart, T., Devillard, S. et Balloux, F. (2010). Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* **11**: 94.
- Kapun, M., Barrón, M.G., Staubach, F., Obbard, D.J., Wiberg, R.A.W., Vieira, J., Goubert, C., Rota-Stabelli, O., Kankare, M., Bogaerts-Márquez, M., et al. (2020). Genomic analysis of European *Drosophila melanogaster* populations reveals longitudinal structure, continent-wide selection et previously unknown DNA viruses. *BioRxiv* 313759.
- Kardjadj, M. (2019). The African Sahel Region: An Introduction. In *Transboundary Animal Diseases in Sahelian Africa and Connected Regions*, M. Kardjadj, A. Diallo et R. Lancelot, eds. Springer International Publishing, 3–9p.

- Kawecki, T.J. et Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* **7**: 1225–1241.
- Kebe, B. (2002). Le rôle du sorgho de décrue dans la sécurité alimentaire au Sahel. *In* La culture du sorgho de décrue en Afrique de l’Ouest et du Centre, J. Comas et H. Gomez MacPherson, eds. *Agencia Española de Cooperación Internacional*, 23–30p.
- Kenga, R. et Djorowe, G. (2008). Variabilité morphologique des sorghos de saison sèche [Muskwari] du Nord Cameroun. *Plant Genetic Resources Newsletter* 9–14.
- Kofler, R., Pandey, R.V. et Schlötterer, C. (2011). PoPoolation2: identifying differentiation between populations using sequencing of pooled DNA samples (Pool-Seq). *Bioinformatics* **27**: 3435–3436.
- Kouressy, M., Vaksman, M. et Traoré, S.B. (2005). Le photopériodisme des sorghos africains, une réponse à la variabilité pluviométrique. *In* African Monsoon Multidisciplinary Analyses, 1st International Conference, Dakar, 28th November- 4th December 2005: extended abstracts, (Dakar, Sénégal: AMMA-CIRAD), 557–559p.
- Le Roy, X. (2005). Le sorgho de décrue dans la vallée du Sénégal. *In* Agricultures singulières, E. Mollard et A. Walter, eds. Paris : IRD Editions, 33–38p.
- Lefèvre, F., Fady, B., Jean, F., Davi, H., Pichot, C. et Oddou-Muratorio, S. (2015). Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique. *Innovations Agronomiques* **47**: 63–79.
- Levitt, J. (1972). Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York. ISBN 978-0-12-445560-3
- Lynch, M., Bost, D., Wilson, S., Maruki, T. et Harrison, S. (2014). Population-genetic inference from pooled-sequencing data. *Genome Biology and Evolution* **6**: 1210–1218.
- Maina, F., Bouchet, S., Marla, S.R., Hu, Z., Wang, J., Mamadou, A., Abdou, M., Saïdou, A.-A. et Morris, G.P. (2018). Population genomics of sorghum (*Sorghum bicolor*) across diverse agroclimatic zones of Niger. *Genome* **61**: 223–232.
- Mathieu, B., Fotsing, E. et Gautier, D. (2003a). L’extension récente du muskuwaari au Nord-Cameroun : dynamique endogène et nouveaux besoins de recherche. *In* Savanes africaines : des espaces en mutation, des acteurs face à de nouveaux défis., J.Y. Jamin, L. Seiny Boukar et C. Floret, eds. Garoua, Cameroun: Cirad-Prasac, 12p.
- Mathieu, B., Duboisset, A., Gautier, D., Papy, F. et Doré, T. (2003b). Différentes échelles pour comprendre l’organisation spatiale du système de culture à muskuwaari. *In* Organisation Spatiale et Gestion Des Ressources et Des Territoires Ruraux, Montpellier, France, 51-59p.
- Merilä, J. et Hendry, A.P. (2014). Climate change, adaptation et phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications* **7**: 1–14.
- Meunissier, A. (1926). Études sur l’origine des Plantes cultivées. D’après N. I. Vavilov (Suite et fin). *Revue de Botanique Appliquée et d’Agriculture Coloniale* **6**: 555–561.

- Morgante, M. et Olivieri, A.M. (1993). PCR-amplified microsatellites as markers in plant genetics. *The Plant Journal* **3**: 175–182.
- Morris, G.P., Ramu, P., Deshpande, S.P., Hash, C.T., Shah, T., Upadhyaya, H.D., Riera-Lizarazu, O., Brown, P.J., Acharya, C.B., Mitchell, S.E., et al. (2013). Population genomic and genome-wide association studies of agroclimatic traits in sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 453–458.
- Murdock, G.P. (1960). Staple Subsistence Crops of Africa. *Geographical Review* **50**: 523–540.
- Mutava, R.N., Prasad, P.V.V., Tuinstra, M.R., Kofoid, K.D. et Yu, J. (2011). Characterization of sorghum genotypes for traits related to drought tolerance. *Field Crops Research* **123**: 10–18.
- Naoura, G., Sawadogo, N., Atchozou, E.A., Emendack, Y., Hassan, M.A., Reoungal, D., Amos, D.N., Djirabaye, N., Tabo, R. et Laza, H. (2019). Assessment of agro-morphological variability of dry-season sorghum cultivars in Chad as novel sources of drought tolerance. *Scientific Reports* **9**: 19581.
- Ollitrault, P. (1987). Évaluation génétique des Sorghos cultivés (*Sorghum bicolor* L. Moench) par l'analyse conjointe des diversités enzymatique et morpho-physiologique: relations avec les sorghos sauvages. Thèse de Doctorat. Paris 11, France, 187p.
- Oumarou, Y., Saidou, A.-A., Madi, A., Watang Zieba, F. et Fokou Yemata, O. (2017). Perception paysanne des perturbations pluviométriques et stratégies d'adaptation dans les systèmes de culture à sorgho repiqué en zone soudano-sahélienne du Cameroun. *Afrique Science* **13**: 50–65.
- Passioura, J.B. (2012). Phenotyping for drought tolerance in grain crops: when is it useful to breeders? *Functional Plant Biology* **39**: 851–859.
- Pigliucci, M. (2001). Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. JHU Press. ISBN 978-0-8018-6788-0.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Rosenberg, N.A. et Donnelly, P. (2000). Association Mapping in Structured Populations. *The American Journal of Human Genetics* **67**: 170–181.
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M.A.R., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., de Bakker, P.I.W., Daly, M.J., et al. (2007). PLINK: A Tool Set for Whole-Genome Association and Population-Based Linkage Analyses. *The American Journal of Human Genetics* **81**: 559–575.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Raimond, C. (1999). Terres inondées et sorgho repiqué : évolution des espaces agricoles et pastoraux dans le bassin du lac Tchad. Thèse de Doctorat. Université Paris 1, France, 307p.
- Raimond, C. (2005). Ressources vivrières et choix alimentaires dans le bassin du lac Tchad IRD Editions, France. ISBN 978-2-7099-1576-2.

- Reddy, P.S. et Reddy, B.V.S. (2019). History of Sorghum Improvement. *In* *Breeding Sorghum for Diverse End Uses*, B.V. Bhat, C. Aruma, K.B.R.S. Visarada et V.A. Tonapi, eds. (Elsevier), 61–75p.
- Reeve, H.K. et Sherman, P.W. (1993). Adaptation and the goals of evolutionary research. *The Quarterly Review of Biology* **68**: 1–32.
- Rhoné, B. (2008). Étude de mécanismes génétiques impliqués dans l’adaptation climatique de populations expérimentales de blé tendre. Thèse de Doctorat. Université Paris-Sud, AgroParisTech, France, 242p.
- Risterucci, A.M., Grivet, L., N’Goran, J.A.K., Pieretti, I., Flament, M.H. et Lanaud, C. (2000). A high-density linkage map of *Theobroma cacao* L. *Theoretical and Applied Genetics* **101**: 948–955
- Sabadin, P.K., Malosetti, M., Boer, M.P., Tardin, F.D., Santos, F.G., Guimarães, C.T., Gomide, R.L. etrade, C.L.T., Albuquerque, P.E.P., Caniato, F.F., et al. (2012). Studying the genetic basis of drought tolerance in sorghum by managed stress trials and adjustments for phenological and plant height differences. *Theoretical and Applied Genetics* **124**: 1389–1402.
- Saïdou, A.-A. (2011). Etude moléculaire, évolution et caractérisation de gènes impliqués dans l’adaptation du mil (*Pennisetum glaucum* L.) aux changements climatiques. Thèse de doctorat. Montpellier SupAgro et Université de Abdou Moumouni.
- Saïdou, A.-A., Raimond, C., Soler, C., Cao Hamadou, T.-V., Kenga, R., Benoit, L., Wencelius, J., Fokou, O., Chauvin, C., Ekeke, S., et al. (2014a). Histoire d’une innovation agricole récente à l’échelle régionale : quelle différenciation des sorghos repiqués dans le bassin du lac Tchad ? *Les Cahiers d’Outre-Mer* **266**: 141–168.
- Saïdou, A.-A., Clotault, J., Couderc, M., Mariac, C., Devos, K.M., Thuillet, A.-C., Amoukou, I.A. et Vigouroux, Y. (2014b). Association mapping, patterns of linkage disequilibrium and selection in the vicinity of the PHYTOCHROME C gene in pearl millet. *Theoretical and Applied Genetics* **127**: 19–32.
- Sánchez Oms, C. (2017). Adaptations aux températures extrêmes et plasticité phénotypique chez une fourmi thermophile. Thèse de Doctorat. Université François – Rabelais de Tours et Universidad de Sevilla, France, 192p.
- Sánchez Oms, C., Cerdá, X. et Boulay, R. (2017). Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants? *The Science of Nature* **104**: 42.
- Schlichting, C.D. (1986). The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 667–693.
- Seignobos, C. (2000). Sorghos et civilisations agraires. *In* *Atlas de la province Extrême-Nord Cameroun*, C. Seignobos et O. Iyébi-Mandjek, eds. MINREST, 82–87p.
- Snowden, J.D. (1935). A Classification of the Cultivated Sorghums. *Bulletin of Miscellaneous Information* **1935**: 221.

Soler, C. (2012). Dynamique de la diversité génétique du sorgho repiqué (*Sorghum bicolor* ssp. *bicolor*) au Nord Cameroun : facteurs biologiques et anthropiques. Thèse de doctorat. Université de Montpellier 2, France, 214p.

Soler, C., Saidou, A.-A., Hamadou, T.V.C., Pautasso, M., Wencelius, J. et Joly, H.I. (2013). Correspondence between genetic structure and farmers' taxonomy – a case study from dry-season sorghum landraces in northern Cameroon. *Plant Genetic Resources* **11**: 36–49.

Stickler, F.C., Wearden, S. et Pauli, A.W. (1961). Leaf Area Determination in Grain Sorghum. *Agronomy Journal* **53**: 187–188.

Sultan, B., Roudier, P., Quirion, P., Alhassane, A., Muller, B., Dingkuhn, M., Ciais, P., Guimberteau, M., Traore, S. et Baron, C. (2013). Assessing climate change impacts on sorghum and millet yields in the Sudanian and Sahelian savannas of West Africa. *Environmental Research Letters* **8**: 014040.

Süß, A., Danner, M., Obster, C., Locherer, M., Hank, T., Richter, K. et EnMAP Consortium (2015). Measuring Leaf Chlorophyll Content with the Konica Minolta SPAD-502Plus.

Tenaillon, M.I. et Charcosset, A. (2011). A European perspective on maize history. *Comptes Rendus Biologies* **334**: 221–228.

Thudi, M. et Fakrudin, B. (2011). Identification of unique alleles and assessment of genetic diversity of rabi sorghum accessions using simple sequence repeat markers. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology* **20**: 74–83.

Vaksmann, M., Traoré, S.B. et Niangado, O. (1996). Le photopériodisme des sorghos africains. *Agriculture et Développement* **9**: 13–18.

Valladares, F., Sanchez-Gomez, D. et Zavala, M.A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* **94**: 1103–1116.

Villemereuil, P.D. (2016). Méthodes pour l'étude de l'adaptation locale et application au contexte de l'adaptation aux conditions d'altitude chez la plante alpine *Arabis alpina*. Thèse de Doctorat. Université Grenoble Alpes, France, 203p.

Wang, J., Hu, Z., Upadhyaya, H.D. et Morris, G.P. (2020). Genomic signatures of seed mass adaptation to global precipitation gradients in sorghum. *Heredity* **124**: 108–121.

West-Eberhard, M.J. (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**: 6543–6549.

Yan, S., Wu, X., Bean, S.R., Pedersen, J.F., Tesso, T., Chen, Y.R. et Wang, D. (2011). Evaluation of Waxy Grain Sorghum for Ethanol Production. *Cereal Chemistry Journal* **88**: 589–595.

Zongo, B. (2016). Stratégies innovantes d'adaptation à la variabilité et au changement climatiques au Sahel: Cas de l'irrigation de complément et de l'information climatique dans les exploitations agricoles du Burkina Faso. Thèse de Doctorat. Université de Liège, Belgique, 301p.

ANNEXES

Annexes

Annexe 1 : Liste des accessions

No	code accessions	code origine	Pays	Région	Saison	Type éco-saisonnier	Nom local	Groupe variétal	Village	lat (N)	long (E)	race *	Provenance des semences	Provenance des données passeports
1	CM1	SR3	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	safraari	safraari	Balaza domayo	10.69	14.48	D	IRAD	IRAD
2	CM2	SR260	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	gagnan	gagnan	Delebaye dilema	10.82	20.07	D	IRAD	IRAD
3	CM4	SR222	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri	majeeri	Waza	11.40	14.57	D	IRAD	IRAD
4	CM5	SR218	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	ndaneeri majeeri	majeeri	Waza	11.40	14.57	D	IRAD	IRAD
5	CM6	SR56	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	safraari	safraari	Dogba	10.78	14.28	D	IRAD	IRAD
6	CM7	SR97	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	djanewa guebake	majeeri	Guebake	9.37	13.55	D	IRAD	IRAD
7	CM9	SR151	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	burguuri cellori	burguuri	Pette	10.97	14.50	D	IRAD	IRAD
8	CM10	SR105	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	burguuri	burguuri	Kangaleri	11.16	14.01	D	IRAD	IRAD
9	CM12	SR169	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri cellori	majeeri	Pette	10.97	14.50	D	IRAD	IRAD
10	CM15	SR258	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	jiresa amar	jiresa	Delebaye dilema	10.82	20.07	D	IRAD	IRAD
11	CM16	SR225	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	kundugaari	safraari	Zongoya	10.48	14.13	D	IRAD	IRAD
12	CM18	SR272	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	aouk	aouk	Dilema	13.24	18.28	D	IRAD	IRAD
13	CM21	SR262	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	jiresa amar	jiresa	Dilema	13.24	18.28	D	IRAD	IRAD
14	CM24	SR171	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri tubliri	majeeri	Pette	10.97	14.50	DC	IRAD	IRAD
15	CM26	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	safraari 40 crossé	NA	Irada maroua	10.59	14.32	D	IRAD	IRAD
16	CM27	SR189	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	amadikoya	ajagamaari	Tagawa	11.33	14.45	D	IRAD	IRAD
17	CM28	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	ajagamaari	NA	Irada maroua	10.59	14.32	D	IRAD	IRAD
18	CM29	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri crossé	NA	Irada maroua	10.59	14.32	DC	IRAD	IRAD
19	CM30	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	tolotolo	NA	Laf	10.25	14.23	D	IRAD	IRAD
20	CM31	SR64	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	manduwoyri	manduwoyri	Dogba	10.78	14.28	D	IRAD	IRAD
21	CM41	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	variete locale 2 garoua	NA	Pitoea	9.39	13.51	D	IRAD	IRAD
22	CM42	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	manduwoyri	NA	Irada maroua	10.59	14.32	D	IRAD	IRAD

