UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR

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

Faculté des Sciences et Techniques

Année: 2016

N° d'ordre: 204

THESE UNIQUE DE DOCTORAT

En Biologie Physiologie et Pathologies Végétales
Spécialité: Biotechnologies Végétale et Microbienne et Amélioration des Plantes

Présentée par:

Thierry Klanvi TOVIGNAN

Effets de la date de semis et du déficit hydrique post-floral sur le rendement en sucre et grain du sorgho photopériodique ouest-africain : caractérisations écophysiologique et biochimique d'accessions contrastées.

Soutenue le 23 mars 2016 devant le jury composé de :

Président :	M.	Kandioura NOBA	Professeur Titulaire, FST/UCAD
Rapporteurs :	M.	Diégane DIOUF	Maître de conférences, FST/UCAD
	M.	Saliou NDIAYE	Maître de conférences, ENSA/UT
	M.	Laurent COURNAC	Directeur de recherches, IRD
Examinateurs :	M.	Aliou GUISSE	Professeur Titulaire, FST/UCAD
	M.	Nalla MBAYE	Maître-Assistant, FST/UCAD
Directeur de Thèse :	M.	Ibrahima NDOYE	Professeur Titulaire, FST/UCAD
Co-Directeurs de Thèse:	M.	Ndiaga CISSE	Maître de recherches, ISRA
	Mme	Delphine LUQUET	Directeur de recherches, CIRAD

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR

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

Faculté des Sciences et Techniques

Année : 2016

N° d'ordre: 204

THESE UNIQUE DE DOCTORAT

En Biologie Physiologie et Pathologies Végétales

Spécialité: Biotechnologies Végétale et Microbienne et Amélioration des Plantes

Présentée par:

Thierry Klanvi TOVIGNAN

Effets de la date de semis et du déficit hydrique post-floral sur le rendement en sucre et grain du sorgho photopériodique ouest-africain : caractérisations écophysiologique et biochimique d'accessions contrastées.

Soutenue le 23 mars 2016 devant le jury composé de :

Président :	M.	Kandioura NOBA	Professeur Titulaire, FST/UCAD
Rapporteurs :	M.	Diégane DIOUF	Maître de conférences, FST/UCAD
	M.	Saliou NDIAYE	Maître de conférences, ENSA/UT
	M.	Laurent COURNAC	Directeur de recherches, IRD
Examinateurs :	M.	Aliou GUISSE	Professeur Titulaire, FST/UCAD
	M.	Nalla MBAYE	Maître-Assistant, FST/UCAD
Directeur de Thèse :	M.	Ibrahima NDOYE	Professeur Titulaire, FST/UCAD
Co-Directeurs de Thèse:	M.	Ndiaga CISSE	Maître de recherches, ISRA
	Mme	Delphine LUQUET	Directeur de recherches, CIRAD

A la mémoire du **Dr Sébastien Tindo DJENONTIN**,
précédemment Enseignant-Chercheur à l'Université d'Abomey-Calavi (Bénin),
il avait encadré mon mémoire de Maîtrise en 2007
et a été froidement assassiné le 11 mars 2013 à son domicile.
Que son âme repose en paix.

Avant-propos

Les travaux de cette Thèse ont été menés au Centre d'Étude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS, Thiès, Sénégal) en collaboration avec le Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD) dans le cadre du Programme de Productivité Agricole en Afrique de l'Ouest (PPAAO), sous financement de la banque mondiale et le Gouvernement du Sénégal.

Je témoigne toute ma gratitude au Dr Ndiaga Cissé, Directeur du CERAAS pour s'être battu pour trouver de financements nécessaires pour la conduite de ces travaux.

Mes reconnaissances à l'Office Allemand d'Échange Universitaire (DAAD) pour m'avoir octroyé une bourse pour mon Master et la Thèse à travers sa collaboration avec le CERAAS.

Mes reconnaissances aussi à l'Agence Universitaire de la Francophonie (AUF) pour avoir financé mon séjour de 5 mois à Montpellier en 2015.

J'adresse ma gratitude au Prof Ibrahima Ndoye pour avoir accepté de diriger cette Thèse et son soutien sans faille tout au long de notre formation de Master puis de Doctorat.

Je rends un grand hommage au Dr Delphine Luquet pour sa sympathie, ses qualités scientifiques avérées et l'encadrement scientifique de cette thèse qu'elle a assuré physiquement (Montpellier) et virtuellement (Sénégal). Je ne saurais réussir dans cette entreprise sans son engagement réel et sa disponibilité totale durant cette Thèse. Delphine, tu es un modèle de scientifique que je m'emploierai à incarner.

Mes remerciements aux membres du jury notamment au Prof Kandioura Noba, président du jury, aux Profs Saliou Ndiaye, Diégane Diouf et Laurent Cournac, rapporteurs et aux Profs Aliou Guissé et Nalla Mbaye, examinateurs de Thèse pour avoir accepté de juger ce travail.

CERAAS Thiès

Au Dr Daniel Foncéka pour le rôle cardinal qu'il a joué dans cette Thèse et son soutien tout au long de la traversée.

Au Dr Bertrand Muller pour toutes nos discussions et sa grande disponibilité pour les transports de mes échantillons sur Montpellier.

Au Doyen Mbaye Ndoye Sall, merci pour avoir mis ta diplomatie à tout dénouer à mon service.

Aux Drs Mame Codou Gueye, Amy Bodian, Bassirou Sine, Khalil Kane et Amadou Diallo pour tout leur soutien.

A mes collègues doctorants et amis Diarietou Sambakhe et Emile Agbangba (pour leur appui dans les stats) ; Halimé Mahamat Hissene, Aissatou Sambou, Paul-Martial Kouakou, Joël Romaric Nguepjop, Cyril Diatta, Ghislain Kanfany, Jack Akata, Désiré Kyky Ganyo, [Komivi Dossa & Marie Mmadi], Abalo Hodo Tossim, Baye Maguette Diop, Fidèle Neya, Tiburce Odjo, Norliette Zossou, Stève Dassou et Wilfried Yèhouessi.

Aux doyens avec qui on avait partagé ces beaux moments et qui ont soutenu, je pense à Ambroise Siéné, Nouhoun Belko, Sali Bourou, Seyni Boureima, Seyni Salack, Patrice Kouakou, Bassiaka Ouattara, Roger Bayala et Lucie Aba Toumnou.

Mes remerciements à Marème Niang-Belko (ma Directrice), Ndeye Bouba Mbengue, Sassoum Lo, Elisabeth Diouf, Rose Diambogne Diouf, Romiel Badji, Maguette Seye, Mariam Konteye, Marie Thérèse Mofini, Awa Sarr, Aoua Maïga, Joseph Dembélé, Hubert Gbédévi et à tous les autres stagiaires du CERAAS.

Mention spéciale à Katina Olodo et Ange Zoclancloun pour leur relecture.

A toute l'administration du CERAAS, Sala Dior, Latif Diack, Mariama Senghor, Thérèse Mané Faye-Faye, Cheikhou Drame, Khady Diop, Kim Ndiaye, Marie Sané, Sosso, Lakhat Gadiaga, Idrissa Cissé et à tous les chauffeurs (Malick, Makha, Ibrahima, Ali Ka, Jean Michel et Gning).

Je n'oublie pas Madina Diancoumba et Mohamed Lamine Tékété pour leur soutien.

CNRA Bambey

Je remercie l'ancien Chef Centre Dr Samba Thiaw et le nouveau Dr Mbaye Diop et par eux, toute l'administration.

Un grand merci à Bounama Sall, Ngor Sène, Assane Sène, Cheikh Sène et Amy Faye pour toutes leurs aides. Ma gratuite à la main d'œuvre temporaire qui m'a appuyé sur ces 3 années de terrain, je pense notamment à Babacar Seck, Abdoulaye Ndao, Boubacar Diedhiou et Ngor Faye.

Je n'oublie pas les Doyens Amadou Fofana, Ibrahima Sarr, Ousmane Sy, Moustapha Fall, Issa Faye, Aliou Faye, Cheikh Thiaw, Nathalie Diagne, à tout le labo du sol et à tanti Rosalie Diouf pour les archives et toutes nos discussions.

Mes remerciements à Mrs Alassane Kèbè et Alla Fall pour leur disponibilité à nous sortir de la galère lors des récurrentes pannes de la presse qui a servi à extraire le jus de la tige du sorgho. Mes sincères remerciements aux étudiants de l'ISFAR de Bambey qui m'ont appuyé en 2012 pour la collecte des données en l'occurrence Kohomta Kameldy.

CIRAD Montpellier

A toute l'équipe PAM qui m'a accueilli sur ces 3 années particulièrement Anne Clément-Vidal, Armelle Soutiras et Sylvie Lewicki-Dhainaut pour leur appui dans les analyses biochimiques.

A Myriam Adam, Lauriane Rouan, Audrey Dardou, Sandrine Roques, Sylvie Jaffuel, Lisa Perrier, Erika Dewi Adriani et Béatrice Dhellemmes pour tout leur soutien.

A Denis Fabre, Tanguy Lafarge, Serge Braconnier, Marcel de Raissac, Alain Audebert, Michael Dingkuhn, Jean-Christophe Soulié, Grégory Aguilar et à tous les stagiaires avec qui j'étais resté.

A Gilles Trouche pour toutes ses corrections et son apport considérable à cette Thèse.

A Michel Vaksmann pour toutes ses réponses méticuleuses. A Kirsten vom Brocke, David Pot, Jean-François Rami et Korotimi Thera pour leur appui.

A Sylvain Gutjahr pour nos riches discussions virtuelles et ses corrections.

A Henri Desaint pour son appui dans la collecte des données à Bambey (2014) dans le cadre de son stage de césure et à Yacine Diaw qui s'est occupée des analyses biochimiques à Montpellier en 2013.

Mes remerciements à Jana Kholova et à Vincent Vadez pour tous nos échanges.

Bénin

Au Prof Dominique C. K. Sohounhloué du Laboratoire d'Etude et de Recherche en Chimie Appliquée (LERCA) de l'Université d'Abomey-Calavi et à tout mon ancien labo.

A Ghislaine ma chérie et mon fils Cadnel qui a maintenant 7 ans et n'a pu compter que 7 mois passés avec lui tenant compte du cumul de mes vacances du Master à la Thèse. Merci pour votre patience et votre sens de compréhension.

A mes parents Célestin Tovignan et Eugénie Tossa.