No	code accessions	code origine	Pays	Région	Saison	Type éco-saisonnier	Nom local	Groupe variétal	Village	lat (N)	long (E)	race *	Provenance des semences	Provenance des données passeports
23	CM43	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	boundabi	NA	Mindif	10.41	14.43	D	IRAD	IRAD
24	CM46	SR292	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	jiresa asfar	jiresa	Kashe kasha	10.83	20.10	D	IRAD	IRAD
25	CM47	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	sukkatari	NA	Irada maroua	10.59	14.32	D	IRAD	IRAD
26	CM51	SR52	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri	majeeri	Dogba	10.78	14.28	D	IRAD	IRAD
27	CM54	SR99	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	sakatasare	sukkatari	Guebake	9.37	13.55	D	IRAD	IRAD
28	CM55	SR135	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	burguuri rouge	burguuri	Obuske	NA	NA	D	IRAD	IRAD
29	CM56	SR129	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri	majeeri	Makabaye	10.57	14.31	D	IRAD	IRAD
30	CM61	SR27	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	dalasi jaune	ajagamaari	Bouli mango	9.35	13.57	D	IRAD	IRAD
31	CM62	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	burguuri	NA	Irada maroua	10.59	14.32	DC	IRAD	IRAD
32	CM63	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	soulkeiri	NA	Irada maroua	10.59	14.32	D	IRAD	IRAD
33	CM64	SR237	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	aouk amadabaye	aouk	Amjalat	10.93	20.24	D	IRAD	IRAD
34	CM65	SR31	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	safraari turo gombel	safraari	Dargala	10.53	14.60	D	IRAD	IRAD
35	CM66	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	gonmeina	NA	Mindif	10.41	14.43	D	IRAD	IRAD
36	CM67	SR213	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	ajagamaari droit	ajagamaari	Waza	11.40	14.57	D	IRAD	IRAD
37	CM69	SR233	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	aouk baydaa	aouk	Amjalat	10.93	20.24	D	IRAD	IRAD
38	CM70	SR187	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	tchakale	NA	Tagawa	11.33	14.45	D	IRAD	IRAD
39	CM71	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri non crossé	NA	Irada maroua	10.59	14.32	D	IRAD	IRAD
40	CM73	SR81	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	tumbuna	NA	Gambarou	12.49	14.45	D	IRAD	IRAD
41	CM77	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	seyniri	NA	Guirvidig	10.89	14.84	D	IRAD	IRAD
42	CM81	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	tchangalari	NA	Irada maroua	10.59	14.32	D	IRAD	IRAD
43	CM86	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	variete locale 1 garoua	NA	Pitoea	9.39	13.51	D	IRAD	IRAD
44	CM88	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	safra turinguel	NA	Laf	10.25	14.23	D	IRAD	IRAD
45	CM89	SR304	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	aouk amadabaye	aouk	Kashe kasha	10.83	20.10	D	IRAD	IRAD
46	CM90	SR263	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	jiresa asfar	jiresa	Dilema	13.24	18.28	D	IRAD	IRAD
47	CM95	SR40	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	safraari daro gombel	safraari	Dargala	10.53	14.60	D	IRAD	IRAD
48	CM96	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	balgue	NA	Guirvidig	10.89	14.84	D	IRAD	IRAD

No	code accessions	code origine	Pays	Région	Saison	Type éco-saisonnier	Nom local	Groupe variétal	Village	lat (N)	long (E)	race *	Provenance des semences	Provenance des données passeports
49	CM97	NA	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	safraari 40 non crossé	NA	Irada maroua	10.59	14.32	D	IRAD	IRAD
50	CM98	SR63	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri	majeeri	Dogba	10.78	14.28	D	IRAD	IRAD
51	CM100	SR92	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri tamindi damoungeleri	majeeri	Gazawa	10.23	14.87	D	IRAD	IRAD
52	CM101	SR58	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	burguuri	burguuri	Dogba	10.78	14.28	D	IRAD	IRAD
53	CM106	SR165	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	ajagamaari tubliri	ajagamaari	Pette	10.97	14.50	D	IRAD	IRAD
54	CM108	SR253	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	jiresa baydaa	jiresa	Delebaye	10.82	20.07	D	IRAD	IRAD
55	CM109	SR204	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	safraari	safraari	Waza	11.40	14.57	D	IRAD	IRAD
56	CM112	SR80	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	surocemi	NA	Gambarou	12.49	14.45	D	IRAD	IRAD
57	CM116	SR70	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	sukkatari	sukkatari	Dogba	10.78	14.28	D	IRAD	IRAD
58	CM123	SR170	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	majeeri	majeeri	Pette	10.97	14.50	D	IRAD	IRAD
59	CM126	SR184	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	marouare mobili	safraari	Souare	9.37	13.54	D	IRAD	IRAD
60	CM130	SR198	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	burguuri ampaou	burguuri	Tchakra mari	12.38	14.22	D	IRAD	IRAD
61	CM133	SR276	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	jiresa akabash	jiresa	Dilema	13.24	18.28	D	IRAD	IRAD
62	CM134	SR303	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	gagnan	gagnan	Kashe kasha	10.83	20.10	D	IRAD	IRAD
63	CM136	SR32	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	ajagamaari buulel	ajagamaari	Dargala	10.53	14.60	D	IRAD	IRAD
64	CM137	SR10	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	burguuri manduwoyri	burguuri	Balaza domayo	10.69	14.48	D	IRAD	IRAD
65	CM139	SR289	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	aouk gabroun	aouk	Kashe kasha	10.83	20.10	D	IRAD	IRAD
66	CM144	SR84	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	muskwari m'booderi	safraari	Gazawa	10.23	14.87	D	IRAD	IRAD
67	CM145	SR72	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	burguuri wazar	burguuri	Gambarou	12.49	14.45	D	IRAD	IRAD
68	CM151	SR71	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	burguuri	burguuri	Gambarou	12.49	14.45	D	IRAD	IRAD
69	CM152	SP1	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	mbayeri	NA	Pitoe	9.39	13.51	G	IRAD	IRAD
70	CM153	SP2	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	djigari bodejoum	NA	Pitoe	9.39	13.51	G	IRAD	IRAD
71	CM155	SP4	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	mbayeri	NA	Pitoe	9.39	13.51	GC	IRAD	IRAD
72	CM156	SP5	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	lott mbe	NA	Gueri	NA	NA	GC	IRAD	IRAD
73	CM157	SP6	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	tott mbee	NA	Gueri	NA	NA	GC	IRAD	IRAD
74	CM160	SP9	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	mbayeri	NA	Pitoe	9.39	13.51	GC	IRAD	IRAD

No	code accessions	code origine	Pays	Région	Saison	Type éco-saisonnier	Nom local	Groupe variétal	Village	lat (N)	long (E)	race *	Provenance des semences	Provenance des données passeports
75	CM169	SP18	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	gaziotina	NA	Gamba	10.56	13.59	GC	IRAD	IRAD
76	CM172	SP21	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	tott ndaneeri	NA	Gamba	10.56	13.59	DC	IRAD	IRAD
77	CM173	SP22	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	benoue	NA	Gamba	10.56	13.59	C	IRAD	IRAD
78	CM175	SP24	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	tott kponkoam	NA	Koti mayo benoue	9.10	13.73	G	IRAD	IRAD
79	CM176	SP25	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	tott kel	NA	Gamba	10.56	13.59	GC	IRAD	IRAD
80	CM179	SP28	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	guiling	NA	Bollere pitoa	9.41	13.51	DC	IRAD	IRAD
81	CM182	SP31	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	djigari	NA	Ngong	9.02	13.51	CD	IRAD	IRAD
82	CM184	SP33	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	malteba	NA	Mokong	10.59	14.01	DC	IRAD	IRAD
83	CM185	SP34	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	s35	NA	Singo makova mokong	10.56	14.03	DC	IRAD	IRAD
84	CM186	SP35	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	zouaye	NA	Bangel bouba ngong	3.75	10.98	C	IRAD	IRAD
85	CM187	SP36	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	mbayeri	NA	Langui	9.33	13.63	C	IRAD	IRAD
86	CM192	SP41	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	mbayeri	NA	Ngong	9.02	13.51	G	IRAD	IRAD
87	CM229	SP78	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	palgal	NA	Mbang mayo louti	9.87	13.98	GC	IRAD	IRAD
88	CM241	SP90	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	panarta	NA	wina	10.15	15.22	CG	IRAD	IRAD
89	CM244	SP93	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	mayanli	NA	wina	10.15	15.22	DC	IRAD	IRAD
90	CM246	SP95	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	panarta	NA	wina	10.15	15.22	C	IRAD	IRAD
91	CM247	SP96	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	soepliya	NA	Mang mayo kani	10.37	14.57	DC	IRAD	IRAD
92	CM253	SP102	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	gueding Guiling	NA	Pitoa	9.39	13.51	CD	IRAD	IRAD
93	CM254	SP103	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	djigari	NA	Guidjarou pitoa	9.40	13.59	DC	IRAD	IRAD
94	CM255	SP104	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	djigari	NA	Guidjarou pitoa	9.40	13.59	DC	IRAD	IRAD
95	CM260	SP109	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	mbayeri	NA	Pitoa	9.39	13.51	G	IRAD	IRAD
96	CM261	SP110	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	guiling	NA	Pitoa	9.39	13.51	C	IRAD	IRAD
97	CM276	SP125	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	wouhounaida	NA	wina	10.15	15.22	GC	IRAD	IRAD
98	CM279	SP128	Cameroon	LCB	RSS	LCB RSS	djigari	NA	Dalla pitoa	9.43	13.58	DC	IRAD	IRAD
99	CM290	SR254	Chad	LCB	DSS	LCB DSS	jiresa amar	jiresa	Delebaye	10.82	20.07	D	IRAD	IRAD

No	code accessions	code origine	Pays	Région	Saison	Type éco-saisonnier	Nom local	Groupe variétal	Village	lat (N)	long (E)	race *	Provenance des semences	Provenance des données passeports
100	CM291	SR212	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	ajagamaari crossé	ajagamaari	Waza	11.40	14.57	D	IRAD	IRAD
101	CM292	SR195	Cameroon	LCB	DSS	LCB DSS	tumbuna	NA	Tchakra mari	12.38	14.22	D	IRAD	IRAD
102	SN2	NA	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	fellah blanc 2	NA	Fouta fleuve	16.30	-14.80	G	CNRA	CIRAD
103	SN5	51145	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	fellah ore fonde	NA	SRV	16.55	-14.52	DC	CNRA	CIRAD
104	SN6	NA	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	fellah	NA	SRV	16.55	-14.52	CG	CNRA	CIRAD
105	SN7	5344	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	fellah rouge 2	NA	Ogo	15.55	-13.30	D	CNRA	CIRAD
106	SN9	6321	Mauritania	SRV	DSS	SRV DSS	hegueri	NA	Kaedi	16.15	-13.50	DC	CNRA	CIRAD
107	SN10	5340	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	mbayeri blanc	NA	SRV	16.55	-14.52	GB	CNRA	CIRAD
108	SN11	5349	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	pourdi blanc	NA	SRV	16.55	-14.52	G	CNRA	CIRAD
109	SN12	7109	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	pourdi SD 10	NA	SRV	16.55	-14.52	GC	CNRA	CIRAD
110	SN13	6320	Mauritania	SRV	DSS	SRV DSS	rassoulou	NA	Kaedi	16.15	-13.50	G	CNRA	CIRAD
111	SN14	5346	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	samba gueri ogo	NA	Ogo	15.55	-13.30	G	CNRA	CIRAD
112	SN15	51162	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	samba souki m'bilor	NA	SRV	16.55	-14.52	DC	CNRA	CIRAD
113	SN16	7105	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	samba souki SD3	NA	SRV	16.55	-14.52	D	CNRA	CIRAD
114	SN18	7108	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	samba souki RT13	NA	SRV	16.55	-14.52	D	CNRA	CIRAD
115	SN19	51137	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	sarakole m'bilor	NA	SRV	16.55	-14.52	DC	CNRA	CIRAD
116	SN20	6704	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	sarosso RT44	NA	Richard toll	16.46	-15.69	C	CNRA	CIRAD
117	SN21	6323	Mauritania	SRV	DSS	SRV DSS	sevil ndaneeri	NA	Kaedi	16.15	-13.50	D	CNRA	CIRAD
118	SN22	5338	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	sevil youdowa	NA	Ogo	15.55	-13.30	G	CNRA	CIRAD
119	SN25	IS19957	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	nieniko bis 1681	NA	Mboune	14.70	-13.57	G	CNRA	CIRAD
120	SN26	6502	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bamberi bodedjo S2	NA	Sefa	12.79	-15.55	G	CNRA	CIRAD
121	SN27	6601	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bassi N°4	NA	Sefa	12.79	-15.55	G	CNRA	CIRAD
122	SN28	6613	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bassi N°5	NA	Sefa	12.79	-15.55	G	CNRA	CIRAD
123	SN29	6726	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bassi m'bodiene	NA	M'bodienne	14.23	-16.87	G	CNRA	CIRAD
124	SN30	6208	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bassi tourka 1	NA	Kaolack	14.17	-16.08	G	CNRA	CIRAD
125	SN31	5001	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	congossane	NA	Bambey	14.70	-16.46	GC	CNRA	CIRAD

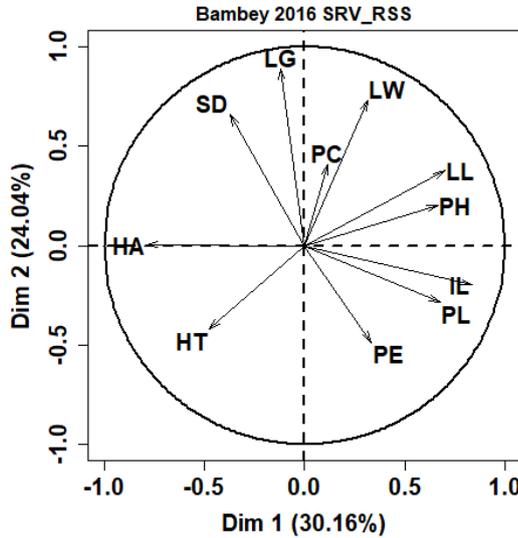
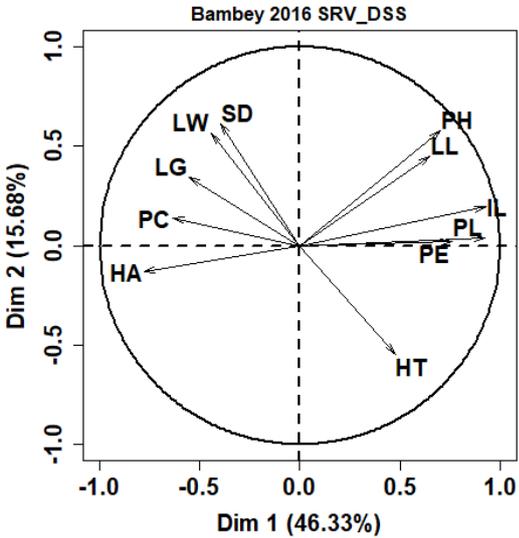
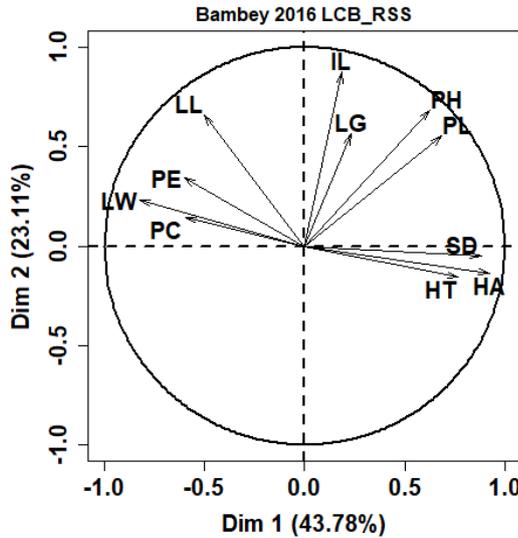
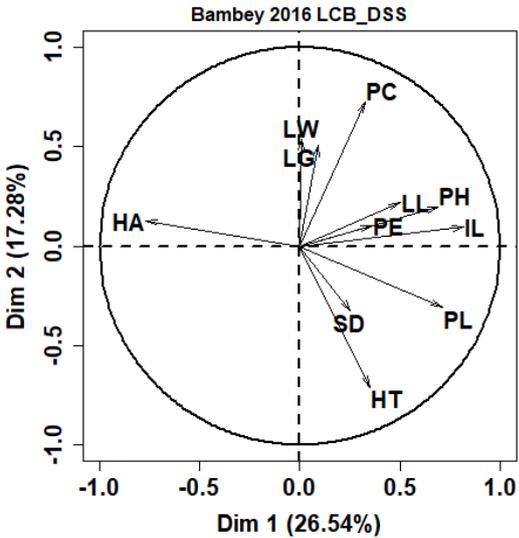
No	code accessions	code origine	Pays	Région	Saison	Type éco-saisonnier	Nom local	Groupe variétal	Village	lat (N)	long (E)	race *	Provenance des semences	Provenance des données passeports
126	SN32	NA	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	congossane Merina Sarr	NA	M'backe	14.80	-15.91	GC	CNRA	CIRAD
127	SN33	6748	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	congossane N°10	NA	Bambey	14.70	-16.46	G	CNRA	CIRAD
128	SN34	6750	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	congossane N°15	NA	Bambey	14.70	-16.46	G	CNRA	CIRAD
129	SN35	6753	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	congossane N°45	NA	Bambey	14.70	-16.46	GC	CNRA	CIRAD
130	SN36	6754	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	congossane N°48	NA	Bambey	14.70	-16.46	GC	CNRA	CIRAD
131	SN37	6755	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	congossane N°57	NA	Bambey	14.70	-16.46	G	CNRA	CIRAD
132	SN38	5079	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	flattie ba	NA	Casamance	12.76	-15.67	G	CNRA	CIRAD
133	SN39	5704	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	manga borom	NA	Casamance	12.76	-15.67	NA	CNRA	CIRAD
134	SN41	6416	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	senguirane	NA	Mont rolland	14.92	-16.99	G	CNRA	CIRAD
135	SN42	6407	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	sorgho dialakoto	NA	Dialakoto	13.32	-13.29	G	CNRA	CIRAD
136	SN43	6401	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bassi gandiaye	NA	Gandiaye	14.24	-16.27	C	CNRA	CIRAD
137	SN44	6603	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bassi	NA	Sinthiou maleme	13.82	-13.92	G	CNRA	CIRAD
138	SN46	63104	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	tigne de dangalma	NA	Dangalma	14.73	-16.57	G	CNRA	CIRAD
139	SN47	6215	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	weyde 1	NA	Kaolack	14.17	-16.08	G	CNRA	CIRAD
140	SN48	6217	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	weyde 2	NA	Kaolack	14.17	-16.08	G	CNRA	CIRAD
141	SN49	5002	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	gor Gatna 2	NA	Thies	14.87	-16.82	DC	CNRA	CIRAD
142	SN53	6304	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	manga wouling bacon	NA	Casamance	12.76	-15.67	G	CNRA	CIRAD
143	SN55	5010	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	fellah blanc 4	NA	Wakhaldiam	14.54	-16.41	DC	CNRA	CIRAD
144	SN56	9017	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	SL 179	NA	Toubakouta	13.78	-16.47	C	CNRA	CIRAD
145	SN58	IS19966	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	nieniko SG 1687	NA	Paraououl	14.38	-13.81	G	CNRA	CIRAD
146	SN59	IS19981	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bassi tin	NA	Ndiaye ndiaye	13.96	-16.35	G	CNRA	CIRAD
147	SN60	IS19984	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bassi SG 1723	NA	Ndiamane	14.31	-16.85	G	CNRA	CIRAD
148	SN61	IS20010	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bassi SG 1771	NA	Payar	14.44	-14.49	G	CNRA	CIRAD
149	SN62	IS20021	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	bayeri SG 1805	NA	Ouro binta	14.02	-13.70	G	CNRA	CIRAD
150	SN63	IS20073	Senegal	SRV	RSS	SRV RSS	digaff	NA	Etiolo	12.59	-12.86	G	CNRA	CIRAD
151	SN64	NA	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	daaneri	NA	Guede chantier	16.55	-14.76	D	NA	NA