A mon oncle Daniel Tossa

A la mémoire de ma tante Béatrice Ayivi qui nous a quitté à quelques semaines de la défense de cette Thèse. Ton amour et ton dévouement pour la réussite de ma vie ont été inestimables. Que Dieu veille sur ton âme. Amen.

Aux Drs Silvère Tovignan et Chantal Codjo Tovignan pour leur soutien inconditionnel.

A mes frères et sœurs Zéphirin, Placide, Wilfrid, Apolline, Euphrasie et Isabelle pour la fraternité et la solidarité.

A tous mes adorables cousin/es et neveux/nièces.

Sincères remerciements à Emile Tokpohozin.

J'associe à ces remerciements tous ceux qui n'ont pas été nommément cités mais qui ont contribué d'une manière ou d'une autre à la réussite de cette Thèse.

Résumé

Si l'adaptation au déficit hydrique post-floral du sorgho-grain a largement été étudiée, ce n'est pas le cas du sorgho photopériodique (PP) sucré à vocation d'un double rendement grain-sucre en Afrique de l'ouest. Pour aborder cette question, la diversité des caractères relatifs au photopériodisme, à la production de grain et du sucre a été évaluée dans une collection ouest-africaine de 84 accessions traditionnelles. Un panel plus restreint de 12 accessions africaines représentatives a alors été choisi pour mieux comprendre l'influence de la date de semis et du régime hydrique post-floral sur le double rendement (sucre, grain). La production de biomasse et du sucre de la tige s'est avérée fortement avantagée par un semis précoce dans ce matériel PP. La dynamique de la surface foliaire verte a avantagé l'accumulation du sucre dans la tige avant floraison. Elle n'a contribué au maintien d'un double rendement (sucre, grain) qu'en condition de déficit hydrique post-floral. Une étude plus fine sur 5 de ces accessions, de la dynamique post-florale des sucres dans le jus de la tige et de leur distribution dans les organes le long de la tige, a mis en évidence une compétition entre remplissage du grain et accumulation des sucres dans la tige entre les stades grain laiteux et pâteux. Durant cette période, le déficit hydrique a réduit, de façon variable entre accessions, la jutosité de la tige et la teneur en saccharose de ses entrenœuds les plus hauts. L'accession la moins affectée par le déficit hydrique était celle avec le meilleur maintien de la surface foliaire verte post-florale. Cette étude a démontré l'adaptation générale du sorgho photopériodique sucré à des conditions de déficit hydrique post-floral. Cependant, l'enjeu d'optimiser la dynamique de la surface foliaire verte pour maximiser et stabiliser l'élaboration d'une double production de grain et du sucre. Ces résultats pourront contribuer à orienter l'amélioration du sorgho double usage pour des environnements sujets à des épisodes de sécheresse.

Mots clés : Sorgho sucré, Accumulation de sucre, Photopériodisme, Phénologie, Stress hydrique post-floral, *Stay green*, Double- usage.

Abstract

Whereas grain sorghum adaptation to post-anthesis drought has been extensively studied this is not the case of dual purpose (sugar, grain), photoperiodic (PP) sorghum for West Africa. This question was first addressed by exploring the diversity of phenological and production traits in a panel of 84 West-African sorghum landraces. On this basis a representative panel of 12 accessions was studied to better understand sowing date and post-anthesis drought impact on stem sugar production and its combination with grain production. Stem biomass and sugar production were strongly advantaged by early sowing due to PP sensitivity. Green leaf area dynamics contributed to maximize sugar accumulation before anthesis and to maintain a combined production of grain and sugar only under a post-anthesis drought. Five of the 12 accessions were used to perform a finer study of the post-anthesis dynamics of sugar content in stem juice and partitioning in organs along the stem. A competition between grain filling and stem sugar accumulation could be highlighted between milky and dough grain stage during which a drought event reduced, to a variable extent depending on the accession, stem juiciness and the sucrose content of top internodes only. Accession with the best post-flowering stay-green was the less affected during this phase. These results provide further insight to the way photoperiodic sweet sorghum can be improved for a dual purpose in drought prone environments.

Keywords: Sweet sorghum, Stem sugar accumulation, Photoperiod sensitivity, Phenology, Post-anthesis drought, Stay-green, Dual-purpose.

Table des matières

Avant-propos ii
Résumé vi
Table des matières vii
Sigles et abréviations xi
Liste des tableaux xii
Liste des figures xv
Introduction générale et problématique de l'étude 2
Chapitre 1 6
1.1 Systématique du sorgho 7
1.2. Importance du sorgho 7
1.3. Accumulation du sucre dans la tige du sorgho 8
1.4. Photopériodisme chez le sorgho 9
1.5. Besoins en eau du sorgho 10
1.6. Tolérance à la sécheresse chez le sorgho 10
Chapitre 2 12
2.1. Résumé 13
2.2. Introduction 14
2.3. Matériels et méthodes 15
2.3.1. Matériel végétal 15
2.3.2. Site et dispositif expérimental 22
2.3.3. Morphologie et phénologie 22
2.3.4. Quantification de la biomasse 23
2.3.5. Quantification du sucre dans la tige 23
2.3.6. Indice d'aptitude pour le multi-usage 24
2.3.7. Analyse des données 26
2.4. Résultats 26
2.4.1. Variabilité globale entre les accessions et les dates de semis 26
2.4.2. Variabilité de la sensibilité à la photopériode 27
2.4.3. Corrélation entre les variables étudiées 30

2.4.4. Structure de la variation phénotypique 33
2.4.5. Identification des accessions d'intérêt pour le multi-usage 37
2.5. Discussion 39
2.5.1. Avantage du semis précoce dans l'optimisation des performances multi-usages du sorgho sucré photopériodique 39
2.5.2. Hauteur de la plante : un caractère complexe pour la sélection pour le sucre 40
2.5.3. Exploiter la diversité du Sénégal pour la sélection du sorgho multi-usage 41
2.6. Conclusion 42
Chapitre 3 43
3.1. Résumé 44
3.3. Introduction 45
3.4. Matériel et méthodes 47
3.4.1. Matériel végétal 47
3.4.2. Conditions expérimentales, dispositif expérimental et suivi des expérimentations 48
3.4.3. Collecte de données 51
3.4.3.1. Phénologie, morphologie et estimation de la surface foliaire 51
3.4.3.2. Biomasse de la tige, teneur en sucre et morphologie de la tige 52
3.4.3.3. Estimation de la variation des traits mesurés entre la floraison et la maturité 53
3.4.4. Analyse des données 53
3.5. Résultats 54
3.5.1. Conditions expérimentales 54
3.5.2. Effet de la date de semis sur la croissance et le développement des plantes et sur la production de sucre jusqu'à la floraison 55
3.5.3. Effets de la date de semis et du régime hydrique post-floral sur la surface foliaire, la production de grains et de sucre 60
3.5.4. Variables contribuant à la production de grains et du sucre 62
3.5.5. Aptitude double usage des accessions 64
3.6. Discussion 66

3.6.1. Accumulation du sucre dans la tige avant la floraison dépend de l'effet de la date de semis sur la surface foliaire et sur le développement de la tige 67
3.6.2. Le *stay-green* contribue au maintien de la production de grains et de sucre sous condition de déficit hydrique post-floral 69
3.7. Conclusion 71
Chapitre 4 76
4.1. Résumé 77
4.2. Introduction 78
4.3. Matériel et méthodes 79
4.3.1. Matériel végétal 79
4.3.2. Conditions expérimentales 80
4.3.3. Surface foliaire, biomasse et teneur en sucre post-florales à l'échelle de la tige et de l'entrenœud 80
4.4. Analyse des données 82
4.5. Résultats 82
4.5.1. Variabilité morphologique et de production des 5 accessions étudiées 82
4.5.2. Influence du régime hydrique post-floral sur la variabilité du sucre à l'échelle de la plante entière 85
4.5.3. Effet du stress hydrique post-floral sur la dynamique d'accumulation de sucre à l'échelle de la plante entière 87
4.5.4. Influence du stress hydrique post-floral sur la variabilité des hydrates de carbone à l'échelle de l'entrenœud 92
4.6. Discussion 96
4.6.1. Effet du stress hydrique post-floral sur la variabilité et la dynamique des hydrates de carbone : des effets plus forts à l'échelle des entrenœuds que de la plante entière 96
4.7. Conclusion 97
Chapitre 5 99
5.1. Analyse critique des choix scientifiques et méthodologiques 100
5.2. Couleur de la nervure et race botanique : des indicateurs à ne pas négliger dans l'identification des génotypes sucrés 102

5.3. Hauteur de la plante : un caractère d'intérêt pour le sucre mais complexe à gérer 103
5.4. Production de sucre : la date de semis est plus décisive que le déficit hydrique post-floral pour un matériel photosensible de grande taille 104
5.5. Combinaison de la photosensibilité et du *stay-green* : un atout pour le double-usage sous stress hydrique post-floral 105
Conclusion générale 107
Perspectives 108
Références 110
Annexes I

Sigles et abréviations

AUF	: Agence Universitaire de la Francophonie
BF	: Burkina-Faso
CERAAS	: Centre d'Étude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse
CIRAD	: Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
CNRA	: Centre National de Recherches Agronomiques
ENSA	: Ecole Nationale Supérieure d'Agriculture
ES	: Eastern Senegal
ETH	: Ethiopie
FAOSTAT	: Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database
ICRISAT	: International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics
ISFAR	: Institut Supérieur de Formation Agricole et Rurale
ISRA	: Institut Sénégalais de Recherches Agricoles
KEN	: Kenya
LC	: Lower Casamance.
LERCA	: Laboratoire d'Etude et de Recherche en Chimie Appliquée
MLI	: Mali
MOZ	: Mozambique
MRT	: Mauritanie
NER	: Niger
NIRS	: Near-Infrared Spectroscopy
PAM	: Plasticité phénotypique et adaptation des monocotylédones
PPAAO	: Programme de Productivité Agricole en Afrique de l'Ouest
SEN	: Sénégal.
SRV	: Senegal River Valley
UC	: Upper Casamance
UT	: Université de Thiès