No	code accessions	code origine	Pays	Région	Saison	Type éco-saisonnier	Nom local	Groupe variétal	Village	lat (N)	long (E)	race *	Provenance des semences	Provenance des données passeports
152	SN65	NA	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	pourdi	NA	Guede chantier	16.55	-14.76	D	NA	NA
153	SN66	NA	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	baleeri	NA	Guede chantier	16.55	-14.76	D	NA	NA
154	T1	NA	NA	SRV	RSS	SRV RSS	nguinth(ISRA2621A)	NA	CNRA bambey	14.71	-16.48	D	CNRA	NA
155	T2	NA	NA	SRV	RSS	SRV RSS	CE 145 66	NA	CNRA bambey	14.71	-16.48	C	CNRA	NA
156	T3	NA	NA	SRV	RSS	SRV RSS	faourou(ISRA 621A)	NA	CNRA bambey	14.71	-16.48	C	CNRA	NA
157	T4	NA	Senegal	SRV	DSS	SRV DSS	fanaye	NA	CNRA bambey	14.71	-16.48	D	CNRA	NA
158	T5	NA	Chad	SRV	DSS	SRV DSS	SSM 1611	NA	CNRA bambey	14.71	-16.48	D	CNRA	NA
159	T6	NA	Cameroon	SRV	DSS	SRV DSS	IS16101	NA	CNRA bambey	14.71	-16.48	D	CNRA	NA

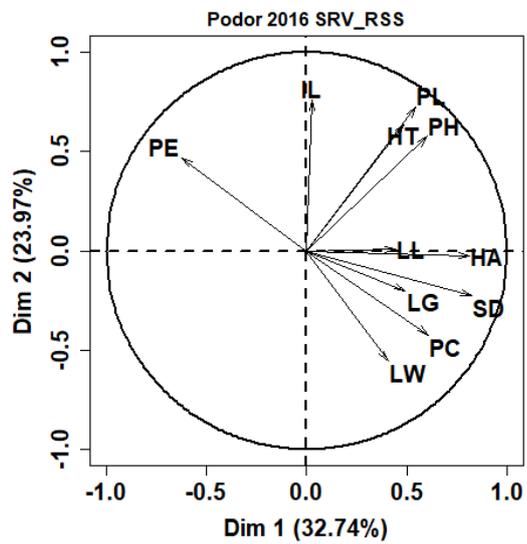
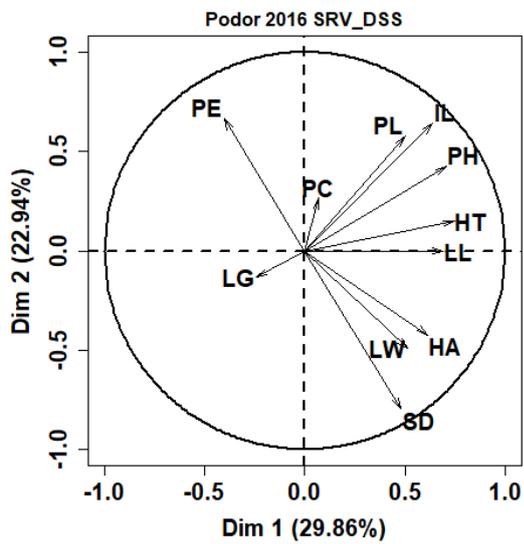
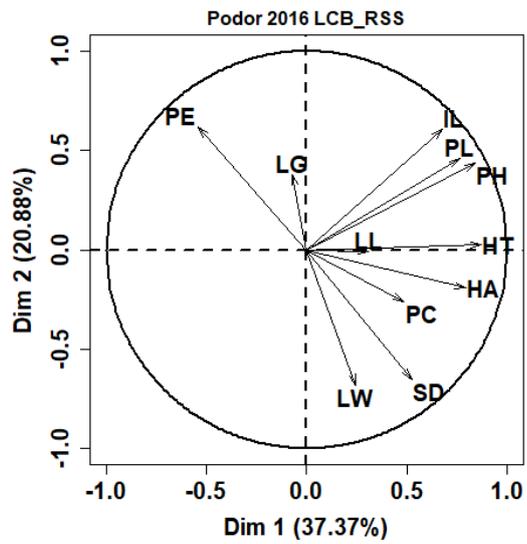
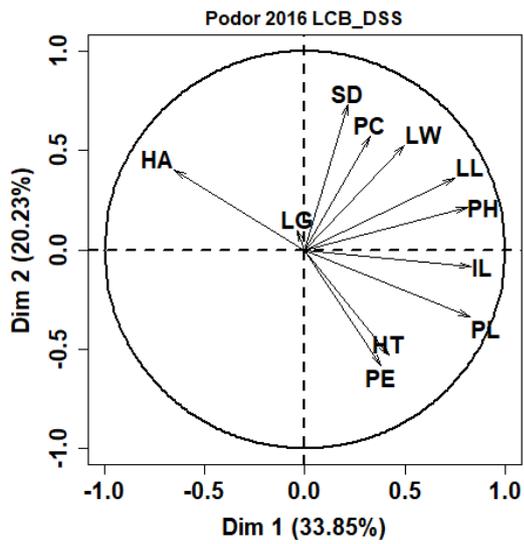
Le tableau présente la composition de la diversité étudiée (code de l'accession, pays d'origine, région d'origine, type saisonnier, type éco-saisonnier, nom local, groupe variétal, village, les coordonnées géographiques, la race*, la provenance des semences et la provenance des données passeports).
Légende : LCB: Bassin du Lac Tchad, SRV: Vallée du fleuve Sénégal, DSS: sorgho de saison sèche, RSS: sorgho de saison pluviale, C: caudatum, CD: caudatum durra, GC: guinea caudatum, D: durra, DC: durra caudatum, G: guinea, GB: guinea bicolor, GC: guinea caudatum, NA: not available (information manquante)

*Indique que ces races ont été identifiées par Bonama Sall du CNRA de Bambey durant cette étude.

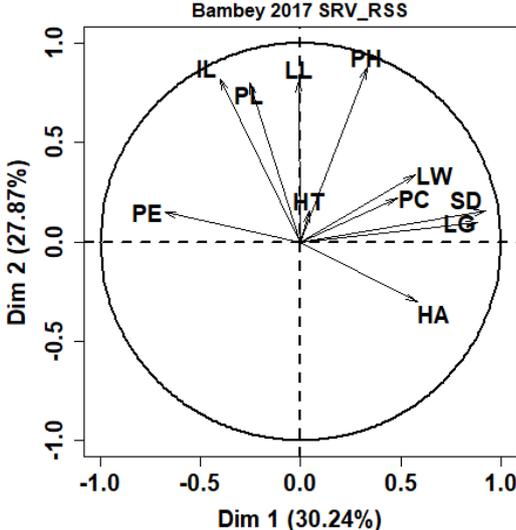
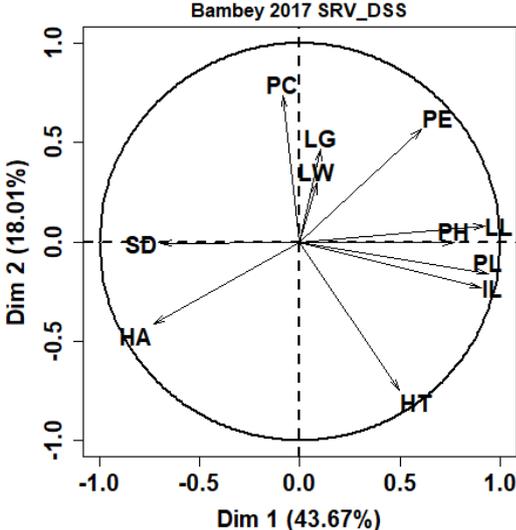
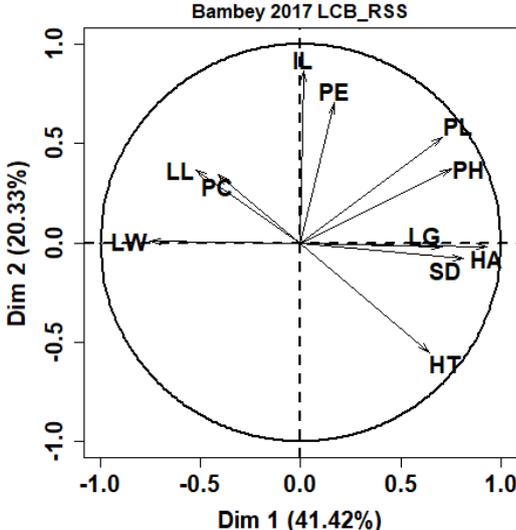
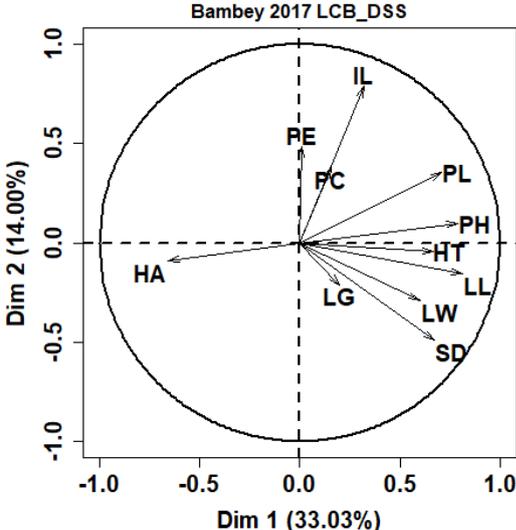
Annexe 2 : Analyse en composantes principales des différents types éco-saisonniers



Annexe 2 suite: Analyse en composantes principales des différents types éco-saisonniers

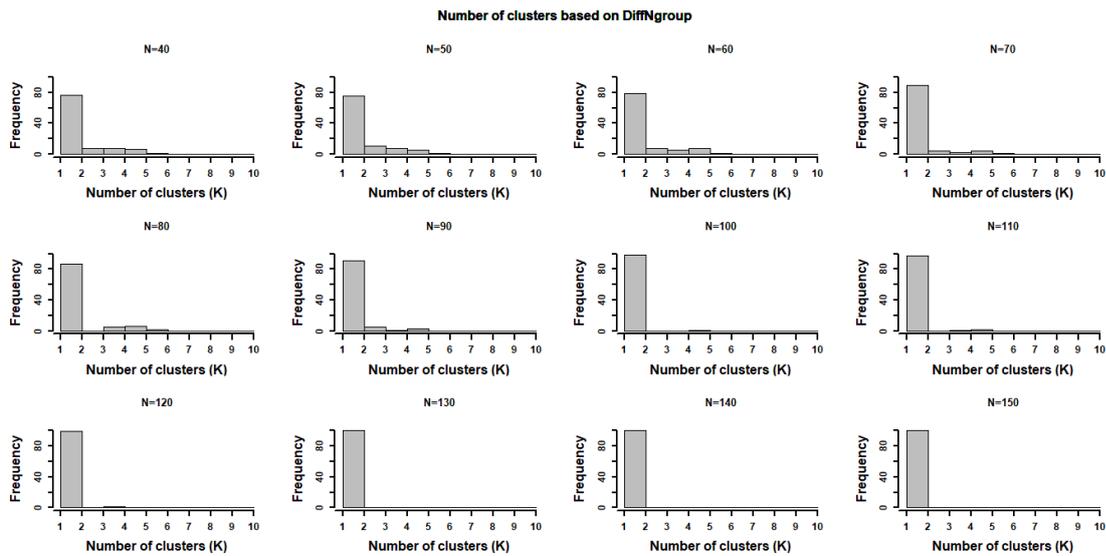
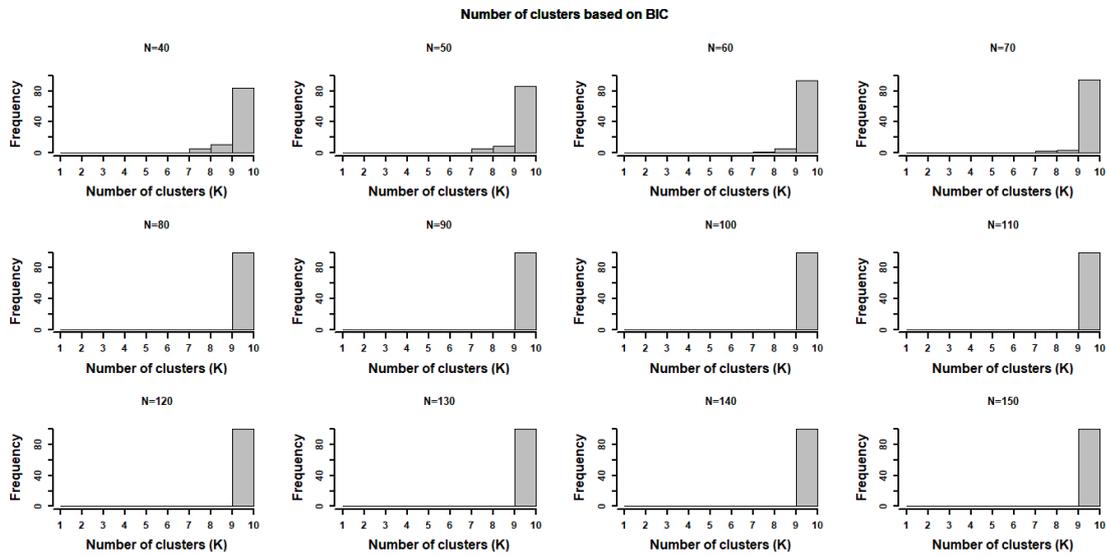


Annexe 2 suite: Analyse en composantes principales des différents types éco-saisonniers



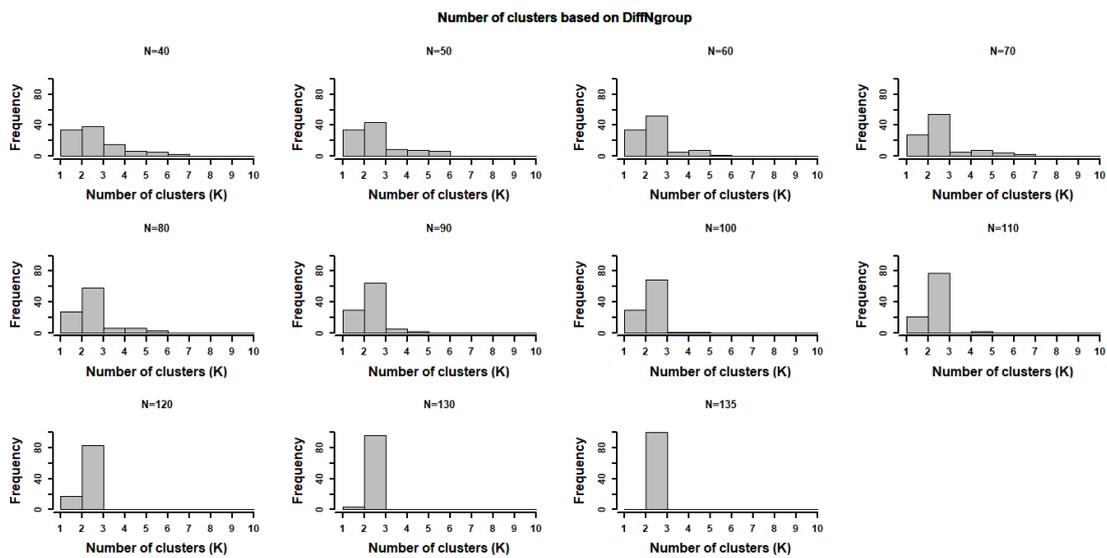
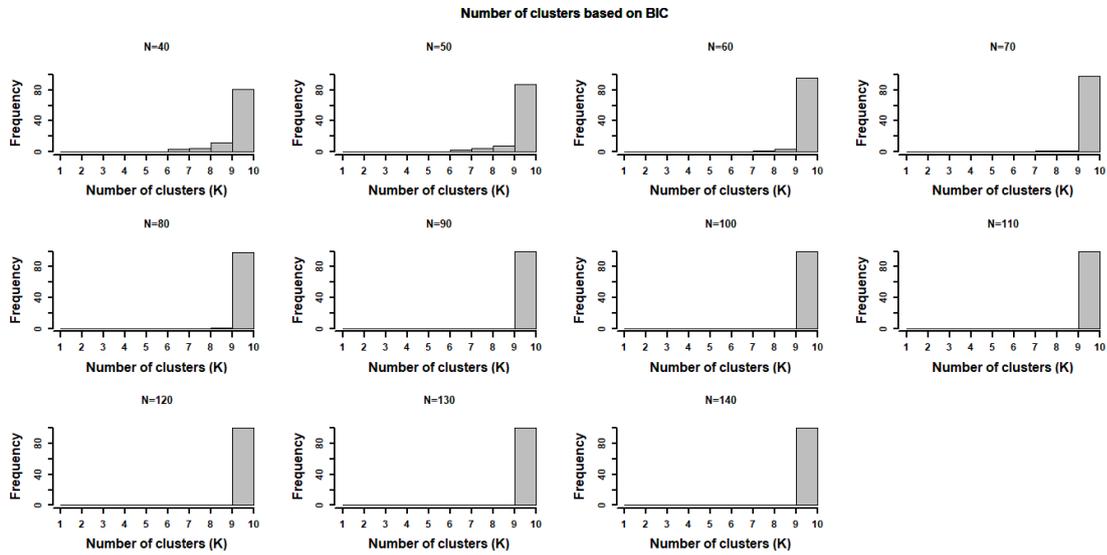
Annexe 3 : Choix du nombre de groupe dans les différents essais (Bambey 2016, 2017, Podor 2016)

a) Bambey 2016



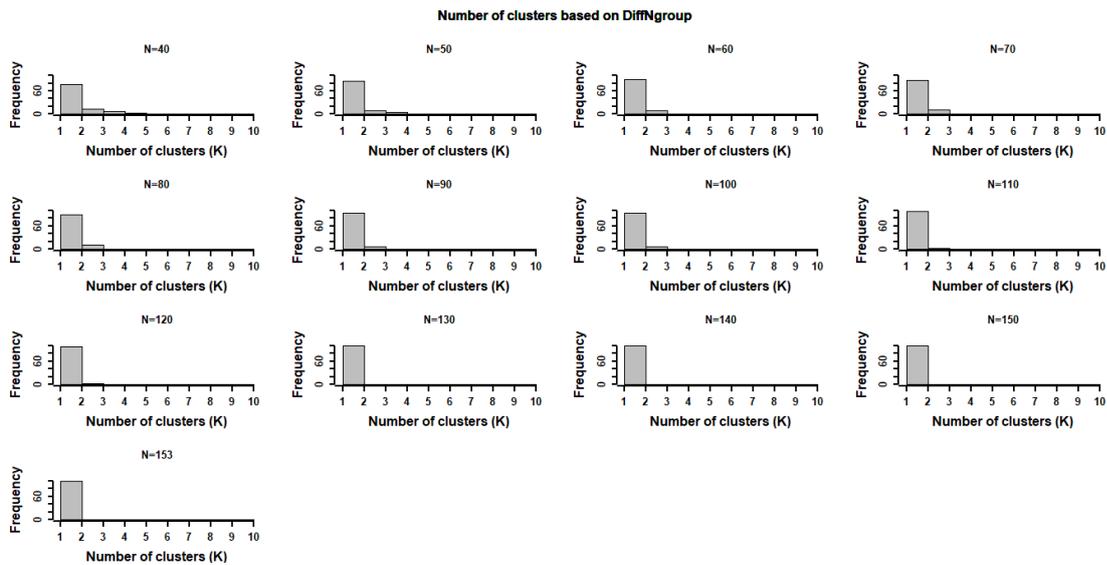
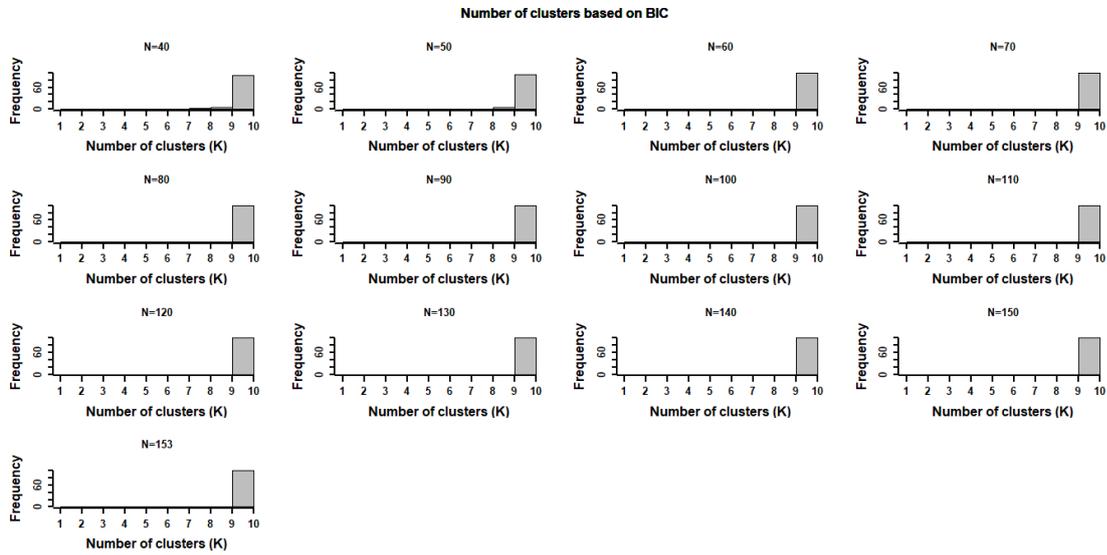
Annexe 3 suite : Choix du nombre de groupe dans les différents essais (Bamby 2016, 2017, Podor 2016)

b) Podor 2016



Annexe 3 suite : Choix du nombre de groupe dans les différents essais (Bambey 2016, 2017, Podor 2016)

c) Bambey 2017

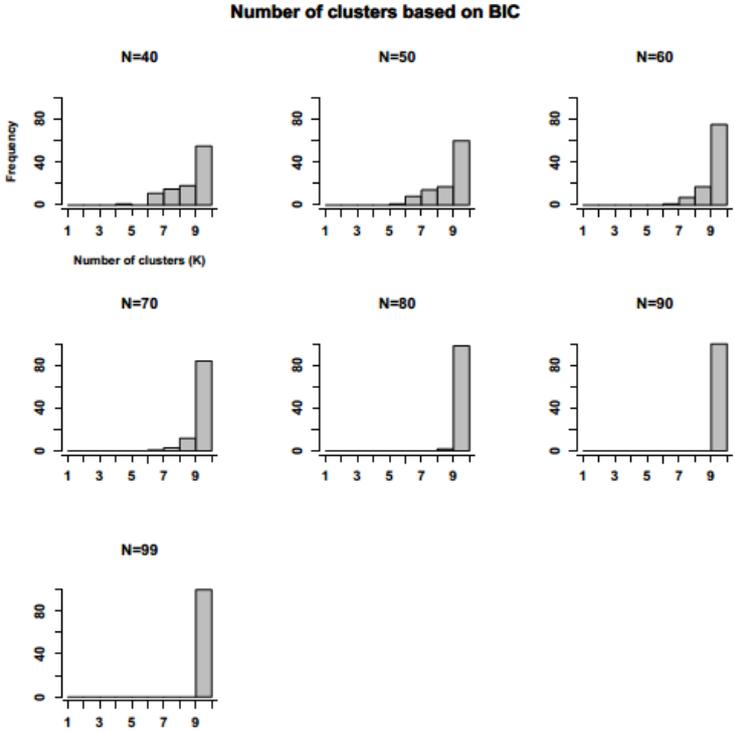


Annexe 4 : Test de Tukey du modèle linéaire généralisé (GLM) de l'indice de plasticité sur les combinaisons d'essai.

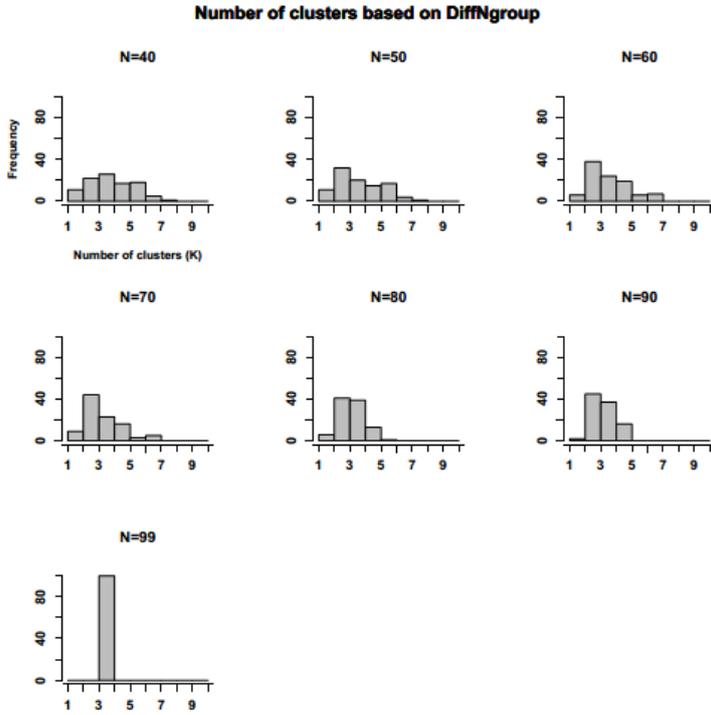
bam2016_bam2017											
	HA	HT	PL	PC	PE	LL	LW	LG	PH	IL	SD
LCB_RSS_LCB_DSS	0,17	2,29 x 10⁻⁰⁶	0,60	0,99	2,2 x 10⁻¹⁶	0,88	0,83	2,2 x 10⁻¹⁶	0,07	0,04	8,78 x 10⁻⁰⁶
SRV_DSS_LCB_DSS	6,73 x 10⁻⁰⁵	2,01 x 10⁻⁰⁵	0,02	0,69	1,93 x 10⁻⁰⁸	1,19 x 10⁻⁰³	3,10 x 10⁻⁰³	2,2 x 10⁻¹⁶	0,01	3,70 x 10⁻⁰⁷	0,99
SRV_RSS_LCB_DSS	0,28	8,63 x 10⁻⁰⁶	1,08 x 10⁻⁰⁴	0,91	2,2 x 10⁻¹⁶	2,62 x 10⁻¹⁴	0,25	2,2 x 10⁻¹⁶	2,71 x 10⁻⁰⁸	2,2 x 10⁻¹⁶	0,08
SRV_DSS_LCB_RSS	0,06	0,98	0,41	0,84	0,35	9,70 x 10⁻⁰⁴	0,10	1,95 x 10⁻⁰⁵	0,84	0,02	4,30 x 10⁻⁰⁴
SRV_RSS_LCB_RSS	0,99	0,99	0,07	0,90	1,18 x 10⁻⁰³	1,54 x 10⁻¹⁰	0,85	0,80	0,01	1,87 x 10⁻¹¹	0,06
SRV_RSS_SRV_DSS	0,03	0,94	0,91	0,46	1,39 x 10⁻⁰⁶	0,05	0,39	5,77 x 10⁻⁰⁸	0,20	3,01 x 10⁻⁰³	0,33
bam2016_podor2016											
LCB_RSS_LCB_DSS	2,2 x 10⁻¹⁶	0,12	1,56 x 10⁻⁰⁴	1,11 x 10⁻⁰⁶	2,97 x 10⁻⁰⁶	2,2 x 10⁻¹⁶	2,2 x 10⁻¹⁶	2,2 x 10⁻¹⁶	0,96	2,2 x 10⁻¹⁶	0,02
SRV_DSS_LCB_DSS	2,2 x 10⁻¹⁶	0,17	4,17 x 10⁻⁰³	2,54 x 10⁻¹⁰	0,98	2,2 x 10⁻¹⁶	3,58 x 10⁻⁰⁷	1,12 x 10⁻⁰⁵	0,26	2,55 x 10⁻¹⁵	3,44 x 10⁻¹⁵
SRV_RSS_LCB_DSS	2,2 x 10⁻¹⁶	3,85 x 10⁻⁰⁵	0,01	1,95 x 10⁻⁰⁴	3,02 x 10⁻⁰⁴	8,47 x 10⁻¹⁰	5,41 x 10⁻¹²	2,2 x 10⁻¹⁶	3,96 x 10⁻¹³	2,2 x 10⁻¹⁶	2,2 x 10⁻¹⁶
SRV_DSS_LCB_RSS	1,63 x 10⁻¹¹	0,996	0,99	2,2 x 10⁻¹⁶	2,52 x 10⁻⁰⁴	1,00	0,33	2,2 x 10⁻¹⁶	0,20	0,98	2,22 x 10⁻⁰⁷
SRV_RSS_LCB_RSS	2,2 x 10⁻¹⁶	0,136	0,86	3,46 x 10⁻¹⁴	2,45 x 10⁻¹³	4,29 x 10⁻⁰⁴	0,61	2,2 x 10⁻¹⁶	2,50 x 10⁻¹⁰	2,2 x 10⁻¹⁶	2,22 x 10⁻¹⁵
SRV_RSS_SRV_DSS	6,19 x 10⁻⁰⁷	0,350	0,86	0,08	0,04	5,13 x 10⁻⁰³	0,94	2,2 x 10⁻¹⁶	1,43 x 10⁻⁰³	2,2 x 10⁻¹⁶	0,40
bam2017_podor2016											
LCB_RSS_LCB_DSS	2,2 x 10⁻¹⁶	0,46	0,68	8,03 x 10⁻⁰⁸	0,84	2,2 x 10⁻¹⁶	9,98 x 10⁻¹¹	2,2 x 10⁻¹⁶	0,31	2,2 x 10⁻¹⁶	0,68
SRV_DSS_LCB_DSS	2,2 x 10⁻¹⁶	1,00	0,94	2,99 x 10⁻⁰⁵	2,2 x 10⁻¹⁶	2,44 x 10⁻¹⁵	0,02	2,2 x 10⁻¹⁶	2,08 x 10⁻⁰³	2,2 x 10⁻¹⁶	3,01 x 10⁻¹¹
SRV_RSS_LCB_DSS	2,2 x 10⁻¹⁶	2,07 x 10⁻⁰⁷	0,92	2,80 x 10⁻⁰⁷	2,2 x 10⁻¹⁶	2,2 x 10⁻¹⁶	1,98 x 10⁻⁰⁵	2,2 x 10⁻¹⁶	5,08 x 10⁻¹⁰	2,2 x 10⁻¹⁶	2,2 x 10⁻¹⁶
SRV_DSS_LCB_RSS	2,2 x 10⁻¹⁶	0,66	0,99	2,22 x 10⁻¹⁵	2,2 x 10⁻¹⁶	0,19	0,23	0,89	6,00 x 10⁻⁰⁵	3,57 x 10⁻⁰⁸	1,39 x 10⁻⁰⁷
SRV_RSS_LCB_RSS	2,2 x 10⁻¹⁶	9,78 x 10⁻⁰⁴	0,987	2,2 x 10⁻¹⁶	2,2 x 10⁻¹⁶	0,82	0,68	5,21 x 10⁻⁰⁵	1,45 x 10⁻¹⁰	2,2 x 10⁻¹⁶	2,2 x 10⁻¹⁶
SRV_RSS_SRV_DSS	0,03	5,13 x 10⁻⁰⁵	1,00	1,00	0,86	0,67	0,82	2,93 x 10⁻⁰⁵	0,37	1,06 x 10⁻⁰⁴	0,0979

Annexe 5 : Inférence du nombre de groupe suivant la taille de l'échantillon sur la base du BIC (A) et du critère diffNgroup (B) avec 9 paramètres agro-physiologiques.