Liste des tableaux

Tableau 2-S1. Nom local, race et distribution spatiale de la population des 84 accessions traditionnelles et 4 cultivars de référence (témoins) 16
Tableau 2-1. Abréviation, définition et unité des variables étudiées 25
Tableau 2-2. Effet répétition (R), génotype (G), date de semis (S) et interaction (GxS), et héritabilité au sens large (H^2bs) calculée sur les variables de la population d'étude entre la floraison et la maturité.....27
Tableau 2-3. Effets de deux dates de semis sur les variables phéno-morphologiques, du sucre et de biomasse suivant la photosensibilité de la population d'étude.....29
Tableau 2-S2. Corrélation entre les variables mesurées sur la population des 88 accessions étudiées pour le semis de Juillet. La définition des variables est présentée dans le Tableau 2-1. .31
Tableau 2-S3. Corrélation entre les variables mesurées sur la population des 88 accessions étudiées pour le semis d'aout. La définition des variables est présentée dans le Tableau 2-1.....32
Tableau 2-S4. Les trois groupes issus de la classification hiérarchique basée sur la distance Euclidienne. La définition des variables est présentée dans le Tableau 2-1. 35
Tableau 2-4. Les 20% meilleurs du panel des 84 accessions, pour les productions uniques (grain: PDW (g), sucre: SCT (g) et JW (en g), et fourrage: LDW (g)) et pour le multi-usage (synthétisé en IAM, Indice d'Aptitude pour le Multi-usage), pour les semis de juillet et août. Les acronymes sont définis dans le Tableau 2-1. Les meilleures accessions sont comparées aux 4 cultivars témoins de l'étude (n°85 à 88). Les accessions soulignées sont à la fois parmi les 20% meilleurs des productions uniques et pour le multi-usage (pour une date de semis donnée). 38
Tableau 3-1. Caractéristiques des accessions étudiées 48
Tableau 3-2. Effets accession (A), date de semis (S), SxA, répétition (R), année et les moyennes par date de semis pour les variables phénologiques, morphologiques et les variables relatives à la production de sucre à floraison en 2013 et 2014. S1: 17 juillet et 6 août et S2: 12 août et 21 août, respectivement en 2013 et 2014. DR: Rythme de développement (°C j^{-1}), PLA: Surface foliaire verte de la plante (cm^2), IN: nombre d'entrenœuds, INL: Longueur moyenne des entrenœuds (cm), SDW: Matière sèche de la tige (g), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: concentration en sucre (mg g^{-1}). 58

Tableau 3-3. Corrélations entre les variables phénologiques, morphologiques et de productions de sucre à floraison à travers 12 accessions sucrées de sorgho étudiées en deux dates de semis (S1 : 17 juillet ; S2 : 12 août) en 2013. FLA : Surface de la feuille drapeau (cm²), GLN : Nombre de feuilles vertes par plante, PLA : Surface foliaire verte de la plante (cm²), SDW: Matière sèche de la tige (g), IN : nombre d'entrenœuds, INL: Longueur moyenne des entrenœuds (cm), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: concentration en sucre (mg g^{-1}). 59

Tableau 3-4. Effets du régime hydrique (D), de la date de semis (S), de l'accession (A), leur interactions et année sur la morphologie post-florale et des variables relatives à la production de sucre. PLA: Surface foliaire vertes (cm²), SDW: Matière sèche de la tige (g), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: Concentration en sucre (mg g^{-1}), PDW: Poids de la panicule (g). "Var" indique la variation (%) pour une variable donnée entre la floraison et la maturité. Les valeurs moyennes sont représentées par date de semis (S1: 17 juillet et 6 août en 2013 et 2014 respectivement; S2: 12 août et 21 août en 2013 et 2014 respectivement), pour chaque traitement hydrique (NIR: Non-irrigué; IR: irrigué) et année. 61

Tableau 3-S1. Corrélations entre les variables phénologiques, morphologiques et de productions de sucre à floraison à travers 12 accessions sucrées de sorgho étudiées en deux dates de semis (S1 : 6 août ; S2 : 21 août) en 2014. FLA : Surface de la feuille drapeau (cm²), GLN : Nombre de feuilles vertes par plante, PLA : Surface foliaire verte de la plante (cm²), SDW: Matière sèche de la tige (g), IN : nombre d'entrenœuds, INL: Longueur moyenne des entrenœuds (cm), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: concentration en sucre (mg g^{-1}). 75

Tableau 4-1. Effets du régime hydrique post-floral (D), accession (A), répétition (R) et année sur le *stay green*, les variables relatives à la production de sucres et de grain à maturité (MAT). La moyenne par traitement hydrique dans chaque année est présentée pour chaque variable. PLA: Surface foliaire verte (cm²), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: Concentration en sucre (mg g^{-1} DW), JW : Poids de jus (g), PDW: Poids de la panicule (g). "Var" indique la variation (%) pour une variable donnée entre la floraison et la maturité.....83

Tableau 4-2. Effets du régime hydrique post-floral (D), accession (A), DxA, répétition (R) et année sur les hydrates de carbone (glucose (GLU), fructose (FRU), sucrose (SUC), sucres solubles totaux (SST) et/ou amidon) contenus dans le jus de la tige et dans la bagasse des 5 accessions étudiées. 86

Tableau 4-3. Effets du régime hydrique post-floral (D), accession (A), stade (St), leurs interactions, répétition (R) et année sur la concentration en sucre (SCC), l'humidité de la tige (HUM) et le pourcentage de sucre contenu dans l'humidité de la tige (SJ) mesurés à 4 stades phénologiques par année (FLO: floraison, MG: grain laiteux, DG: grain pâteux, MAT: maturité et/ou M30: maturité plus 30 jours) pour deux traitements hydriques post-floraux (irrigué et non-irrigué) et 5 accessions étudiées semées le 17 juillet 2013 et le 6 août 2014.....89
Tableau 4-4. Dynamique de la concentration en sucre (SCC), de l'humidité de la tige (HUM) et du pourcentage de sucre contenu dans l'humidité de la tige (SJ) comparée entre deux traitements hydriques post-floraux, (IR : irrigué et NIR : non-irrigué) pour les deux années (2013 et 2014). Les données sont mesurées à 4 stades phénologiques (FLO: floraison, MG: grain laiteux, DG: grain pâteux, MAT: maturité et/ou M30: maturité plus 30 jours). Δ est la variation d'une variable donnée entre deux stades de mesure consécutifs. Pour une année et une variable donnée, les moyennes suivies des mêmes lettres ne sont pas statistiquement significatives ($P<0.05$).....91

Liste des figures

Fig.2-1. Analyse factorielle discriminante de la population d'étude tenant compte du semis de juillet.....34

Fig.3-1. Conditions météorologiques journalières à la station de Bambey du 1er juin 2013 au 31 décembre 2014. La température moyenne, l'humidité relative moyenne (RH), le rayonnement global (Rg) et la pluviométrie journalière sont représentés. S1 et S2 représentent la première et la deuxième date de semis respectivement pour la saison pluvieuse de 2013 et 2014. 49

Fig.3-2. Teneur en eau du sol après floraison pour chaque traitement ((NIR: non irrigué, IR: irrigué) en 2013 et 2014 pour les accessions de référence SS6 (A) et SS8 (B) ; le potentiel hydrique foliaire de base a été mesuré durant l'étude du stress hydrique post-floral en 2014 pour SS6 (C) et SS8 (D). Les données présentées représentent des moyennes avec des erreurs standards.....51

Fig.3-3. Analyse en composantes principales des 12 accessions de sorgho sucré en fonction de la source de carbone (varPLA), et du puits (SCT, varSCC) entre la floraison et la maturité (MAT) et leur relation avec la production finale de grain et de sucre (PDW.MAT et SCT.MAT respectivement). SCT : Teneur en sucre en g par plante ; SCC : concentration en sucre en mg g^{-1}; PDW: Poids sec de la panicule en g par plant ; PLA : surface foliaire de la plante en cm^2 ; var.# est la variation pour un caractère donné entre la floraison et la maturité (en %).....57

Fig.3-4. Régression linéaire entre la concentration en sucre à floraison et à maturité à travers les 12 accessions étudiées en 2013, sous traitements irrigués (IR) et non-irrigués (NIR) pour (A) la première date de semis (S1) et (B) la seconde date de semis (S2).....63

Fig.3-5. Régression linéaire entre la variation (de la floraison à maturité) de la concentration en sucre (axe X) et la surface foliaire (axe Y) à travers les 12 accessions sucrées étudiées en 2013. S1 et S2 représentent respectivement les dates de semis précoce (17 juillet) et tardive (6 août). Les données sont présentées pour les traitements (A) non-irrigués (NIR) et (B) irrigués (IR). Les coefficients de corrélation (r) et les probabilités (p) sont présentés pour chaque traitement pour chaque date de semis. 63

Fig.3-6. Performance double-usage (production de sucre vs. poids panicule à maturité, les deux en g par plant) des 12 accessions sucrées étudiées en conditions irriguée (IR) et non-irriguée (NIR). A : première date de semis 2013 (17 juillet) ; B : première date de semis 2014 (6 août) ;

C : deuxième date de semis en 2013 (12 août) ; D : deuxième date de semis en 2014 (21 août). Les lignes en pointillées représentent les moyennes de production sur les axes X et Y.....65
Fig.3-S1. Cumul du temps thermique (A), du rayonnement global (B) et de l'apport en eau (pluies plus irrigations) (C) du semis jusqu'à la maturité en 2013 et 2014. 72
Fig.3-S2. Comparaison du rythme d'apparition des feuilles (A, B, C) et la surface foliaire individuelle (D, E, F) sur la tige principale des trois accessions de sorgho sucré: SS12, SS2 et SS9 pour les deux dates de semis (S1: 17 juillet et 6 août en 2013 et 2014 respectivement; S2: 12 août et 21 août en 2013 et 2014 respectivement). Les données constituent des moyennes de six répétitions avec l'erreur standard. 72
Fig.3-S3. Valeurs et erreurs standards de la variation de la surface foliaire entre la floraison et la maturité en 2013 (A) et 2014 (B), et la surface foliaire à maturité en 2013 (C) et 2014 (D), mesurées en deux dates de semis (S1: 17 juillet et 6 août en 2013 et 2014 respectivement; S2: 12 août et 21 août en 2013 et 2014 respectivement) sur 12 accessions sucrées de sorgho (SS). * indique la différence significative entre traitements hydriques (P<0,05). 73
Fig.3-S4. Régression linéaire entre la concentration en sucre à floraison et à maturité à travers les 12 accessions étudiées en 2014, sous traitements irrigués (IR) et non-irrigués (NIR) pour (A) la première date de semis (S1) et (B) la seconde date de semis (S2).....74
Fig.3-S5. Régression linéaire entre la variation (de la floraison à maturité) de la concentration en sucre (axe X) et la surface foliaire (axe Y) à travers les 12 accessions sucrées étudiées en 2014. S1 et S2 représentent respectivement les dates de semis précoce (17 juillet) et tardive (6 août). Les données sont présentées pour les traitements (A) non-irrigués (NIR) et (B) irrigué (IR). Les coefficients de corrélation (r) et les probabilités (p) sont présentés pour chaque traitement pour chaque date de semis. 74
Fig.4-1. Valeurs moyennes et erreur standard de la teneur en sucre à maturité (MAT) (A), la concentration en sucre à MAT (B), hauteur de la plante à floraison (FLO) (C), poids de jus à MAT (D), surface foliaire à MAT (E), variation de la surface foliaire entre FLO et MAT (F), poids sec de la panicule à MAT (G) et la variation du poids sec de la panicule entre FLO et MAT (H) mesurée sur une date de semis pour les deux années (17 juillet, 2013; 6 août, 2014) sur les 5 accessions de sorgho sucré (SS). * indique la différence significatif entre traitements hydriques (P<0,05).....84

Fig.4-2. Concentration d'hydrates de carbone contenus dans le jus de la tige (A) et dans la bagasse (B) (SUC: sucrose, GLU: glucose, FRU: fructose et/ou amidon) comparée entre deux traitements hydriques post-floraux (IR: irrigué, NIR: non-irrigué) en 2013 et 2014 pour le jus de la tige et rien qu'en 2014 pour la bagasse. Les données présentées représentent des moyennes de 5 accessions. 87
Fig.4-3. Variation de la concentration en sucre (A et B), pourcentage d'humidité dans la tige (C et D) et pourcentage de sucre contenu dans l'humidité de la tige (E et F) comparée entre traitements hydriques post-floraux (IR : irrigué et NIR : non-irrigué) pour les deux années (2013 et 2014), mesurés à FLO (floraison), MG (grain laiteux), DG (grain pâteux), MAT (maturité) et M30 (maturité plus 30 jours).....90
Fig.4-4. Concentration d'hydrates de carbone (sucrose (A), glucose (B) et amidon (C)) à trois niveaux d'entrenœuds et grain mesurés au stade grain pâteux, comparé entre deux traitements hydriques post-floraux (IR : irrigué et NIR : non-irrigué) et deux années (2013 et 2014). Les données présentées représentent les moyennes de 5 accessions étudiées 94
Fig.4-5. Variation de la concentration en hydrates de carbone (sucrose (A), glucose (B), amidon (C)) entre deux traitements hydriques post-floraux (irrigué et non-irrigué) comparés entre trois niveaux d'entrenœuds et grain à travers 5 accessions (SS) semées le 17 juillet 2013 et le 6 août 2014. Les données présentées sont des moyennes et des erreurs standards de trois répétitions. ...95

Introduction générale

Introduction générale et problématique de l'étude

L'explosion démographique que connait l'humanité associée au développement industriel, créent des modes de vie très voraces en énergie (système de production, transport, chauffage, etc.) dont la demande peine à être satisfaite notamment dans les pays en développement (Garg, 2012). L'énergie est d'une importance cruciale car une augmentation du coût du carburant engendre systématiquement la hausse du prix des produits de premières nécessités notamment dans les pays en développement (Popp et al., 2014). Comme alternative, les ressources agro-forestières des milieux tropicaux sont fortement désirées pour contribuer à la diversification des sources d'énergies. De même, l'espoir se fonde sur les agro-carburants pour contribuer à réduire l'émission des gaz à effet de serre associés aux variations et aux changements du climat (Wang et al., 2012). Différentes matières premières sont utilisées pour la production des agro-carburants. Il s'agit entre autres de la canne à sucre, de la betterave, du maïs, du sorgho sucré, des racines et tubercules pour la production du bioéthanol. Tandis que les oléagineux tels que le ricin, le colza, le tournesol, le soja, le palmier à huile et le jatropha sont utilisés pour produire du biodiesel (Escobar et al., 2009). Parmi ces ressources, le sorgho sucré est un candidat intéressant, pour plusieurs de raisons. Il présente l'avantage d'avoir une bonne efficience d'utilisation de l'eau et des nutriments (N, P) (Hussein and Alva, 2014). En effet, il offre la possibilité de consommer peu d'eau pour sa culture par rapport à la canne à sucre et tolère mieux la sécheresse (Cifuentes et al., 2014; Prasad et al., 2013). Sa culture nécessite peu de fertilisants et son cycle court (3 à 4 mois) est favorable à plus d'une production par an contrairement à la canne à sucre (< 9 mois) (Rolz et al., 2014). Le sorgho présente aussi l'avantage de permettre une double production, de grain ou de sucre ou de biomasse (Kalpande et al., 2014) ce qui le rend tout particulièrement intéressant face aux enjeux de durabilité des cultures. Sa culture peut permettre notamment de diminuer la compétition pour l'utilisation des terres arables pour les cultures vivrières et non vivrières (Anami et al., 2015) et d'optimiser le coût de productions agricoles en combinant dans un même champ deux productions ou bien en tirant profit de sa rusticité pour utiliser des terres plus marginales (Xie et al., 2012). La simplicité de son génome lui permet de plus, d'être utilisé comme plante modèle pour la génétique et l'amélioration des graminées notamment celles de type C4 (Mullet et al., 2014). De plus, il présente une grande diversité génétique liée à son histoire agro-écologique (Westengen et al. (2014) sur la géo-évolution du sorgho), représentant

une ressource assez exceptionnelle de caractères d'adaptations et de productions, en vue de son amélioration génétique. Il montre une grande diversité de sensibilité à la photopériode, lui conférant non seulement une capacité d'adaptation au rythme des saisons des pluies mais aussi présente un avantage en termes de production de biomasse et de sucre notamment à travers un semis précoce qui rallonge le cycle végétatif et permet d'aboutir à des plantes plus grandes (Gutjahr et al., 2013b).

Pour toutes ces raisons, le génome du sorgho a été séquencé récemment (Paterson et al., 2009).

Bien que le sorgho soit une richesse alimentaire, énergétique et économique, sa production est encore confrontée à d'énormes contraintes biotiques (maladies, insectes, mauvaises herbes) et abiotiques (dégradation et baisse de la fertilité des sols ; sécheresse), affectant considérablement les rendements et leur qualité. Cette situation est particulièrement accentuée dans les milieux sahéliens caractérisés par des périodes de forte sécheresse (Kouressy et al., 2008) et un accès difficile à la fertilisation et à la mécanisation notamment pour l'irrigation.

Nombre d'études ont été menées pour comprendre le phénomène d'accumulation de sucre chez le sorgho (Erickson et al., 2012, 2011; Holou et Stevens, 2012; Kawahigashi et al., 2013; Lekgari and Dweikat, 2014; Teetor et al., 2011). Ces études ont pu montrer que l'accumulation de sucre est avant tout génétique mais fortement influencée par l'environnement et débute au niveau de l'entrenœud individuel dès que celui-ci a terminé son élongation (Gutjahr et al., 2013a; Murray et al., 2008). Gutjahr et al. (2013b) ont pu montrer chez des variétés sucrées photopériodiques que le semis précoce a l'avantage de rallonger la phase végétative et de rendre possible l'atteinte d'une production maximale de sucre à la floraison. En revanche, Shinde et al. (2013b) ont montré sur une population de vingt variétés sucrées de cycle court et non photopériodiques pour une culture hors saison pluvieuse, une production maximale de sucre à la maturité physiologique et ont recommandé la récolte des tiges à cette date.

Par ailleurs, nombre d'études ont révélé chez le sorgho grain une remobilisation des hydrates de carbone de la tige vers la panicule pour contribuer au remplissage des grains, ceci, notamment en conditions de déficit hydrique post-floral. Cette remobilisation a été estimée à 14% de la matière sèche accumulée dans la tige entre la floraison et la maturité (Beheshti and Behboodi Fard, 2010). Ces auteurs ont recommandé une sélection de ce caractère pour minimiser l'effet d'un déficit hydrique post-floral sur le rendement grain. Cependant, dans le cas du sorgho sucré où les

réserves glucidiques de la tige sont désirées, une remobilisation vers la panicule n'est pas souhaitée. Par ailleurs, certains travaux ont mis en exergue chez le sorgho grain la possibilité chez certaines variétés ayant une aptitude au *stay green* (capacité de la plante à mieux maintenir sa surface foliaire verte après floraison) de mieux remplir leurs grains que des variétés sénescentes en conditions de déficit hydrique post-floral (Borrell et al., 2000b). Cette expression du *stay-green* pourrait-elle être favorable au maintien de la double production (sucre/grain) chez le sorgho sucré sous condition de déficit hydrique? A notre connaissance, cette question n'a pas été adressée à ce jour.

Sur la base de ce qui précède, le présent travail vise à adresser les questions de recherche suivantes :

Est-ce que les génotypes photosensibles de sorgho sucré peuvent combiner une bonne accumulation de sucre et une bonne tolérance à la sécheresse? Si oui, comment sont utilisés les sucres pendant la période de remplissage des grains en condition de stress?

Quelles sont les caractères impliqués dans la double production (sucre/grain) en conditions de déficit hydrique ?

Quels rôles peuvent jouer la date de semis et le *stay green* dans l'élaboration et le maintien du double rendement (sucre/grain) sous stress hydrique ?

La présente recherche vise à contribuer à la connaissance des facteurs environnementaux et génétiques (ou génotypiques) impliqués dans l'accumulation de sucre. De telles connaissances sont essentielles pour identifier les stratégies agronomiques ou de sélection variétale à adopter pour réduire la compétition entre (et maximiser) la production de grains et de sucre, dans des environnements de culture sujets aux déficits hydriques post-floraux, notamment en Afrique de l'ouest. Le présent travail est structuré en 5 chapitres.

Le chapitre 1, est une synthèse bibliographique focalisée sur la systématique du sorgho, son importance, ses besoins en eau et sa tolérance à la sécheresse.

Le chapitre 2 intitulé "Variabilité de la phénologie et de la production de sucre d'accessions traditionnelles de sorgho du Sénégal", vise à identifier les caractères contribuant à la production de grain et de sucre au sein d'une collection de 84 accessions traditionnelles de sorgho du Sénégal testée en deux dates de semis au champ au Sénégal. Le rôle joué par la sensibilité à la

photopériode, la phénologie et la morphologie de la plante est notamment adressé. Il s'agit d'un article publié dans *Plant Genetic Resources* (Tovignan et al., 2015).