A.



B.



Annexe 6 : Liste des accessions inférées dans les groupes génétiques et agro-morphologiques

Accession	Eco saisonnier	Groupe génétique	Bam2016	Podor2016	Bam2017	Groupe variétal	Nom local	Village d'origine	Country	race	Ancien code
DC046	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	jiresa	jiresa_asfar	Kashe_kasha	Chad	D	CM46
DC015	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	jiresa	jiresa_amar	Delebaye_dilema	Chad	D	CM15
DC047	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	sukkatari	Irada_maroua	Cameroon	D	CM47
DC041	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	variete_locale_2_garoua	Pitoa	Cameroon	D	CM41
DC106	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	ajagamaari	ajagamaari_tubliri	Pette	Cameroon	D	CM106
DC063	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	soulkeiri	Irada_maroua	Cameroon	D	CM63
DC136	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	ajagamaari	ajagamaari_buulel	Dargala	Cameroon	D	CM136
DC031	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	manduwoyri	manduwoyri	Dogba	Cameroon	D	CM31
DC067	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	ajagamaari	ajagamaari_droit	Waza	Cameroon	D	CM67
DC030	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	tolotolo	Laf	Cameroon	D	CM30
DC062	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	burguuri	Irada_maroua	Cameroon	DC	CM62
DC006	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	safrari	safrari	Dogba	Cameroon	D	CM6
DC291	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	ajagamaari	ajagamaari_crossé	Waza	Cameroon	D	CM291
DC001	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	safrari	safrari	Balaza_domayo	Cameroon	D	CM1
DC123	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	majeeri	Pette	Cameroon	D	CM123
DC027	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	ajagamaari	amadikoya	Tagawa	Cameroon	D	CM27
DC007	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	djanewa_guebake	Guebake	Cameroon	D	CM7
DC018	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	aouk	aouk	Dilema	Chad	D	CM18
DC100	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	majeeri_tamindi_damoungeleri	Gazawa	Cameroon	D	CM100
DC101	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	burguuri	burguuri	Dogba	Cameroon	D	CM101
DC055	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	burguuri	burguuri_rouge	Obuske	Cameroon	D	CM55
DC097	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	safrari_40_non_crossé	Irada_maroua	Cameroon	D	CM97
DC133	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	jiresa	jiresa_akabash	Dilema	Chad	D	CM133
DC109	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	safrari	safrari	Waza	Cameroon	D	CM109
DC137	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	burguuri	burguuri_manduwoyri	Balaza_domayo	Cameroon	D	CM137
DC116	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	sukkatari	sukkatari	Dogba	Cameroon	D	CM116

Accession	Eco saisonnier	Groupe génétique	Bam2016	Podor2016	Bam2017	Groupe variétal	Nom local	Village d'origine	Country	race	Ancien code
DC066	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	gonmeina	Mindif	Cameroon	D	CM66
DC139	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	aouk	aouk_gabroun	Kashe_kasha	Chad	D	CM139
DC065	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	safraari	safraari_turo_gombel	Dargala	Cameroon	D	CM65
DC016	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	safraari	kundugaari	Zongoya	Cameroon	D	CM16
DC088	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	safra_turinguel	Laf	Cameroon	D	CM88
DC026	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	safraari_40_crossé	Irada_maroua	Cameroon	D	CM26
DC134	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	gagnan	gagnan	Kashe_kasha	Chad	D	CM134
DC108	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	jiresa	jiresa_baydaa	Delebaye	Chad	D	CM108
DC061	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	ajagamaari	dalasi_jaune	Bouli_mango	Cameroon	D	CM61
DC144	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	safraari	muskwari_m'booderi	Gazawa	Cameroon	D	CM144
DC064	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	aouk	aouk_amadabaye	Amjalat	Chad	D	CM64
DC095	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	safraari	safraari_daro_gombel	Dargala	Cameroon	D	CM95
DC126	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	safraari	marouare_mobili	Souare	Cameroon	D	CM126
DC012	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	majeeri_cellori	Pette	Cameroon	D	CM12
DC021	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	jiresa	jiresa_amar	Dilema	Chad	D	CM21
DC089	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	aouk	aouk_amadabaye	Kashe_kasha	Chad	D	CM89
DC290	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	jiresa	jiresa_amar	Delebaye	Chad	D	CM290
DC071	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	majeeri_non_crossé	Irada_maroua	Cameroon	D	CM71
DC028	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	ajagamaari	Irada_maroua	Cameroon	D	CM28
DC002	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	gagnan	gagnan	Delebaye_dilema	Chad	D	CM2
DC086	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	variete_locale_1_garoua	Pitoa	Cameroon	D	CM86
DS015	SRV_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G2	NA	samba_souki_m'bilor	SRV	Senegal	DC	SN15
DS064	SRV_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G2	NA	daaneri	Guede_chantier	Senegal	D	SN64
DC043	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G1	NA	boundabi	Mindif	Cameroon	D	CM43
DC090	LCB_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G1	jiresa	jiresa_asfar	Dilema	Chad	D	CM90
DS007	SRV_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	fellah_rouge_2	Ogo	Senegal	D	SN7
DS005	SRV_DSS	120k_C1	bam16_G1	podor16_NA	bam17_G2	NA	fellah_ore_fonde	SRV	Senegal	DC	SN5

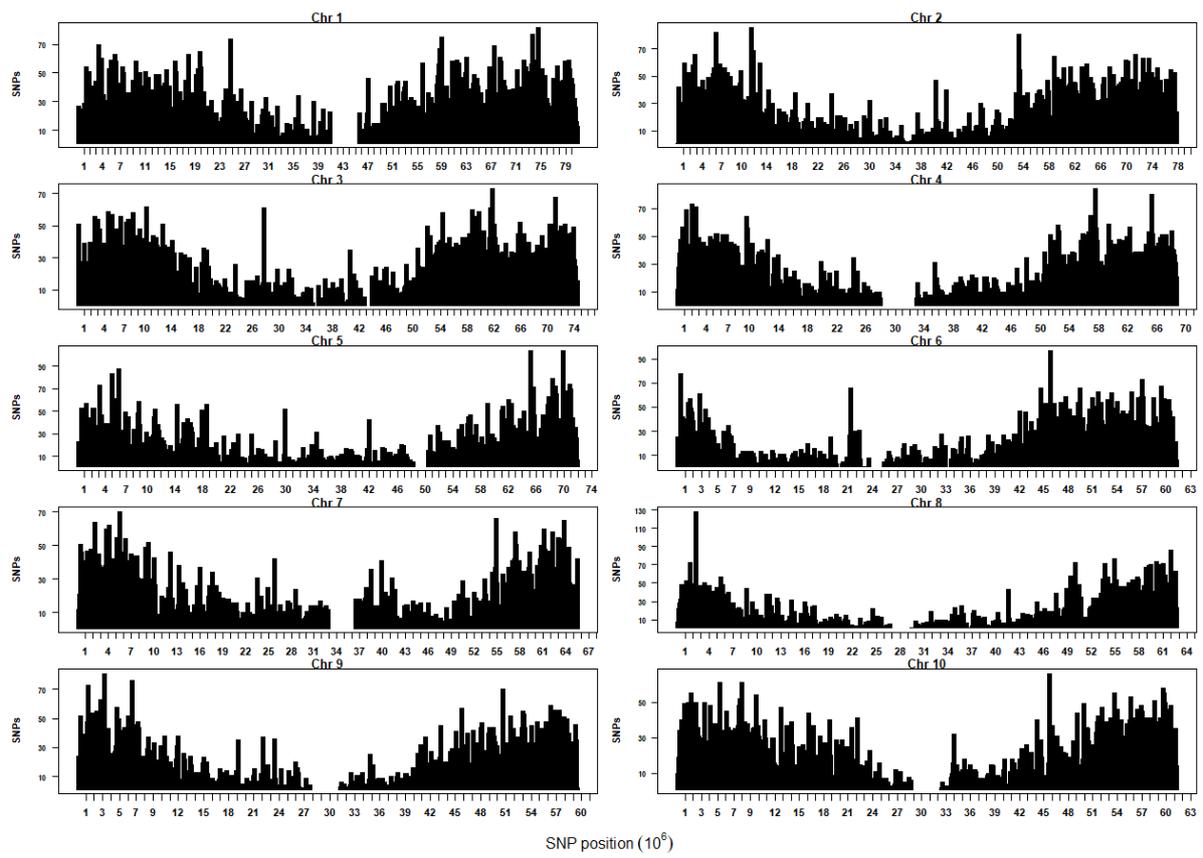
Accession	Eco saisonnier	Groupe génétique	Bam2016	Podor2016	Bam2017	Groupe variétal	Nom local	Village d'origine	Country	race	Ancien code
DS019	SRV_DSS	120k_C1	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	sarakole_m'bilor	SRV	Senegal	DC	SN19
DC069	LCB_DSS	120k_C1	bam16_NA	podor16_G1	bam17_G1	aouk	aouk_baydaa	Amjalat	Chad	D	CM69
DC056	LCB_DSS	120k_C1	bam16_NA	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	majeeri	Makabaye	Cameroon	D	CM56
DC054	LCB_DSS	120k_C1	bam16_NA	podor16_G1	bam17_G1	sukkatari	sakatasare	Guebake	Cameroon	D	CM54
DS016	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G2	NA	samba_souki_SD3	SRV	Senegal	D	SN16
DS066	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G2	NA	baleeri	Guede_chantier	Senegal	D	SN66
DS021	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G2	NA	sevil_ndaneeri	Kaedi	Mauritania	D	SN21
RC260	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G1	podor16_G2	bam17_G1	NA	mbayeri	Pitoe	Cameroon	G	CM260
RC157	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G1	podor16_G2	bam17_G1	NA	tott_mbee	Gueri	Cameroon	GC	CM157
RC155	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G1	podor16_G2	bam17_G2	NA	mbayeri	Pitoe	Cameroon	GC	CM155
DS018	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G1	podor16_NA	bam17_G2	NA	samba_souki_RT13	SRV	Senegal	D	SN18
DS010	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G1	bam17_G2	NA	mbayeri_blanc	SRV	Senegal	GB	SN10
RC192	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	mbayeri	Ngong	Cameroon	G	CM192
RC175	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	tott_kponkoam	Koti_mayo_benoue	Cameroon	G	CM175
RC169	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	gaziotina	Gamba	Cameroon	GC	CM169
RC153	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	djigari_bodejoum	Pitoe	Cameroon	G	CM153
RC152	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	mbayeri	Pitoe	Cameroon	G	CM152
RC160	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	mbayeri	Pitoe	Cameroon	GC	CM160
DS022	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	sevil_youdowa	Ogo	Senegal	G	SN22
DS014	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	samba_gueri_ogo	Ogo	Senegal	G	SN14
DS012	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	pourdi_SD_10	SRV	Senegal	GC	SN12
RS060	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	bassi_SG_1723	Ndiamane	Senegal	G	SN60
RS053	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	manga_wouling_bacon	Casamance	Senegal	G	SN53
RS042	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	sorgho_dialakoto	Dialakoto	Senegal	G	SN42
RS058	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	nieniko_SG_1687	Paraouol	Senegal	G	SN58
RS031	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	congossane	Bambey	Senegal	GC	SN31
RS027	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	bassi_N°4	Sefa	Senegal	G	SN27

Accession	Eco saisonnier	Groupe génétique	Bam2016	Podor2016	Bam2017	Groupe variétal	Nom local	Village d'origine	Country	race	Ancien code
RS036	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	congossane_N°48	Bambey	Senegal	GC	SN36
RS038	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	flatie_ba	Casamance	Senegal	G	SN38
RS033	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	congossane_N°10	Bambey	Senegal	G	SN33
RS061	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	bassi_SG_1771	Payar	Senegal	G	SN61
RS063	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	digaff	Etiolo	Senegal	G	SN63
RS034	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	congossane_N°15	Bambey	Senegal	G	SN34
RS046	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	tigne_de_dangalma	Dangalma	Senegal	G	SN46
RS044	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	bassi	Sinthiou_maleme	Senegal	G	SN44
RS028	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	bassi_N°5	Sefa	Senegal	G	SN28
RS035	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	congossane_N°45	Bambey	Senegal	GC	SN35
RS048	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	weyde_2	Kaolack	Senegal	G	SN48
RC156	LCB_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	lott_mbe	Gueri	Cameroon	GC	CM156
DS002	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	fellah_blanc_2	Fouta_fleuve	Senegal	G	SN2
DS025	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	nieniko_bis_1681	Mboune	Senegal	G	SN25
DS011	SRV_DSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	pourdi_blanc	SRV	Senegal	G	SN11
RS039	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	manga_borom	Casamance	Senegal	G	SN39
RS062	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	bayeri_SG_1805	Ouro_binta	Senegal	G	SN62
RS047	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	weyde_1	Kaolack	Senegal	G	SN47
RS059	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	bassi_tin	Ndiaye_ndiaye	Senegal	G	SN59
RS029	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	bassi_m'bodiene	M'bodienne	Senegal	G	SN29
RS030	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	bassi_tourka_1	Kaolack	Senegal	G	SN30
RS041	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	senguirane	Mont_rolland	Senegal	G	SN41
RS037	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	congossane_N°57	Bambey	Senegal	G	SN37
RS026	SRV_RSS	120k_C2	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	bambers_bodedjo_S2	Sefa	Senegal	G	SN26
DC024	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	majeeri_tubliri	Pette	Cameroon	DC	CM24
DC004	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	majeeri	Waza	Cameroon	D	CM4
DC112	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	surocemi	Gambarou	Cameroon	D	CM112

Accession	Eco saisonnier	Groupe génétique	Bam2016	Podor2016	Bam2017	Groupe variétal	Nom local	Village d'origine	Country	race	Ancien code
DC096	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	balgue	Guirvidig	Cameroon	D	CM96
DC051	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	majeeri	Dogba	Cameroon	D	CM51
DC029	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	majeeri_crossé	Irada_maroua	Cameroon	DC	CM29
DC145	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	burguuri	burguuri_wazar	Gambarou	Cameroon	D	CM145
DC073	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	tumbuna	Gambarou	Cameroon	D	CM73
DC081	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	tchangalari	Irada_maroua	Cameroon	D	CM81
DC130	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	burguuri	burguuri_ampaou	Tchakra_mari	Cameroon	D	CM130
DC151	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	burguuri	burguuri	Gambarou	Cameroon	D	CM151
DC010	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	burguuri	burguuri	Kangaleri	Cameroon	D	CM10
DC077	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	seytiri	Guirvidig	Cameroon	D	CM77
DC009	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	burguuri	burguuri_cellori	Pette	Cameroon	D	CM9
DC070	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	tchakale	Tagawa	Cameroon	D	CM70
DC005	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	ndaneeri_majeeri	Waza	Cameroon	D	CM5
DC042	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	manduwoyri	Irada_maroua	Cameroon	D	CM42
DC292	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	tumbuna	Tchakra_mari	Cameroon	D	CM292
DC098	LCB_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	majeeri	majeeri	Dogba	Cameroon	D	CM98
RC229	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	palga1	Mbang_mayo_louti	Cameroon	GC	CM229
RC253	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	gueding_Guiling	Pitoa	Cameroon	CD	CM253
RS055	SRV_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G1	NA	fellah_blanc_4	Wakhaldiam	Senegal	DC	SN55
RC179	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G2	NA	guiling	Bollere_pitoa	Cameroon	DC	CM179
DS009	SRV_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G1	bam17_G2	NA	hegueri	Kaedi	Mauritania	DC	SN9
DS065	SRV_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G1	NA	pourdi	Guede_chantier	Senegal	D	SN65
RC241	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	panarta	wina	Cameroon	CG	CM241
RC246	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	panarta	wina	Cameroon	C	CM246
RC173	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	benoue	Gamba	Cameroon	C	CM173
RC186	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	zouaye	Bamgel_bouba_ngong	Cameroon	C	CM186
RC187	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	mbayeri	Langui	Cameroon	C	CM187