Le **chapitre 3,** sur la base de la diversité des mécanismes mis en avant dans le chapitre 2, aborde plus particulièrement le rôle que peut jouer le *stay green* dans l'élaboration d'un double rendement (sucre/grain) en fonction de la date de semis et des conditions hydriques post-florales, en étudiant 12 variétés de sorgho sucré photopériodique ouest-africain. Il s'agit également d'un article accepté dans *Field Crops Research* (sous révision).

Le **chapitre 4** vise à donner une compréhension biochimique plus fine des mécanismes post-floraux sous-jacents à l'élaboration du rendement en grain et en sucre et à leur compétition en fonction des conditions hydriques. Ce chapitre a aussi vocation à devenir une publication à l'issue de la thèse.

Finalement le **chapitre 5** est une discussion intégrée des 3 chapitres précédents, ainsi qu'une autocritique des choix méthodologiques et scientifiques réalisés pendant cette thèse, pour finalement en donner des perspectives.

Il a donc été choisi de produire un manuscrit de thèse sous forme de publications. Aussi, les chapitres 2, 3 et 4 sont des publications et à ce titre fournissent déjà un état de l'art justifiant et contextualisant cette Thèse. C'est pourquoi, il a été choisi de ne pas faire de chapitre dédié à l'état de l'art dans ce document. Une synthèse bibliographique a été faite et s'est juste contentée de fournir quelques généralités sur les différents aspects abordés.

Chapitre 1

Synthèse bibliographique

1.1 Systématique du sorgho

Le sorgho [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] a été donné pour origine le Nord-est de l'Afrique et a été domestiqué il y a environ 3000 ans avant J-C en Ethiopie et au Congo avec comme centre d'origine secondaire, l'Inde, le Nigéria et le Soudan où il servait dans l'alimentation humaine (Habindavyi, 2009). Il a été décrit pour la première fois en 1753 par Linné sous le nom de Holcus. Moench (1794) fut le premier à définir le genre Sorghum et l'espèce bicolor après l'avoir séparé du genre Holcus (Dahlberg et al., 2011). La première classification prenant en compte l'ensemble des sorghos sauvages et cultivés du genre Sorghum, a été établie par Snowden (1936). Cette classification inclut 52 espèces (28 cultivées et 24 sauvages) regroupées en deux sous-genres. La classification la plus utilisée aujourd'hui est celle de Harlan and de Wet (1972). Elle divise les sorghos cultivés (*Sorghum bicolor* sous - section bicolor) en cinq races principales et dix races intermédiaires selon les caractéristiques de la panicule et de l'épillet (Mekbib, 2007). Ainsi, cinq races principales ont été distinguées (Bicolor, Guinea, Caudatum, Durra et Kafir) et dix races intermédiaires issues de la combinaison deux à deux de ces dernières. Il appartient à l'embranchement des angiospermes, la classe des monocotylédones, l'ordre des Glumales, la famille des Poaceae, la tribu des Andropogoneae et au Genre Sorghum. Il est diploïde avec pour nombre chromosomique 2n=20. Cependant, il existe deux autres espèces qui sont tétraploïdes dont certaines formes sont employées comme fourrage (*S. halepense* et *S. almum*) (Price et al., 2005).

1.2. Importance du sorgho

Le sorgho est cultivé dans les régions tropicales et tempérées à travers le monde et représente en termes de production, la cinquième céréale cultivée après le blé, le riz, le maïs et l'orge, nourrissant plus de 500 millions de personnes (Jain et al., 2010). L'Afrique détient plus de la moitié (55%) de la production mondiale qu'elle consacre prioritaire à l'alimentation humaine et animale (Chepng'etich et al., 2014; Wu et al., 2014). Pour la campagne agricole de 2012-2013, la production nationale du Sénégal est d'environ 137.574 tonnes sur une superficie totale de 143.271 ha (ANSD, 2014). Par ailleurs, les Etats Unis à eux seuls détiennent 17% de la production mondiale et sont suivis du Nigeria (14%) et l'Inde (13%) (FAOSTAT, 2012). Les pays

industrialisés se servent du sorgho prioritairement pour nourrir le bétail. L'avènement des biocarburants a entrainé la mise en œuvre d'ambitieux programmes de sélection et de valorisation du sorgho sucré pour la production du bioéthanol au moyen des sucres de la tige (Wu et al., 2010). Le sorgho sucré est une alternative à la canne à sucre dans des environnements à fortes contraintes hydriques. Sa capacité à la double voire la multi-production (sucre, grain, fourrage) minimise la compétition d'une part, pour des terres arables entre la culture des ressources agro-énergétiques et alimentaires et d'autre part pour l'utilisation des ressources alimentaires à des fins de biocarburants (Calviño et Messing, 2012; Harvey et Pilgrim, 2011; Valentine et al., 2012). Ce qui de fait, minimise les risques liés à l'insécurité alimentaire notamment dans les pays en développement.

En outre, plusieurs études ont été menées pour des possibilités d'utiliser le sorgho 100% ou en mélange avec d'autres céréales dans la brasserie (Espinosa-Ramírez et al., 2014; Nnamchi et al., 2014; Schnitzenbaumer et al., 2014). Ces études ont abouti à des bières d'excellente qualité à base de sorgho. De même, le sorgho est valorisé à travers la production des boissons traditionnelles (dolo, tchoucoutou, tchakpalo, etc.) issues de la fermentation du mout en Afrique de l'ouest notamment au Burkina Faso, au Mali et au Bénin (Kayodé et al., 2012; Lyumugabe et al., 2012; Pale et al., 2010). Par ailleurs, plusieurs études ont été menées sur l'incorporation de la farine de sorgho, qui a l'avantage d'être sans gluten, dans la farine de blé pour la panification et la pâtisserie (Seleem et Omran, 2014; Velázquez et al., 2012). Elles ont abouti à des produits bien appréciés des consommateurs notamment au Sénégal. D'autres usages non moins importants sont faits du sorgho : l'utilisation des fibres cellulosiques pour fabriquer du papier ou de panneaux de construction, les pigments anthocyaniques dans la teinture et la vannerie et l'amidon des grains pour les colles et des adhésifs (Gençer et Şahin, 2015).

1.3. Accumulation du sucre dans la tige du sorgho

Le sorgho sucré est similaire au sorgho grain et ne lui diffère que par l'accumulation de forte concentration d'hydrates de carbone dans la tige. Actuellement, aucun critère morphologique ou moléculaire pertinent n'est disponible pour les différencier (Murray et al., 2009). Plusieurs travaux se sont intéressés à la compréhension du phénomène d'accumulation du sucre dans la tige. Ils ont pu montrer que l'accumulation du sucre est sous le contrôle de plusieurs mécanismes

génétiques (Ali et al., 2007; Li et al., 2014; Mullet et al., 2014; Murray et al., 2009), biochimiques (Gutjahr et al., 2013a; Qazi et al., 2014) et très fortement influencée par les facteurs abiotiques et biotiques entre autres, la fertilité du sol, la photopériode, la date de semis, la disponibilité en eau du sol et les ravageurs de cultures (Holou et al., 2014; Tolk et al., 2013; Tovignan et al., 2015; Zou et al., 2011). L'accumulation du sucre débute dès l'élongation des premiers entrenœuds. En fonction des génotypes ou des conditions de culture, elle peut atteindre son maximum à la floraison ou à la maturité physiologique (Gutjahr et al., 2013b; Tovignan et al., 2015). L'hydrate de carbone majoritaire du jus de la tige est le sucrose et l'amidon pour les grains. En plus du sucrose, le glucose et le fructose sont en minorité dans la tige (Almodares et Hadi, 2009).

1.4. Photopériodisme chez le sorgho

Le photopériodisme désigne la réponse de certaines plantes à un mode défini d'alternance de lumière et d'obscurité notamment pour leur entrée en floraison (Vaksmann et al., 1996). Pour sa reproduction, le sorgho est une espèce sensible aux jours courts (Shinde et al., 2013a). Il n'entre en floraison que si dans un cycle de 24 heures, la durée de la période du jour est inférieure à une valeur seuil. Cette valeur dépend du centre d'origine de la variété et est liée à la fin de la saison des pluies dans cette zone (Kouressy et al., 2008). Les variétés photosensibles ont l'avantage de fleurir à la même période quelle qu'en soit la date de semis. C'est un caractère adaptatif qui permet à la plante d'assurer le remplissage des grains au début de la saison sèche, minimisant ainsi l'effet des facteurs environnementaux sur le rendement final (Clerget, 2004). Le photopériodisme a un déterminisme génétique et est contrôlé par plusieurs gènes (Nakamichi, 2014; Yang et al., 2014). Plusieurs variétés de sorgho cultivées en Afrique de l'ouest sont sensibles à la photopériode. Avec l'incertitude du début de la saison pluvieuse dans cette zone, ces variétés photosensibles permettent aux paysans d'aboutir à un rendement acceptable et stable sur plusieurs années malgré le retard de semis (Traore et al., 2000).

1.5. Besoins en eau du sorgho

Pour maximiser le rendement de production chez le sorgho, la quantité d'eau requise n'est pas fixe. Elle dépend de la masse du couvert végétal, de la longueur du cycle et des facteurs abiotiques notamment la température, l'humidité relative, le vent et l'humidité du sol qui déterminent l'évapotranspiration (Shenkut et al., 2013). Au cours d'une saison favorable, le besoin en eau peut être à minima 400 - 450mm alors qu'au cours d'une saison chaude, le besoin peut aller jusqu'à 700 - 850mm pour une production maximale du rendement (Philp and Harris, 2008). Quatre stades critiques du développement de la plante nécessitent un apport d'eau. Il s'agit de l'initiation paniculaire, du stade feuille drapeau, de la floraison et du remplissage des grains (Gangaiah, 2006). House (1987) a rapporté qu'à la floraison où le sorgho est plus exigeant en eau, il peut consommer 6 à 7 mm d'eau par jour. Les besoins en eau de la plante dépendent aussi du type de sol. Les sols argileux nécessitent moins d'eau que les sols sableux (Tolk and Howell, 2003). La plante ne valorise pas forcément toute l'eau qu'on lui apporte. Avec les difficultés liées à l'accès à l'eau notamment dans des milieux tropicaux, plusieurs études ont été menées pour évaluer l'efficience d'utilisation de l'eau par la plante en fonction des conditions de culture (Abdel-Motagally, 2010; Hussein and Alva, 2014; Xie et al., 2012). Prasad et al. (2007) ont rapporté que le sorgho a une utilisation plus efficiente d'eau comparée à d'autres graminées comme le maïs et la canne à sucre. Xie et al. (2012) ont évalué la production de la biomasse, du sucre et l'efficience d'utilisation d'eau d'un hydride de sorgho sucré sur trois types de sols: limoneux, salin-alcalin et sableux. Les résultats ont montré une forte production de biomasse et une utilisation plus efficiente de l'eau sur le sol limoneux alors que le sol salin-alcalin et le sol sableux ont abouti à un meilleur rendement en sucre et en éthanol, montrant une possibilité de développement du sorgho sucré sur les sols marginaux. Par ailleurs, Hussein and Alva (2014) ont montré une amélioration de l'efficience d'utilisation de l'eau pour la production de la biomasse à travers un apport d'engrais pour différents régimes d'irrigation.