Accession	Eco saisonnier	Groupe génétique	Bam2016	Podor2016	Bam2017	Groupe variétal	Nom local	Village d'origine	Country	race	Ancien code
RC185	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	s35	Singo_makova_mokong	Cameroon	DC	CM185
RC255	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	djigari	Guidjarou_pitoea	Cameroon	DC	CM255
DS013	SRV_DSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	rassoulou	Kaedi	Mauritania	G	SN13
RS049	SRV_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_G3	bam17_G2	NA	gor_Gatna_2	Thies	Senegal	DC	SN49
RS056	SRV_RSS	120k_C3	bam16_G1	podor16_NA	bam17_G1	NA	SL_179	Toubakouta	Senegal	C	SN56
RS043	SRV_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G1	bam17_G2	NA	bassi_gandiaye	Gandiaye	Senegal	C	SN43
RC176	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G2	bam17_G2	NA	tott_kel	Gamba	Cameroon	GC	CM176
RC279	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	djigari	Dalla_pitoea	Cameroon	DC	CM279
RC276	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	wouhounaida	wina	Cameroon	GC	CM276
RC247	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	soepliya	Mang_mayo_kani	Cameroon	DC	CM247
RC261	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	guiling	Pitoea	Cameroon	C	CM261
RC244	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	mayanli	wina	Cameroon	DC	CM244
RC172	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	tott_ndaneeri	Gamba	Cameroon	DC	CM172
RC254	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	djigari	Guidjarou_pitoea	Cameroon	DC	CM254
RC184	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	malteba	Mokong	Cameroon	DC	CM184
RC182	LCB_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	djigari	Ngong	Cameroon	CD	CM182
RS032	SRV_RSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_G3	bam17_G2	NA	congossane_Merina_Sarr	M'backe	Senegal	GC	SN32
DS020	SRV_DSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	sarosso_RT44	Richard_toll	Senegal	C	SN20
DS006	SRV_DSS	120k_C3	bam16_G2	podor16_NA	bam17_G2	NA	fellah	SRV	Senegal	CG	SN6

Annexe 7 : Répartition de 120 969 SNP le long du génome (100kb)



Annexe 8 : Répartitions des SNPs par chromosome

Chromosome	Nombre de SNP	Chromosome	Nombre de SNP
Chr01	17433	super_2674	7
Chr02	14936	super_2682	1
Chr03	14013	super_27	14
Chr04	12574	super_28	13
Chr05	11536	super_2859	4
Chr06	10611	super_29	11
Chr07	9789	super_30	5
Chr08	9972	super_3040	1
Chr09	9859	super_31	6
Chr10	10246	super_32	15
super_105	1	super_320	2
super_107	1	super_3231	1
super_109	5	super_331	6
super_112	1	super_334	2
super_114	2	super_35	12
super_120	15	super_352	1
super_1206	1	super_36	16
super_1249	3	super_37	4
super_127	8	super_38	48
super_1305	11	super_381	8
super_131	2	super_39	7
super_1317	2	super_398	9
super_1357	10	super_414	6
super_136	3	super_42	1
super_142	3	super_433	4
super_146	1	super_44	6
super_1544	2	super_455	3
super_16	39	super_46	3
super_164	3	super_466	4
super_1713	1	super_47	20
super_176	1	super_48	3
super_18	71	super_49	7
super_20	35	super_50	5
super_2056	2	super_506	4
super_2108	1	super_51	8
super_2156	2	super_52	9
super_22	12	super_55	2
super_2410	5	super_56	2
super_248	7	super_60	15
super_25	20	super_631	1
super_26	28	super_637	2

Chromosome	Nombre de SNP
super_66	2
super_68	1
super_680	16
super_707	5
super_708	1
super_72	2
super_73	28
super_75	5
super_78	23
super_787	3
super_80	19
super_81	21
super_811	16

Chromosome	Nombre de SNP
super_83	2
super_836	3
super_85	2
super_86	2
super_862	1
super_88	5
super_89	2
super_893	1
super_90	4
super_91	20
super_95	16
Total général	121765

Two contrasting patterns of crop seasonal adaptation revealed by a common garden experiment on flood recession sorghum in the Sahel

FOKOU YEMATA Oberline^{1,2,3,4}, SAÏDOU Abdoul-Aziz^{1,2,6}, KANMEGNE Gabriel⁴, BERKOULA Orphé^{3,5}, AUDEBERT Alain^{1,2,3}, SINE Bassirou³, FONCEKA Daniel^{1,2,3}, JOLY Hélène^{1,2}

¹CIRAD, UMR AGAP, F-34398 Montpellier, France

²AGAP, Univ Montpellier, CIRAD, INRA, Montpellier SupAgro, Montpellier, France

³Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS); Institut Sénégalais de Recherche Agronomique (ISRA), BP 3320, Route de Khombole, Thiès; Senegal

⁴Département de Biologie Végétale, Faculté des Sciences, Université de Dschang, BP 67 Dschang, Cameroon

⁵Département de Biologie végétale, Faculté des Sciences et Techniques, Université Cheikh Anta Diop de Dakar Senegal

⁶Former address: Unité Mixte de Recherche "Diversité et Adaptation des Plantes", Faculté des Sciences et Techniques, Département de Biologie, Université Dan Dicko Dankoulodo de Maradi; BP 465, Maradi Niger

*Corresponding author: abdoul-aziz.saïdou@cirad.fr

Abstract

Studying seasonal adaptation is of great importance for understanding crop diversification. The biological process of seasonal adaptation of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.) allowed the development of flood recession agrosystems in the Sahel (West and Central Africa). To analyze the patterns of trait variation linked to this poorly documented process, we evaluated and compared four eco-seasonal groups of sorghum originating from seasonally diversified agrosystems in the same cropping conditions. The *muskuwaari* and *samme* groups are composed of landraces adapted to flood recession agrosystems in the Lake Chad Basin (43 accessions) and the Senegal River Valley (14 accessions), respectively. The other two groups are composed of varieties commonly grown in the rainy season (19 accessions from the Lake Chad Basin and 24 accessions from the Senegal River Valley and surrounding regions). Multivariate analyses based on ten agro-morphological traits structured the sample in two main clusters subdivided into four subclusters. This structure was significantly associated with the eco-seasonal groups, highlighting *muskuwaari* differentiation. Five traits (head appearance, leaf length, leaf number, aboveground biomass, and the root mass to aboveground biomass ratio) supported the differentiation of eco-seasonal groups and backed the hypothesis of seasonal adaptive divergence of sorghum in the Lake Chad Basin. No trait differentiation was detected in the *samme* group, suggesting that seasonal adaptation in the Senegal River Valley might probably be associated with population plasticity existing in the rainy season groups. These experimental evidences provide new insights for understanding scenarios of seasonal adaptation of sorghum.

Keywords: dry season sorghum; population adaptive divergence; population plasticity seasonal diversification; transplanted sorghum; Lake Chad Basin; Senegal River Valley; *muskuwaari*, *samme*.

Introduction

Studying seasonal adaptation is of great importance for understanding crop diversification (Fjellheim et al., 2014). Sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) is one of the most drought-tolerant crop species, adapted to semi-arid environments (Borrell et al., 2006). It is an annual grass and an important staple crop in sub-Saharan Africa and South Asia, but it is also grown in various zones of the world with a dry climate, including parts of the USA and Europe. In the Sahel, sorghum is mainly grown in the rainy season (roughly from May to October). The crop displays a wide diversity of landraces belonging to different races and structured in different genetic groups (Deu et al., 2006; Billot et al., 2013). Rainy season cropping systems are dominant worldwide. They are based on clay-loam or sandy clay soils generally located in regions where rainfall is between 400 and 1000 mm (Chantereau et al., 2013). However, some sorghum

landraces are grown during the dry season in Sahelian flood recession cropping systems in West and Central Africa. These cultivation areas include the Lake Chad Basin (northern Cameroon, Chad and northeastern Nigeria; Raimond, 1999), the Senegal River Valley (Senegal, Mauritania; Le Roy, 2005) and northern Mali (Harlan and Pasquereau, 1969). Sowing takes place in the middle or at the end of the rainy season, followed by growing and reproductive cycles in the dry season (Bruckmann, 2016). Clayey flooded soils, particularly vertisols, are the main types of soils for these farming practices, which are established in floodplains, wetlands, inland valleys and on lake shores (Sidibé et al., 2016). In India, post-rainy sorghum varieties (*rabi*) are sown between September and October and grown under receding soil moisture conditions, without irrigation (Patil et al., 2014).

Most dry season sorghum landraces are classified in the durra race and, rarely, in caudatum or kafir (Stemler et al., 1975; Soler et al., 2013; Raimond 1999; Patil et al., 2014; Zach et al., 1996; Naoura et al., 2019). The origin of these landraces is not well known. Studies in the Lake Chad Basin analyzed their genetic relationship with landraces grown in the rainy season (Soler, 2012; Saidou et al., 2014).

Dry season sorghum landraces of the Lake Chad Basin have complex local taxonomies (Saidou et al., 2014). The main types are called *muskuwaari* (northern Cameroon), *masakwa* (northeastern Nigeria), or *berbere* (southern Chad) (Raimond, 1999). Seeds are sown in the middle of the rainy season (from mid-August) in small nurseries (sandy soils) close to the village or the field. Seedlings are transplanted to vertisol fields (called *karal* in northern Cameroon) following flood recession (between October and November). Sowing in the nursery is commonly replicated by farmers two to four times, in order to match a transplanting stage (seedlings of around 40-45 days and 30 to 40 cm tall) to the variable flood recession time. Harvesting is carried out from February to March (Barrault et al., 1972; Carsky et al., 1995).

Unlike in the Lake Chad Basin, flood recession sorghum landraces in the Senegal River Valley (*samme*) are sown directly in the field in flood plains (*kolangal*) following the recession flow at the end of the rainy season, from October to November (Le Roy, 2005; Bruckmann, 2016). The harvesting period is from March to April (Chantereau, 2002). The adaptation of annual grasses to dry season involves the ability of the plant to respond to a shift in environmental conditions (Fjellheim et al., 2014). For sorghum, this includes adaptation to a water regime based on the water stock remaining in the soil (mainly vertisols), a response to the temperature and photoperiod changes and to specific farmers management practices (particularly in the Lake Chad Basin, where sowing in a nursery and transplanting practices are widespread).

Knowledge about plant adaptation to variations in water regimes and temperatures (including drought) could help to identify some of the adaptive traits linked to seasonal adaptation (Redmann, 1985). Various combinations of morpho-physiological features contribute to the ability of plants to adapt to these variations, including shorter plants, smaller leaf area, increased root biomass and high chlorophyll content; all of which are beneficial under drought stress in order to avoid desiccation (Jaleel et al., 2008; Richards et al., 2010). Some plants modify the root to shoot dry matter ratio (in favor of the former) in response to drought (Passioura, 2012). The survival of deep-rooted seedlings after drought is greater than that of shallow-rooted seedlings (Padilla and Pugnaire, 2007). In wheat genotypes, a cultivar resistant to water stress was found to have a high chlorophyll content (Sairam et al., 1997). Plant resistance to drought also relies on adaptive strategies based on the timing of phenophases. Early flowering or fruiting capacity have also been found to be associated with drought escape under rainfed conditions (De Micco and Aronne, 2012; Franks et al., 2007).

Agro-morphological and phenological variations in dry season sorghum in the Lake Chad Basin have been described notably in flood recession cropping systems (Barrault et al., 1972; Kenga and Djorowe, 2008; Naoura et al., 2019). Izge and Alimta (2008) compared the performance of one dry season sorghum (*masakwa*) and six rainy season sorghums under rainfed conditions in Nigeria. A preliminary study by our laboratory compared 10 rainy season sorghum varieties to around 150 dry season landraces under dry season

cropping conditions and suggested genetic differentiation of genotypes for flowering times and morphological traits (Ekeke, 2012).

To our knowledge, no study has addressed the basis of seasonal adaptation of sorghum in flood recession systems. The patterns underlying the crop adaptation to dry season cropping in the Lake Chad Basin (*muskuwaari*) and in Senegal River Valley (*samme*) are also unknown.

In the current study, we designed a common garden experiment in the rainy season in Senegal (Bambey station, ISRA) to study the phenotypic variation of four eco-seasonal sorghum groups including dry season sorghum and rainy season sorghum from both the Lake Chad Basin and the Senegal River Valley. We used a set of agro-physiological traits related to phenology, leaf physiology, root growth and biomass to assess the phenotypic structure and its link with factors shaping seasonal diversification. This study highlighted two contrasting patterns underlying seasonal adaptation in *muskuwaari* and *samme* sorghum, respectively. The first is highly differentiated from rainy season sorghum, and showed evidence for an adaptive divergence; the second showed evidence of population plasticity.

Results

This study used a common garden experiment in the rainy season at Bambey (Senegal) to assess the pattern of seasonal adaptation of sorghum based on the analysis of agro-physiological variation of four eco-seasonal groups represented by 100 accessions (25 \pm 6.34 accessions on average per eco-seasonal group).

Agro-physiological structure of the sample

Principal component analysis (PCA) grouped in a separate side *muskuwaari* accessions (characterized by a late heading and shorter leaves), while accessions from all the other groups were mixed (Figure 1). The structure revealed by PCA appeared to be supported by heading date and leaf length. This structure was refined using DAPC (Figure 2). In this analysis, we compared two criteria (BIC and DiffNgroup) to infer the number of clusters (Figure S2a and Figure S2b). DiffNgroup was more consistent and confirmed the number of two main clusters structuring the sample (Figure S2b). The two clusters had balanced sizes (Table 3). Cluster 1 (n=50) consisted mainly of dry season sorghum accessions from Lake Chad Basin (*muskuwaari*, n=41) with a few rainy season accessions from Lake Chad Basin (n=5) and Senegal River Valley (n=4). Cluster 2 (n=49) was a mixture of accessions belonging to the other eco-seasonal groups, apart from *muskuwaari*.

Using K=4, we obtained a consistent split of the 2 previously described clusters, each into two subgroups (Figure 2; Table 3). Cluster 1a was almost exclusively composed of *muskuwaari* (Table 3). Cluster 1b (n=21) was also composed of *muskuwaari* (two-thirds) but included a mixture of the other eco-seasonal groups (one third). Cluster 2a (n=26) and Cluster 2b (n=26) included accessions from all eco-seasonal groups except *muskuwaari* (only two and one *muskuwaari* accessions were assigned to these subclusters, respectively).

Factors associated with agro-physiological structure

We found a significant association between the inferred structure and, respectively, the eco-seasonal group, the seasonal type, the geographical origin and the race (Chi-squared test; $P < 10^{-05}$; Table 4). Accounting for potential bias

of uncertainty in accession assignation over DAPC using the described *ad hoc* procedure, we discarded artefact effects of marginal accessions in each cluster and validated these tests (Table S5). Of all the factors, the eco-seasonal group had the highest level of association ($P = 1.85 \times 10^{-14}$ and $P = 1.16 \times 10^{-10}$ at $K=2$ and $K=4$, respectively; Table 4), suggesting a major structuring effect of the eco-seasonal diversification on the variation in agro-physiological traits of sorghum. *Muskuwaari* accessions were all from the durra race (Table S4; Table S1). The racial differentiation between clusters was supported by the predominance of the durra race in Cluster 1 (Table S4).

Variation in agro-physiological traits between eco-seasonal groups and between inferred clusters

The summary statistics of the traits according to the four eco-seasonal groups were computed (Table S2). Two of the traits exhibited a statistically significant distribution shift between eco-seasonal groups for head appearance ($P = 3.08 \times 10^{-11}$) and leaf length ($P = 1.51 \times 10^{-03}$) (Table S6a; Figure 3). Pairwise comparisons suggested that the *muskuwaari* group was differentiated from the other types (Tukey test, Table S6b). *Muskuwaari* flowered significantly later (115 days, on average, from sowing to head appearance), compared to the other three groups (average values grouped between 74 and 81 days). This eco-seasonal group also exhibited shorter leaves (LL average of 50.36 cm versus 68.15 for *samme*, 68.72 cm for rainy season varieties of the Lake Chad Basin, and 72.77 cm for rainy season varieties of the Senegal River Valley).