1.6. Tolérance à la sécheresse chez le sorgho

La disponibilité en eau est l'une des contraintes majeures liées à la production agricole dans les milieux sahéliens et entraine des pertes énormes de rendement des cultures (Callo-Concha et al.,

2013; Rose, 2015). Parmi les céréales, le sorgho est connu pour sa tolérance à la sécheresse (Sanchez et al., 2002). Il dispose de plusieurs stratégies d'adaptation aux conditions de déficit hydrique notamment un système racinaire dense et profond, une capacité à réduire la transpiration à travers l'enroulement des feuilles et la fermeture des stomates. Il est aussi capable de réduire les processus métaboliques et rentrer en dormance en cas d'extrême stress (Lopes et al., 2011; Ocheltree et al., 2013). Le sorgho peut survivre à des périodes sèches et reprendre sa croissance lorsque les conditions d'humidité redeviennent favorables (Amelework et al., 2015). Malgré sa capacité à tolérer la sécheresse, les conséquences de l'effet du stress sur le développement et le rendement dépendent du stade de développement, de la durée du stress et de sa sévérité. Le stress est plus dépressif sur le rendement grain lorsque qu'il survient entre l'épiaison et la floraison et peut entrainer une perte de 87% de rendement tandis qu'un stress plus prolongé survenant au cours du développement végétatif peut entrainer une perte de 50–60% (Craufurd and Peacock, 1993). Par ailleurs, le stress hydrique post-floral peut causer aussi d'énormes dégâts en réduisant le nombre et la taille des grains de 35 et 55% respectivement (Assefa et al., 2010; Kapanigowda et al., 2013).

Un stress hydrique survenant après floraison, a tendance à créer une senescence rapide des feuilles et réduire l'activité photosynthétique. Cependant, certaines variétés de par leur constitution génétique ont la possibilité de retenir en cas de stress hydrique, une quantité importante de chlorophylle dans leurs feuilles leur permettant de continuer à photosynthétiser et à utiliser directement les assimilats carbonés pour le remplissage des grains (Borrell et al., 2000a). Plusieurs travaux ont été menés pour comprendre le déterminisme génétique, les mécanismes hormonaux et les facteurs environnementaux améliorant l'expression de ce caractère (*stay green*) en faveur du remplissage des grains (Barry, 2009; Borrell et al., 2014, 2001; Harris et al., 2007; Sanchez et al., 2002; Spano et al., 2003; Thomas and Howarth, 2000). Cependant, très peu de travaux ont été menés en lien avec sa contribution dans l'accumulation de sucre chez le sorgho sucré en cas de stress hydrique post-floral.

Chapitre 2

Variabilité de la phénologie et de la production de sucre d'accessions traditionnelles de sorgho du Sénégal.

Ce chapitre a fait l'objet de publications.

Le résumé de l'article et le poster sont reproduits en annexe 1 et 2 respectivement.

Article de journal :

Tovignan, T.K., Luquet, D., Fonceka, D., Ndoye, I., Trouche, G., Cisse, N., 2015. Assessment of the variability of Senegalese landraces for phenology and sugar yield components to broaden the genetic pool of multi-purpose sorghum. Plant Genet. Resour. 1–11. doi:10.1017/S1479262115000155.

Poster:

Tovignan, T.K., Luquet, D., Fonceka, D., Ndoye, I., Trouche, G., Cisse, N., 2014. Identification of Morphological and Phenological Traits Underlying Sorghum Sweetness Variability and Its Aptitude for Multi-purpose (Grain, Sugar, Fodder) in West Africa: Role of Photoperiod Sensitivity, Plant Biology Europe FESPB/EPSO Congress, June 22-26, in The Convention Centre Dublin, Ireland .

2.1. Résumé

Le sorgho sucré est très fortement convoité pour contribuer à relever les défis de la sécurité alimentaire et énergétique. Une collection de 84 variétés traditionnelles provenant de l'Afrique de l'Ouest notamment du Sénégal et 4 cultivars témoins ont été criblés pour identifier les accessions pertinentes et des caractères ou groupes de caractères nécessaires pour le multi-usage (sucre/grain/biomasse). La sensibilité à la photopériode a été particulièrement adressée. Vingt caractères relatifs à la phénologie, à la morphologie, à la production de sucre et de grains ont été évalués à travers deux dates de semis (juillet et août) au CNRA de Bambey au Sénégal. Le semis tardif a entrainé un raccourcissement de la phase végétative et une diminution significative de la taille des plantes, de la production de sucre, de la biomasse et de grain. L'héritabilité au sens large est moyenne à élevée pour la plupart des caractères liés à la phénologie, à la morphologie, et à la production de sucres et de grain suggérant ainsi l'intérêt de les prendre en considération dans le cadre de programmes de sélection. Tous les caractères relatifs à la taille de la plante étaient positivement corrélés à la production de sucre sauf la hauteur de la plante. Sur la base de 18 caractères mesurés en semis précoce, la classification de la population étudiée a permis d'identifier trois groupes contrastés de par leur capacité à combiner la production de sucre, de la biomasse et de grain. Les groupes I et III étaient plus favorables pour un usage unique à savoir, production de sucre et de grains respectivement. Le groupe II était le plus approprié pour l'application multi-usage, montrant ainsi un meilleur compromis entre la production de grains, de sucre et de biomasse. Les accessions ayant montré les meilleures performances pour la production de sucre font partie des durra, des caudatum et de leurs races intermédiaires. La relation entre la taille des entre-nœuds et le caractère sucré pourrait être ultérieurement abordée, notamment la relation entre la production du sucre et l'anatomie du tissu des entre-nœuds. D'autres études sont également nécessaires pour évaluer le rôle que le *stay-green* pourrait jouer dans le maintien du rendement en sucre sous conditions de déficit hydrique post-floral.

Mots-clés: Sorgho; variétés traditionnelles africaines; sensibilité à la photopériode; accumulation de sucre; multi-usage.

2.2. Introduction

L'augmentation de la population mondiale induit une croissance rapide de la demande en aliments, en fourrage et en énergie, créant d'importants problèmes économiques et environnementaux. Comme alternatives, la diversification des sources d'énergie est indispensable (Cameron and Keppler, 2010) et à cet égard, la biomasse occupe une position de choix. Les ressources tropicales agro-forestières fortement désirées pour la production de biocarburants sont la canne à sucre, le sorgho grain et sucré, le maïs et le manioc pour la production de bioéthanol de première génération ; et de l'huile de palme, de noix de cajou, de soja, de coco, du tournesol et du jatropha pour le biodiesel (Duku et al., 2011).

Dans un contexte de menace de la sécurité alimentaire, des variétés de sorgho capables de combiner une bonne production de grains, de sucre et de fourrage, sont d'un intérêt particulier pour la réduction de la compétition entre la production alimentaire et énergétique. Cette espèce présente également l'avantage d'une grande diversité génétique et un large spectre d'adaptation à divers environnements de culture (Mace et al., 2013). La plupart des cultivars de sorgho utilisés en Afrique de l'Ouest sont sensibles à la photopériode, c'est-à-dire à la longueur du jour. Ce caractère qui permet la synchronisation de la floraison à la date de fin de la saison des pluies est un atout pour les paysans car il leur permet d'obtenir un rendement en grains acceptable malgré un retard de semis (Vaksmann et al., 1996). Il a aussi l'avantage avec un semis précoce, de rallonger la phase végétative, d'accroitre la production de biomasse et potentiellement de sucres non structuraux avant la floraison chez les génotypes sucrés (Gutjahr et al., 2013b). Les génotypes combinant la sensibilité à la photopériode pour favoriser le développement en hauteur des plantes, la jutosité pour faciliter le stockage et l'extraction du sucre, des panicules de grande taille et le *stay-green* pour assurer le maintien du double rendement sous conditions de déficit hydrique post-floral, pourraient être d'intérêt pour l'application multi-usage (sucre, biomasse tige et feuille, et grains) pour les environnements en proie à la sécheresse (Gutjahr et al., 2013b). Cependant, les contours de la combinaison et de l'optimisation de la double production (sucre, grains) en un seul génotype restent encore à élucider (Gutjahr et al., 2013b).

En Afrique de l'Ouest, des génotypes de sorgho sucré ont été identifiés au sein des variétés traditionnelles et font majoritairement partie des races bicolor, caudatum-bicolor et durra (Bezançon et al., 2009; Nebie et al., 2013). Nombre d'études ont montré que la plupart des

variétés traditionnelles de type guinea de l'Afrique de l'Ouest incluant le groupe margaritiferum ne sont ni sucrées ni juteuses (Bezançon et al., 2009).

En Afrique de l'Ouest et plus particulièrement au Sénégal, bien que les variétés traditionnelles soient génétiquement diversifiées, elles aboutissent à un rendement en grains faible comparées aux variétés améliorées, lorsqu'elles sont cultivées dans des conditions favorables (Traoré et al., 2000). Malgré ce fait, les paysans sont toujours attachés aux variétés traditionnelles en raison de leur capacité d'adaptation aux différentes contraintes locales et donc, leur capacité à maintenir un rendement stable sur plusieurs années. En ce qui concerne l'amélioration du rendement en sucre ou de la combinaison du rendement sucre et grain, de nombreuses investigations restent à mener sur les aspects génétique, physiologique et agronomique.