The evaluated traits statistics were also computed according to the inferred clusters (Table S3). The analysis of variance of the traits according to the inferred clusters ($K=2$) showed a significant distribution shift between Cluster 1 (mainly composed of *muskuwaari*) and Cluster 2 for head appearance, leaf length, leaf number, aboveground biomass and the root mass to aboveground biomass ratio (Figure 4; Table S7a).

We also deciphered the differentiations between the four subclusters (Table S7b). The subclusters 1a and 1b containing *muskuwaari* were differentiated from each other based on leaf width ($P = 5.80 \times 10^{-06}$), root number ($P = 1.00 \times 10^{-06}$), and aboveground biomass ($P = 9.04 \times 10^{-06}$). The Cluster 1a (exclusively composed of *muskuwaari*) had a larger leaf width (average difference of +1.53 cm), more aboveground biomass (+123.39 g per plant), and a smaller root number (-23.69 roots per plant), compared to the Cluster 1b (Figure S3).

Across the two eco-geographical zones, three traits were significantly shaped by the seasonal type of sorghum, namely head appearance, leaf length and aboveground biomass (Table S6a). Four traits varied between eco-geographical across all accessions (Table S6a).

Discussion

Signal of eco-seasonal structure in sorghum validated with robust statistical procedures

We used an *ad hoc* validation procedure to overcome statistical shortcomings in DAPC structure inference, notably the uncertainty in the inference of the number of clusters and in the assignation of accessions to the inferred clusters (Jombart et al., 2010; Soler et al., 2013).

Using empirical *in silico resampling* on our data, we showed that BIC is sensitive to sample size and provides unstable results across runs (Figure S2a). This criterion tended to detect a larger number of clusters (fine level of structure). The DiffNgroup criterion (derived from BIC) detected a basic level of structure (small number of clusters), which was consistent across resampled data and less sensitive to sample size (Figure S2a). We therefore opted for the number of clusters suggested by this criterion ($K=2$). This was also consistent with the PCA projection (Figure 1). All DAPC runs were performed without including *a priori* eco-seasonal group information. So the assignation of all *muskuwaari* accessions in the same cluster by DAPC *a posteriori* indicated an actual phenotypic differentiation (Table 3).

The statistical association of seasonal type, eco-geographical origin, eco-seasonal group, race and country of origin with the phenotypic structure was consistent regardless to the uncertainty in the assignation of marginal accessions in the clusters (Table 4; Table S5).

Identification of the agro-physiological traits and mechanisms linked to seasonal adaptation

The reason for using a common garden experiment was to make environmental and cropping conditions similar, in order to enable the analysis of genetic differences between the four studied populations (Vitasse et al., 2009). Each group was represented by an average of 25 ± 6.33 accessions (the minimum being $n=14$; Table 1) representing the diversity of the group.

Over all presented analyses, we identified five traits that differentiated the *muskuwaari* type (or clusters predominantly composed of *muskuwaari*) from the other eco-seasonal groups, namely head appearance, leaf length, leaf number, aboveground biomass and the root mass to aboveground biomass ratio. *Muskuwaari* landraces are very late flowering when sown in the rainy season. During this trial, the *muskuwaari* landraces sown in July flowered between December and January (around 6 to 7 months' duration). This behavior has been described in northern Cameroon (Barrault et al., 1972). It was linked to the high photoperiod sensitivity of *muskuwaari* (Chanterreau et al., 2013; Craufurd et al., 1999).

Leaf size reduction is a mechanism for adjusting leaf area to avoid stress (Blum and Sullivan, 1986). Larger values of the root mass to aboveground biomass ratio indicate an increase in root density over leaf area, a phenomenon that offers the advantages of minimizing water loss and maximizing water uptake in a context of water stress (Passioura, 2012). Under the conditions of our trial (no induced water stress), the dry season accessions (particularly *muskuwaari* from Cluster 1) showed a lower root mass to aboveground biomass ratio, compared to the rainy season accessions. This could indicate more efficient water uptake and use, meaning an ability to produce more aboveground biomass with fewer roots.

Leaf area reduction is one of the mechanisms involved in limiting evapotranspiration (Levitt, 1972). Although this trait did not show a significant difference between the four eco-seasonal groups (Table S6a), it was found that the mean of leaf area of dry season sorghum tended to be lower than that of the rainy season sorghums, particularly for the accessions from the Senegal River Valley (Table S2). Variation in leaf width is associated with drought adaptation in grasses (Redmann 1985).

Table 1. Presentation of the sampled sorghum panel (n=100 accessions)

	Lake Chad Basin (LCB)			Senegal River Valley (SRV)			Total
	Cameroon	Chad	Total	Mauritania	Senegal	Total	
Rainy season sorghum (RSS)	19	0	19	0	24	24	43
Dry season sorghum (DSS)	32	11	43	2	12	14	57
Total number of accessions	51	11		2	36		100

The number of accessions sampled is presented according to the eco-geographical origin of the accessions (LCB or SRV) and their seasonal type (RSS or DSS). The cross between an eco-geographical origin and a seasonal type defined an eco-seasonal group. In the text, LCB DSS will be referred to as *muskuwaari* and SRV DSS will be referred to as *samme*.

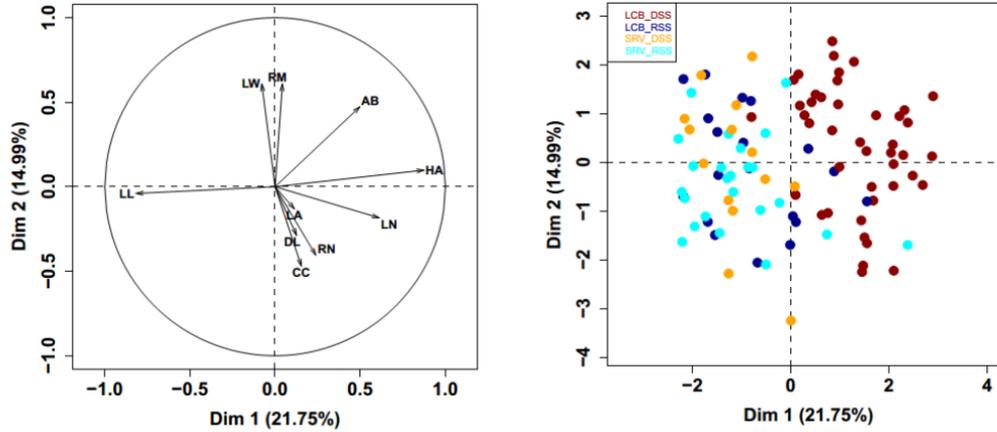


Fig 1. Projection of the traits and the accessions by principal component analysis (PCA). A. Correlation circle of the 10 considered traits. B. Projection of the 100 accessions, colored according to the eco-seasonal group. Dry season sorghum from Lake Chad basin (left; in red) appeared as the most distinguished group. HA : head appearance, LW : leaf width, LL : leaf length, LN : leaf number, DL : leaf dead percentage, CC : chlorophyll content, LA : leaf area, RN : root number, RM : root dry weight, AB : aboveground biomass.

Table 2. List and definition of the agro-physiological traits.

Characters	Code	Category	Measurement method	Unit
1. Head appearance	HA	Phenology	Number of days from sowing to heading	day
2. Leaf width	LW	Leaf trait	Width of the third leaf below the last ligulated leaf	cm
3. Leaf length	LL	Leaf trait	Length of the third leaf below the last ligulated leaf	cm
4. Leaf number	LN	Leaf trait	Count of the number of harvested leaves (including green, dead and fallen leaves)	-
5. Percentage of dead leaves	DL	Leaf trait	Number of dead leaves at harvest divided by total number of observed leaves at harvest	%
6. Chlorophyll content	CC	Leaf trait	Chlorophyll content in leaf green tissue obtained with SPAD (three measurements per leaf, early in the morning)	-
7. Leaf area	LA	Leaf trait	Area of all the green leaves of the plant before harvest calculated using the formula of Stickler et al., (1961) (length x width x 0.747)	cm ²
8. Root number	RN	Root trait	Count of the number of nodal roots.	-
9. Root mass	RM	Root trait	Roots from each individual plant collected and dried separately at 60°C for 72 hours before obtaining dry mass.	g
10. Aboveground biomass	AB	Biomass	Leaves and stems collected from each individual plant and dried separately at 60°C for 72 hours before obtaining dry mass.	g

Two supplemental traits were computed from the measured traits: the RM/LA ratio (root mass to leaf area) and the RM/AB ratio (root mass to aboveground biomass).

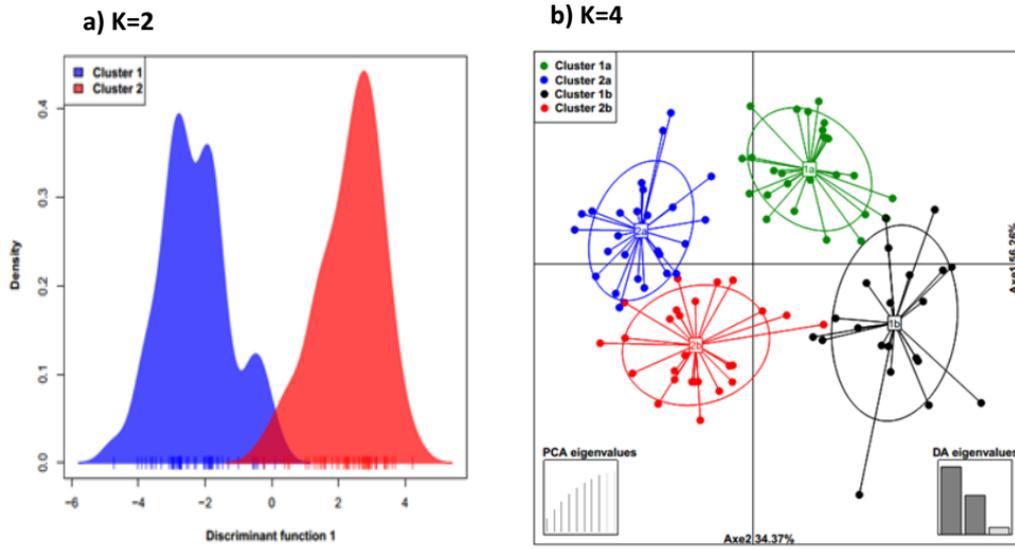


Fig 2. Structure of sorghum panel revealed by discriminant analysis of principal components (DAPC). a) $K=2$. The two clusters (Cluster 1 and Cluster 2) are represented and distinguished with color codes. b) $K=4$. Cluster 1 (identified in subplot a) was split into two subclusters: 1a and 1b; Cluster 2 was split into 2a and 2b. Clusters are shown by different colors and inertia ellipses, while dots represent individual accessions. The first two discriminant functions are plotted, explaining a total of 93.63% of the variance.

Table 3. Repartition of the number of accessions between clusters inferred using DAPC and eco-seasonal groups. a. Contingency table between clusters inferred using DAPC and the eco-seasonal groups.

Eco-seasonal groups	Clusters ($K=2$)		Subclusters ($K=4$)			
	1	2	1a	1b	2a	2b
LCB DSS	41	1	25	14	2	1
LCB RSS	5	14	1	3	7	8
SRV DSS		14		1	7	6
SRV RSS	4	20		3	10	11
Cluster size	50	49	26	21	26	26

b. Contingency table between the two main clusters ($K=2$) and the four subclusters ($K=4$).

Clusters		$K = 4$			
		1a	1b	2a	2b
$K=2$	1	26	20	2	2
	2	1	24	24	24

a) Repartition of the number of accessions from inferred clusters in the eco-seasonal groups of accession origin. b) Repartition of the number of accessions from the two main inferred clusters ($K=2$) in the four inferred clusters ($K=4$). LCB: Lake Chad Basin, SRV: Senegal River Valley, DSS: dry season sorghum, RSS: rainy season sorghum.

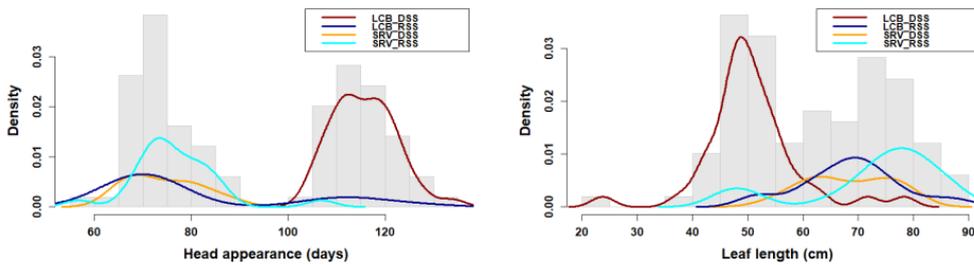
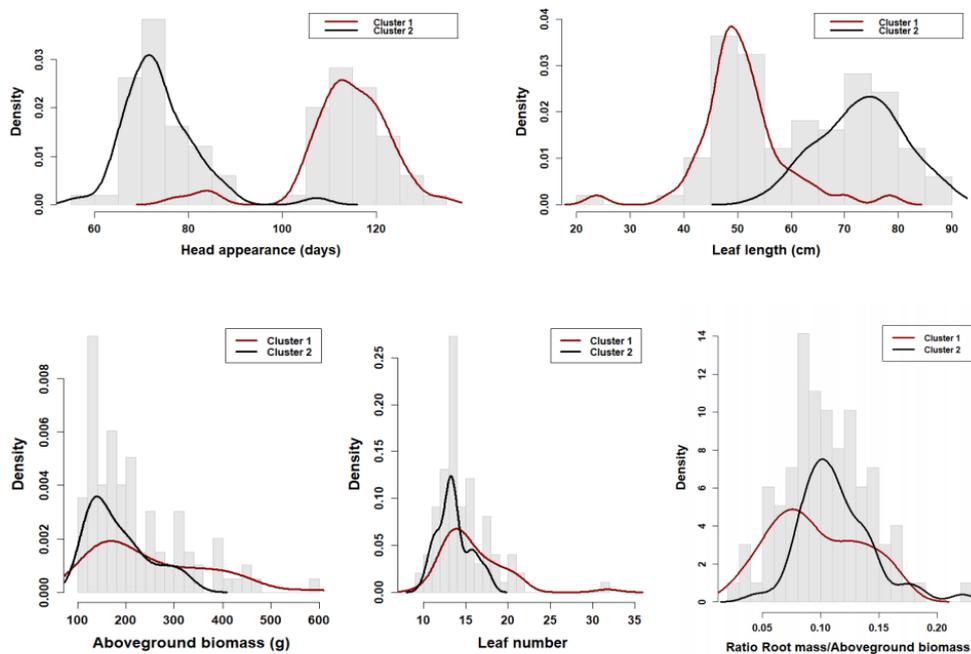


Fig 3. Distribution of head appearance and leaf length according to sorghum eco-seasonal group. Muskuwaari group (LCB_DSS) showed a distribution shift, suggesting phenotypic differentiation from rainy season sorghum (later flowering and shorter leaves). Same group (SRV_DSS) distribution did not differentiate from that of the two rainy season groups.

Table 4. P-values of association between the classification factors and the inferred clusters (Chi-squared test).

Inferred clusters (DAPC)	Eco-geographical zone of origin (n=2)	Seasonal type (n=2)	Eco-seasonal group (n=4)	Race (n=8)	Country of origin (n=4)
K=2	1.26×10^{-09}	7.25×10^{-07}	1.85×10^{-14}	1.32×10^{-08}	3.27×10^{-09}
K=4	9.34×10^{-08}	3.43×10^{-07}	1.16×10^{-10}	6.88×10^{-06}	8.69×10^{-07}

**Fig 4.** Distribution of five traits differentiating Cluster 1 from Cluster 2. Trait distribution based on the BLUPs is shown according to the two main clusters inferred by DAPC.

These results provided candidate traits and candidate mechanisms for understanding the seasonal adaptation of sorghum. Further physiological studies are needed to validate the mechanisms underlying these features. Genome-wide association studies (GWAS) could assess the link between these traits and the polymorphisms associated with seasonal adaptation (Fjellheim et al., 2014).

Dry season in the Lake Chad Basin and the Senegal River Valley: contrasting patterns of seasonal adaptation?

The differentiations shown in five traits suggested that seasonal adaptation of sorghum in the Lake Chad Basin might be linked to population adaptive divergence of *mukuwaari*. This backed the hypothesis of an adaptive evolution that genetically shaped the evolutionary history of *mukuwaari* (Saidou et al., 2014).