La présente étude avait pour objectif de caractériser une collection de variétés traditionnelles de sorgho d'origine africaine, notamment du Sénégal, pour les caractères d'intérêt potentiel pour la biomasse, le sucre et le grain, c'est-à-dire multi-usage (aliment, fourrage, énergie) pour l'environnement de culture soudano-sahélien menacé de sécheresse. Cet article vise ainsi à faire des recommandations de caractères ou de combinaison de caractères afin d'identifier des génotypes pouvant servir de géniteurs dans des programmes d'amélioration variétale dédiés aux environnements tropicaux semi-arides.

2.3. Matériels et méthodes

2.3.1. Matériel végétal

Un total de 84 accessions africaines, provenant majoritairement du Sénégal ainsi que quatre cultivars témoins (104GRD, IS23566, F221 et CSM-63) déjà testés dans d'autres études antérieures pour leur capacité à accumuler du sucre, ont été étudiés. Les cultivars 104GRD et IS23566 sont connus pour être très sucrés ; F221 est très sucré et juteux; et CSM-63 est peu sucré et non juteux. Toutes les accessions hormis les témoins ont été fournies par le Laboratoire de Ressources Génétiques du CIRAD (Montpellier, France). Le nom local, la race botanique, le pays et la localité d'origine des 84 accessions et des 4 témoins sont mentionnés dans le Tableau **S1**. Dans le texte, les accessions sont désignées par leur numéro d'apparition dans le Tableau **S1** précédé de la lettre 'A'. Pour la clarté de la Fig.2-1, seuls les numéros des accessions sont représentés.

Tableau 2-S1. Nom local, race et distribution spatiale de la population des 84 accessions traditionnelles et 4 cultivars de référence (témoins)

No.	CIRAD No.	Synonyme	Nom local	Race	Origine (Localité, Pays)	Région géographique	Longitude W	Latitude N	Groupe
1	660	6502*	BAMBERI BODEDJO S 2	G ma	Séfa, SEN	UC	-15,55	12,78	I
2	661	5027*	BANING MENGO	G ga	Saria, BFA	-	-2,15	12,26	I
3	662	6601*	BASSI N° 4	G ga	Séfa, SEN	UC	-15,55	12,78	I
4	663	6613*	BASSI N° 5	G ga	Séfa, SEN	UC	-15,55	12,78	II
5	665	6726*	BASSI M'BODIENE	G ga	M'Bodiene, SEN	GB	-16,87	14,25	III
6	666	6208*	BASSI TOURKA 1	G ga	Kaolack, SEN	GB	-16,07	14,13	I
7	669	5050*	BAZAROMBA	GC	Tarna, NER	-	7,11	13,44	II
8	670	51149*	BODERI	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
9	951	5001*	CONGOSSANE	G ga	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	I
10	953		CONGOSSANE MERINA SARR	C	M'Backe, SEN	GB	-15,91	14,80	II
11	956	6748*	CONGOSSANE N°10	G ga	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	I
12	958	6750*	CONGOSSANE N°15	G ga	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	I
13	961	6753*	CONGOSSANE N°45	G ga	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	I
14	962	6754*	CONGOSSANE N°48	G ga	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	I
15	963	6755*	CONGOSSANE N°57	G ga	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	I
16	964	7114*	DIAKHNATE RT 50	D	SRV, SEN	SRV	-15,00	16,33	III

Tableau 2-S1. (suite)

No.	CIRAD No.	Synonyme	Nom local	Race	Origine (Localité, Pays)	Région géographique	Longitude W	Latitude N	Groupe
17	965	5688*	ECHANTILLON N°18 (1)	D	Unknown	-	-	-	III
18	967		FELLAH BLANC 2	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	I
19	968	5345*	FELLAH BLANC OGO	C	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
20	969	51-120*	FELLAH AERE	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
21	970	51145*	FELLAH ORE FONDE	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
22	971		FELLAH	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
23	972	5344*	FELLAH ROUGE 2	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
24	973	51151*	FELLAH ROUGE 3	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
25	975	5079*	FLATTIE BA	G ga	M'Pesoba, MLI	-	-5,70	12,61	I
26	983		KENELE	G ga	Unknown-	-	-	-	I
27	984	5076*	KENINKE-BA	G ga	M'Pesoba, MLI	-	-5,70	12,61	I
28	985	5077*	KENINKE-BA BLANC	G ga	M'Pesoba, MLI	-	-5,70	12,61	II
29	993	5704*	MANGA BOROM	G ga	Casamance, SEN	Casamance	-16,76	12,55	I
30	994	6321*	HEGUERI	C	Kaédi, MRT	SRV	-13,51	16,15	I
31	1013	5340*	N'BAYERI BLANC	G	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	I
32	1014	63108*	SAMBADIOBO	G	Ouassadou, SEN	Casamance	-13,81	13,23	I

Tableau 2-S1. (suite)

No.	CIRAD No.	Synonyme	Nom local	Race	Origine (Localité et Pays)	Région géographique	Longitude W	Latitude N	Groupe
33	1015	5349*	POURDI BLANC	G	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	I
34	1017	7109*	POURDI SD 10	CK	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
35	1034	6320*	RASSOULOU	CG	Kaédi, MRT	SRV	-13,51	16,15	III
36	1035	5346*	SAMBA GUERI OGO	GK	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	I
37	1037	51162*	SAMBA SOUKI M'BILOR	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
38	1038	7105*	SAMBA SOUKI SD 3	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
39	1039	7106*	SAMBA SOUKI SD G	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
40	1040	7108*	SAMBA SOUKI RT 13	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
41	1041	51137*	SARAKOLE M'BILOR	D	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
42	1042	6704*	SAROSSO RT 44	KC	Richard Toll, SEN	SRV	-15,70	16,45	I
43	1043	6416*	SENGUIRANE	GK	Mont-Rolland, SEN	GB	-16,98	14,93	I
44	1044	6323*	SEVYL N'DANERY	D	Kaédi, MRT	SRV	-13,51	16,15	III
45	1045	5343*	SEVIL	KD	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
46	1046	5338*	SEVIL YOUDOWA	DB mb	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III
47	1047		IRAT 4	G ga	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,7	I

Tableau 2-S1. (suite)

No.	CIRAD No.	Synonyme	Nom local	Race	Origine (Localité et Pays)	Région géographique	Longitude W	Latitude N	Groupe
48	1050	6407*	SORGHO DIALAKOTO	G ma	Dialakoto, SEN	ES	-13,30	13,31	I
49	1051	-	SORGHUM PANICULA N°6	G ga	MOZ	-	-	-	II
50	1052	7640*	SORGHO SUD	C	GB, SEN	GB	-	-	III
51	1053	6401*	BASSI GANDIAYE	C	Gandiaye, SEN	GB	-16,27	14,23	II
52	1054	6603*	BASSI	G ga	Sinthiou-Malème, SEN	ES	-13,92	13,82	II
53	1055	5337*	TIGNE	G ga	Sine Saloum, SEN	GB	-	-	I
54	1057	63104*	TIGNE DE DANGALMA	G ma	Dangalma, SEN	GB	-16,57	14,73	III
55	1058	6215*	WEYDE 1	G ga	Kaolack, SEN	GB	-16,07	14,13	I
56	1059	6217*	WEYDE 2	G	Kaolack, SEN	GB	-16,07	14,13	I
57	1081	5002*	GOR GATNA 2	C	Thies, SEN	GB	-16,86	14,81	I
58	1082	5004*	GOURGA	C	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	III
59	1397	5003*	GOURGA TENIA	D	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	III
60	1398	-	FELLAH BLANC 3	D	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	III
61	1404	-	DIERIKER-N'DELE	CD	SRV, SEN	SRV	-16,64	15,99	III

Tableau 2-S1. (suite)

No.	CIRAD No.	Synonyme	Nom local	Race	Origine (Localité et Pays)	Région géographique	Longitude W	Latitude N	Groupe
62	1408	-	54-07	CK	Unknown	-	-	-	II
63	1412	5702*	KENTE MANE	G ma	Ziguinchor, SEN	LC	-16,27	12,55	III
64	1413	5707*	SANS NOM (SEN 1)	KG	Bambey, SEN	GB	-16,46	14,70	III
65	1419	6304*	MANGA WOULING BACON	G	Casamance, SEN	Casamance	-16,76	12,55	II
66	1422	6506*	S9 DJIKILING - BODEDJO	G ma	Séfa, SEN	UC	-15,55	12,78	II
67	1425	6610*	G 63	C	Guedé, SEN	SRV	-14,78	16,53	III
68	1426	5010*	FELLAH BLANC 4	D	Wakhaldiam, SEN	GB	-16,39	15,76	III
69	1792	9017*	SL 179	C	Toubakouta, SEN	GB	-16,48	13,78	III
70	1793	9078*	SL 516	G ga	SEN	-	-	-	I
71	1794	9019*	SL 478	G ga	SEN	-	-	-	I
72	1795	9020*	SL 591	G ga	SEN	-	-	-	II
73	1796	9101*	SL 306	G ma	Ouro Binta, SEN	ES	-13,70	14,02	III
74	1797	9102*	SL 456	G ma	Kinto, SEN	UC	-14,43	12,97	I
75	1798	9103*	SL 646	G ga	SEN	-	-	-	III
76	1914	5801*	NIENIKO	G gi	Kayes, MLI	-	-11,43	14,45	II
77	1916	IS19957**	NIENIKO BIS 16-81	G fs	Mboune, SEN	SRV	-13,56	14,7	I

Tableau 2-S1. (fin)

No.	CIRAD No.	Synonyme	Nom local	Race	Origine (Localité et Pays)	Région géographique	Longitude W	Latitude N	Groupe
78	1917	IS19966**	NIENIKO SG 1687	G fs	Paraouol, SEN	ES	-13,49	14,22	I
79	1918	IS19981**	BASSI TIN	G fs	Ndiaye Ndiaye, SEN	GB	-	-	II
80	1919	IS19984**	BASSI SG 1723	G fs	Ndiamane, SEN	GB	-16,85	14,31	I
81	1920	IS20010**	BASSI SG 1771	G fs	Payar, SEN	ES	-14,5	14,45	I
82	1921	IS20021**	BAYERI SG 1805	G	Ouro Binta, SEN	ES	-	-	I
83	1923	IS20067**	BINDA	G ga	Landieni, SEN	ES	-12,36	12,55	II
84	1924	IS20073**	DIGAFF	G	Etiolo, SEN	ES	-12,83	12,58	II
4 Témoins									
85		IS21260**	104GRD	C	KEN	-	-	-	III
86		-	F221	B	MLI	-	-	-	III
87		IS23566**	IS23566	GC	ETH	-	-	-	III
88		8733*	CSM-63	G	MLI	-	-	-	I

* et **: numéro d'enregistrement dans les bases de données de l'ISRA et de l'ICRISAT respectivement.
Désignation des races: G, Guinea; C, Caudatum; D, Durra; K, Kafir; CK, Caudatum-kafir; GC, Guinea-cautatum.
Désignation des sous-races: ma, margaritiferum; ga, gambicum; mb, membranaceum; gi, guineense; fs, forme sénégalaise.
Code pays: ETH, Ethiopie; KEN, Kenya; MLI, Mali; MRT, Mauritanie; MOZ, Mozambique; NER, NIGER; SEN, Sénégal.
Code des régions géographiques du Sénégal: SRV, Vallée du fleuve Sénégal; GB, Bassin Arachidier; ES, Sénégal Oriental; UC, Haute Casamance; LC, Basse Casamance. La dernière colonne du tableau présente l'appartenance des accessions aux groupes indiqués sur la Fig.2-1.