Dry season sorghums from the Senegal River Valley (*samme*) included diverse races (D, DC, G, GC) and exhibited an agronomic behavior close to that of the rainy season sorghum varieties. This eco-seasonal group did not show any significant trait differences with the rainfed accessions. This suggested that the adaptation of sorghum to dry season cultivation in flood recession systems of the Senegal River Valley might be based on the expression of a population phenotypic plasticity existing in rainy season sorghum.

Material and methods

Studied sorghum panel

The studied sorghum panel is composed of four eco-seasonal groups of landraces: *mukuwaari* (landraces grown in dry season sorghum in Lake Chad Basin, generally transplanted), *samme* (landraces grown in dry season in Senegal River Valley), rainy season landraces from the Lake Chad Basin and rainy season landraces from the Senegal River Valley and surrounding regions (Table 1). These groups were represented by respective samples of 43, 14, 19, 24 accessions, corresponding to a panel of 100 accessions (see Table S1 for passport data and Figure S1 for the map of locations of origin of the accessions). This panel is part of a larger Sorghum Seasonal Study Panel (S3P; n=153 accessions) evaluated at Bambey (Senegal).

Field trial

The four eco-seasonal groups were evaluated in a common garden experiment carried out during the rainy season 2016 at the Centre National de Recherche Agronomique of Bambey, ISRA (Senegal). The accessions representing each of the four eco-seasonal groups were randomly assigned to the plots using a design with spatial control of plots heterogeneity. The spatial control was allowed by the mapping of plot position in the field (row and column

coordinates recorded) to capture the heterogeneity among plots. Seeds were sown on the 28th July 2016 under natural rainfed conditions (5 seeds per hill). A thinning was done 15 days after sowing to keep only two seedlings per hill. All plots received supplemental irrigation at the end of the rainy season to allow for the completion of the cycle of late flowering varieties (last harvest on January the 3rd 2017). Each plot measured 3.2 m x 3.2 m and spaced 1 m from the others. Inside plots, 0.8 m spacing between hills was used in each side. For each accession, 25 hills were sown (one plot per accession). Four plants per accession (from four different hills) were used for the traits measurements and notations.

Phenotypic traits notation

Ten traits related to phenology, leaf, root, and plant biomass were measured (Table 2). Two other traits were calculated from the measured traits: the ratio RM/LA (root mass over leaf area) and the ratio RM/AB (root mass over aboveground biomass). Except for the date of heading and leaf chlorophyll content, all traits were measured at harvest period. Leaf chlorophyll content was evaluated before harvest, based on SPAD chlorophyll meter (Süß et al., 2015).

Phenotypic data modelling and accession BLUP extraction

The recorded data were analyzed independently for each trait using a linear mixed-effects model accounting for the spatial structure of the design to estimate accession effect while controlling for field heterogeneity. The linear mixed model was set as follows:

$$Y = \mu + S\alpha + X\beta + e \text{ (model 1);}$$

Y is the vector of phenotype, μ is the intercept, α is the vector of the random effects of the plot spatial position in the field, β is the vector of the random effects of the accession and e is the vector of residual effects. S is the two-dimensional array of plot coordinates into the plan of the field (row, column); X is the occurrence matrix of accessions. The term α was fitted using five alternative models of spatial covariance: gaussian, exponential, linear, quadratic and spherical. The model with the best fit based on Akaike Information Criterion, AIC (Crawley, 2007) was then retained.

Best linear unbiased predictors (BLUP) were extracted from the fitted model as:

$$Y' = \mu + X\beta \text{ (model 1a).}$$

The model was fitted using the package nlme (version 3.1-137) in R (version 3.4.3; R Core Team, 2017).

Inference of population agro-physiological structure

Discriminant analysis of principal components (DAPC) (Jombart et al., 2010) was used to infer the structure (ade4 R package) of the sample based on the BLUPs of the 10 measured traits described above (Table 2). Two criteria proposed by Jombart et al. (BIC and DiffNgroup) were used to infer the optimal number of clusters, K (K varied from 1 to 20). We assessed the effect of sample size and the effect of across runs variability on the inference of the optimal number of clusters for each criteria. The procedure was defined as follows: i) randomly sample a subset of accessions of size n with no replacing (n varied from 40 to 99); ii) for the sampled subset, make a run of find.clusters() function and choose the best value of K using BIC and diffNgroup independently; iii) repeat the analysis 100 times for each value of n; iv) compute the frequency of choice of each possible values of K over the 100 runs for each sample size. Next, DAPC was ran at chosen values of K to make the final clustering and assign accessions into the

clusters. One accession over the 100 was discarded from this analysis due to missing data (CM134). The number of principal components retained during the process of DAPC was determined with the cross-validation approach implemented in the function xvalDapc(), with 1000 repetitions. This optimization was tested by varying the number of K only from 2 to 10. The number of principal components was set to eight after exploratory analysis, accounting for about 86% of the total phenotypic variance.

Test of association between inferred phenotypic structure and sampling factors

We performed Chi-square tests to assess the association of the inferred phenotypic structure with each of the factors (eco-seasonal groups, race, region of origin and seasonal type). As the assignation of accessions to DAPC clusters could be variable over runs, we validated the robustness of the association using Chi-square test replication based on accessions *in silico* resampling (Table S5). The resampling was structured with respect to the Euclidian distance of accessions to DAPC clusters' centre. Our assumption was that subsamples composed of individuals closer to cluster centres are the best-assigned accessions and reflect an unbiased trend of association with the factors.

Analysis of variance of the traits

For each trait, an analysis of variance was performed based on two respective models. The first model fitted the effect of eco-seasonal group and its underlying factors (seasonal type and eco-geographical of origin) as follows:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_{ij} + \varepsilon_{ijk} \text{ (model 2);}$$

Y_{ijk} is the kth phenotypic value for the ith level of factor A (seasonal type, with fixed effect α_i) and the jth level of factor B (eco-geographical origin, with fixed effect β_j); μ is the grand mean; γ_{ij} is the effect of eco-seasonal group (which correspond to the interaction between A and B) and ε_{ijk} is the residual.

The second model fitted the effects of inferred DAPC clusters:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ij} \text{ (model 3);}$$

Where Y_{ij} represents the phenotypic value for the jth observation in the ith cluster; μ is the intercept, α_i represents the fixed effect of the cluster i and ε_{ij} represents the random error.

For the Y vector in these two models, we used the BLUPs previously estimated (model 1a). All the accessions representing an eco-seasonal group were used as random repeats for this group. When the analysis of variance was significant (P<0.05), Tukey's honestly significant difference (HSD) was used to check pairwise differences.

Conclusion

This study showed that the agro-physiological traits diversity of sorghum supports an eco-seasonal structure linked to the diversification of the crop in Lake Chad Basin. Dry season sorghum from the Lake Chad Basin (*muskuwaari*), and the associated clusters (Cluster 1, Subclusters 1a and 1b), showed a differentiation from rainy season sorghum based on head appearance, leaf length, leaf number, aboveground biomass, and the root mass to aboveground biomass ratio. This pattern of trait shift, observed through a common garden experiment with controlled design, backs a hypothesis of genetic differentiation and adaptive divergence linked to the seasonal diversification of sorghum. The dry season sorghum group from Senegal River Valley (*samme*), showed no particular trait shift compared to both rainy season groups. This pattern, contrasting with the one

observed in *muskuwaari*, suggested that the seasonal adaptation of *samme* was more likely supported by a population plasticity in the rainy season sorghum. These evidences provided new insights for understanding the seasonal adaptation of sorghum in the flood recession agrosystems and, more widely, the seasonal adaptation of annual crop species.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

AAS, HIJ, OF, AA and DF designed the study. OB, OF, BS and AA conducted the trials. OF and AAS carried out statistical analyses. All the authors took part in discussing the results. AAS, OF, GK and HIJ wrote the paper.

DECLARATIONS OF INTEREST: There is no conflict.

Acknowledgements

The authors acknowledge the *Centre d'Etude Régional pour l'Amélioration et l'Adaptation à la Sécheresse* (CERAAS; Senegal) and the *Institut de Recherche Agricole pour le Développement* (IRAD, Cameroon; C2D/PAR - SORGHO Project) for logistic and financial support. We thank the field staff of the *Centre National pour la Recherche Agronomique* in Bambeby for plot management and assistance with data collection, particularly Pape Ndiaye, Mamadou Ba and Diaw Fall. Many thanks to Bounama Sall for the identification of sorghum races. OF was supported by PhD grants from DAAD (Germany). She benefited from CIRAD facilities (UMR AGAP) and from SCAC (French Embassy, Cameroon) support during sandwich stays in Montpellier. We also thank Yakouba Oumarou (University of Maroua), Gabriel Djourwe (IRAD), Andre Djonnewa (IRAD) and Venasius Lenzemo (IRAD) for facilitating the choice of Lake Chad Basin accessions and sending seed material from IRAD, Maroua.

References

- Barraut J, Eckebil JP, Vaillat J (1972) Point des travaux de l'IRAT sur les sorghos repiqués du Nord-Cameroun. *Agron Trop.* 27(8): 791-814.
- Billot C, Ramu P, Bouchet S, Chantereau J, Deu M, Gardes L, Noyer JL, Rami JF, Rivallan R, Li Y, Lu P, Wang T, Folkertsma RT, Arnaud E, Upadhyaya HD, Glaszmann JC, Hash CT (2013) Massive sorghum collection genotyped with SSR markers to enhance use of global genetic resources. *Plos One.* 8(4): e59714.
- Blum A, Sullivan CY (1986) The Comparative Drought Resistance of Landraces of Sorghum and Millet From Dry and Humid Regions. *Ann Bot-London.* 57(6): 835-846.
- Borrell A, Jordan D, Mullet J, Henzell B, Hammer G (2006) Drought Adaptation in Sorghum. In: Ribaut MJ (ed) *Drought Adaptation in Cereals.* Haworth Press, New York, 335-378.
- Bruckmann L (2016) L'intégration des zones inondables dans la gestion de l'eau et le développement de l'irrigation d'une vallée fluviale sahélienne : le cas des terres de décrue de la moyenne vallée du Sénégal. PhD thesis, Université Paris Diderot - Paris 7, France.
- Carsky RJ, Ndikawa R, Singh L, Rao MR (1995) Response of dry season sorghum to supplemental irrigation and fertilizer N and P on Vertisols in northern Cameroon. *Agr Water Manage.* 28(1): 1-8.
- Chantereau J (2002) Connaissance et utilisation de la diversité des sorghos de décrue en Afrique de l'Ouest et du Centre au Cirad. In: Comas J, Gomez MacPherson H (ed) *La Culture du Sorgho de décrue en Afrique de l'Ouest et du Centre.* AECI/FAO
- Chantereau J, Cruz JF, Ratnadass A, Trouche G, Fiedel G (2013) *Le sorgho.* Versailles, Ed Quae.
- Craufurd PQ, Mahalakshmi V, Bidinger FR, Mukuru SZ, Chantereau J, Omanga PA, Qi A, Roberts EH, Ellis RH, Summerfield RJ, Hammer GL (1999) Adaptation of sorghum: characterisation of genotypic flowering responses to temperature and photoperiod. *Theor Appl Genet.* 99: 900-911.
- Crawley M (2007) *The R Book.* John Wiley & Sons, UK.
- De Micco V, Aronne G (2012) Morpho-Anatomical Traits for Plant Adaptation to Drought. In: Aroca R (ed) *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features.* Springer, Berlin Heidelberg, 37-61.
- Deu M, Rattunde F, Chantereau J (2006) A global view of genetic diversity in cultivated sorghums using a core collection. *Genome.* 49: 168-180.
- Ekeke S (2012) Différenciation agro-morphologique entre le sorgho pluvial et le sorgho repiqué dans un itinéraire technique de sorgho repiqué. Mémoire d'Ingénieur, Institut Supérieur du Sahel, Université de Maroua, Cameroon.
- Franks SJ, Sim S, Weis AE (2007) Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proc Natl Acad Sci USA.* 104: 1278-1282.
- Fjellheim S, Boden S, Trevaskis B (2014) The role of seasonal flowering responses in adaptation of grasses to temperate climates. *Front Plant Sci.* 5:431.
- Harlan JR., Pasquereau J (1969) Décrue agriculture in Mali. *Econ Bot.* 23: 70-74.
- Izge AU, Alimta DP (2008) Comparative performance of Masakwa sorghum and other sorghum cultivars under rainfall conditions. *Afr J Plant Sci Biotechnol.* 2: 30-33.
- Jaleel CA, Manivannan P, Lakshmanan GMA, Gomathinayagam M, Panneerselvam R (2008) Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits. *Colloid Surface B.* 61: 298-303.
- Jombart T, Devillard S, Balloux F (2010) Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genet.* 11, 94.
- Kenga R, Djourwe G (2008) Variabilité morphologique des sorghos de saison sèche Muskwari du Nord Cameroun. *Plant Genet Resour Newsletter.* 153 : 9-14.
- Le Roy X (2005) Le sorgho de décrue dans la vallée du Sénégal. In : Maillard E, Walter A (ed) *Les agricultures singulières du monde.* Paris, IRD, 8-13.
- Levitt J (1972) *Responses of plants to environmental stresses.* Academic Press, New York.
- Naoura G, Sawadogo N, Atchouze EA et al., (2019) Assessment of agro-morphological variability of dry-season sorghum cultivars in Chad as novel sources of drought tolerance. *Sci Rep.* 9 19581
- Padilla FM, Pugnaire FI (2007) Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Funct Ecol.* 21: 489-495.
- Passioura JB (2012). Phenotyping for drought tolerance in grain crops: when is it useful to breeders? *Funct Plant Biol.* 39: 851-859.
- Patil JV, Reddy PS, Prabhakar, Umakanth AV, Gomashe S, Ganapathy KN (2014). History of post-rainy season sorghum research in India and strategies for breaking the yield plateau. *Ind J Genet Plant Breed.* 74: 271-285.
- R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Raimond C (1999) Terres inondées et sorgho repiqué : évolution des espaces agricoles et pastoraux dans le bassin du lac Tchad. Université Paris 1, France.
- Redmann R (1985) Adaptation of Grasses to Water Stress-Leaf Rolling and Stomate Distribution. *Ann Mo Bot Gard.* 72(4): 833-842.
- Richards RA, Rebetzke GJ, Watt M, Condon AT, Spielmeier W, Dolferus R (2010) Breeding for improved water productivity in temperate cereals: phenotyping, quantitative trait loci, markers and the selection environment. *Funct Plant Biol.* 37: 85-97.
- Saïdou AA, Raimond C, Soler C, Cao Hamadou TV, Kenga R, Benoit L, Wencelius J, Fokou O, Chauvin C, Ekeke S, Joly HI (2014) Histoire d'une innovation agricole récente à l'échelle régionale : quelle différenciation des sorghos repiqués dans le bassin du lac Tchad ? *Cah O M.* 67: 141-168.
- Sairam RK, Shukla DS, Saxena DC (1997) Stress induced injury and antioxidant enzymes in relation to drought tolerance in wheat genotypes. *Biol Plantarum.* 40: 357-364.
- Sidibé Y, Williams TO, Kolavalli S (2016) Flood recession agriculture for food security in Northern Ghana. GSSP Working Paper. Intl Food Policy Res Inst. DOI: 10.13140/RG.2.1.3250.8405
- Soler C, Saïdou AA, Hamadou TV, Pautasso M, Wencelius J, Joly HI (2013) Correspondence between genetic structure and farmers' taxonomy – a case study from dry-season sorghum landraces in northern Cameroon. *Plant Genet Resour.* 11: 36-49.
- Soler C (2012) Dynamique de la diversité génétique du sorgho repiqué (*Sorghum bicolor* ssp. *bicolor*) au Nord-Cameroun : Facteurs biologiques et anthropiques. Montpellier : Thèse de doctorat, Université de Montpellier 2, 180 p.
- Stemler ABL, Harlan JR, Dewet MJ (1975) Caudatum sorghums and speakers of Chari-Nile languages in Africa. *J Afr Hist.* 16: 161:183.
- Süß A, Danner M, Obster C, Locherer M, Hank T, Richter K (2015) Measuring Leaf Chlorophyll Content with the Konica Minolta SPAD-502Plus. Theory, Measurement, Problems, Interpretation. EnMAP Field Guides Technical Report, GFA Data Services.
- Vitasse Y, Delzon S, Bresson CC, Michalet R, Kremer A (2009) Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Can J For Res.* 39:1259-1269.
- Zach B, Kirscht H, Löhr D, Neumann K, Platte E (1996) Masakwa dry season cropping in the Chad Basin. *Berichte Des Sonderforschungsbereichs 268:* 349-356.