2.3.2. Site et dispositif expérimental

L'essai a été conduit au Sénégal à la station du Centre National de Recherche Agronomique de Bambey (longitude 16°28'W, latitude 14°42'N et une altitude de 17m) pendant la saison des pluies, entre juillet et décembre 2012, afin de respecter les pratiques culturales des paysans. Le climat de cette zone est du type soudano-sahélien, caractérisé par une courte saison pluvieuse allant de mi-juin à mi-octobre avec une distribution mono-modale ayant son pic en août. En 2012, un cumul de 601,3 mm a été enregistré.

Le sol est de type sableux (88,1%) avec de faibles proportions d'argile (7,0%), de limon (2,3%), de matière organique (0,6%) et d'azote (0,35 ‰) et avec un pH légèrement basique (7,38).

Les 88 accessions ont été semées en deux dates : le 24 Juillet (S1) et le 21 août (S2). Le dispositif expérimental utilisé (en annexe 4) est un alpha lattice avec trois répétitions, 11 blocs par répétition et 8 entrées par bloc. Chaque parcelle élémentaire mesurait 2,4 m de long, avec un écartement de 0,8 m entre les lignes et 0,40 m entre les poquets sur chaque ligne. Les parcelles ont été démariées à trois plants par poquet environ 15 jours après la levée. La fertilisation apportée était de 150 kg ha^{-1} de NPK (15-10-10) juste après le semis. L'urée a été appliquée à une dose de 100 $kg.ha^{-1}$ en deux temps, 50 kg ha^{-1} après le démariage et 50 $kg.ha^{-1}$ pendant la croissance végétative. Un désherbage manuel a été effectué toutes les deux semaines à partir de la date de semis.

2.3.3. Morphologie et phénologie

Au niveau de chaque parcelle, les dates de la ligulation de la feuille drapeau, de la floraison et de la maturité physiologique ont été notées lorsque 50% des plantes de la parcelle avaient atteint le stade en question.

A la floraison, trois plants ont été choisis au hasard par parcelle, pour le comptage du nombre de feuilles vertes (GL) et d'entre-nœuds allongés (IN). A la maturité physiologique, la hauteur de la plante (PH), le diamètre médian de la tige (DIAM), la longueur du pédoncule (LPE) et la longueur de la panicule (LPA) ont été mesurés. La longueur moyenne des entre-nœuds (INL) a été calculée comme suit:

$$INL = \frac{PH\text{-}LPE - LPA}{IN}, \qquad \text{(Eq 2-1)}$$

Le coefficient de sensibilité à la photopériode (KP) a été calculé pour chaque accession suivant l'équation proposée par Traoré *et al*. (2000) définie comme suit:

$$KP = \frac{DSFL_1 - DSFL_2}{S_2 - S_1}, \quad \text{(Eq 2-2)}$$

où $DSFL_1$ et $DSFL_2$ représentent respectivement la durée semis-feuille drapeau des semis de juillet et d'août ; S_1 et S_2 représentent respectivement la première et la deuxième date de semis.

2.3.4. Quantification de la biomasse

A la maturité physiologique, trois plants ont été choisis au hasard par parcelle pour évaluer les poids frais de la panicule, de la tige et des feuilles. Les poids secs ont été évalués après séchage des échantillons au soleil suivi d'un passage de 48h à l'étuve à 70°C.

2.3.5. Quantification du sucre dans la tige

Le Brix a été mesuré à la floraison et à la maturité pour les deux dates de semis. Pour ce faire, quelques gouttes de jus ont été prélevées après pressage d'un morceau de l'entre-noeud médian prélevé sur trois plantes aléatoirement choisies, au moyen d'un extracteur manuel (ATAGO CO, LTD, Tokyo, Japon.). Le Brix a été ensuite mesuré avec un réfractomètre numérique (HANA© instruments, USA). Il représente la teneur en pourcentage de la matière sèche soluble contenue dans le jus de la tige. Les trois tiges de la même entrée ont été ensuite broyées au moyen d'une presse électrique fabriquée par un machiniste local inspiré du modèle indien (Jagadish N° 6, Gujarat) utilisé par Datta Mazumdar et al. (2012). Après filtration, le poids de jus a été pris. A la maturité physiologique, en raison des contraintes techniques, le poids de jus (JW) a été pris uniquement pour le semis de juillet. La teneur en sucre (SCT en g) et la concentration en sucre (SCC en mg g^{-1}) de matière sèche ont été estimées au moyen du Brix et de l'humidité de la tige (HMAT, différence entre poids frais et poids sec de la tige) suivant les équations utilisées par Gutjahr et al. (2013b).

$$SCT = \frac{Brix \times 8.827 \times (SFW - SDW)}{1000}, \quad \text{(Eq 2-3)}$$

où 8,827 est la pente de la droite de régression entre le Brix et la concentration de sucre en g L^{-1}.

$$SCC = \frac{SCT}{SDW} \times 1000 \quad \text{(Eq 2-4)}$$

2.3.6. Indice d'aptitude pour le multi-usage

L'indice d'aptitude pour le multi-usage (IAM) a été calculé pour les deux dates de semis: juillet (IAM_J) et août (IAM_A). Pour IAM_J le poids sec de la panicule (PDW), la teneur en sucre (SCT), le poids de jus (JW) et le poids sec des feuilles (LDW) ont été utilisés. IAM_A a été calculé de façon similaire sans tenir compte du JW qui n'a pas été mesuré pour le semis d'août. IAM a été estimé pour chaque génotype suivant l'équation utilisée par Trouche et al. (2011) établie comme suit:

$$IAM_i = \sum_j a_j * \left[\frac{x_{ij} - m_j}{s_j} \right], \quad \text{(Eq 2-5)}$$

où *i* est le nombre d'accession; x_{ij} la valeur phénotypique de l'accession *i* pour le caractère *j*, *mj* la moyenne générale pour toutes les accessions pour le caractère *j*, s_j l'écart-type de toutes les accessions pour le caractère *j*, et a_j les pondérations relatives du caractère dans l'indice.

Au regard de l'importance du grain pour les paysans et l'engouement actuel du sucre de la tige, une importance particulière a été accordée aux PDW, SCT et JW. En conséquence, les valeurs de a_j choisies sont présentées comme suit:

IAM_J: $a_{PDW} = 3$, $a_{SCT} = 2$, $a_{JW} = 2$ et $a_{LDW} = 1$;

IAM_A: $a_{PDW} = 3$, $a_{SCT} = 2$ et $a_{LDW} = 1$

Toutes les variables étudiées dans cette étude sont définies dans le Tableau 2-1.

Tableau 2-1. Abréviation, définition et unité des variables étudiées

Abréviation	Définition	Unit
KP	Coefficient de photopériodisme	-
DSFL	Durée semis-feuille drapeau	jour
DSFLO	Durée semis-floraison	jour
IN	Nombre d'entrenœuds	-
INL	Longueur moyenne des entrenœuds	cm
LPA	Longueur de la panicule	cm
LPE	Longueur du pédoncule	cm
GLFLO	Nombre de feuilles vertes à floraison	-
GLMAT	Nombre de feuilles vertes à maturité	-
PH	Hauteur de la plante	cm
DIAM	Diamètre médian de la tige	cm
BFLO	Brix à floraison	%
BMAT	Brix à maturité	%
HMAT	Humidité de la tige	%
JW	Poids du jus	g
JP	Ratio: Poids de jus/Poids frais de la tige	-
SCT	Teneur en sucre	g
SCC	Concentration en sucre	$mg.g^{-1}$
PDW	Poids sec de la panicule	g
SFW	Poids frais de la tige	g
SDW	Poids sec de la tige	g
LDW	Poids sec des feuilles	g

2.3.7. Analyse des données

Les analyses de variance (ANOVA) et le test de comparaison multiple (Tukey HSD) ont été réalisés avec le logiciel R version 3.0.2 (http://www.R-project.org/).

Les analyses suivantes ont été effectuées sur les données du semis de juillet pour lequel toutes les variables sont représentées. L'héritabilité au sens large (H^2bs) a été calculée en se basant sur les résultats de l'ANOVA, suivant l'équation établie par Allard (1960) comme suit:

$$H^2bs = \frac{\partial^2 g}{\partial^2 g + \partial^2 e} \text{ avec } \partial^2 g = \frac{MSg - MSe}{R} \text{ et } \partial^2 e = MSe \qquad \text{(Eq 2-6)}$$

où $\partial^2 g$ = variance génotypique; $\partial^2 e$ = variance environnementale; R = nombre de répétitions; *MSg* et *MSe* les carrés moyens des génotypes et des résidus respectivement.

La matrice de corrélation a été établie sur toutes les variables phénologiques, morphologiques et de rendement. Une classification hiérarchique ascendante (HAC) a été réalisée en utilisant la méthode de Ward sur la base de distances euclidiennes. Une analyse factorielle discriminante (FDA) a été effectuée pour affiner la classification afin de ressortir un groupe d'accessions plus appropriées pour le multi-usage. Les analyses HAC et la FDA ont été réalisées avec le logiciel XLSTAT (Addinsoft, 2012).

2.4. Résultats

2.4.1. Variabilité globale entre les accessions et les dates de semis

Un effet hautement significatif de la date de semis (S) a été observé sur toutes les variables mesurées, à l'exception du GLMAT (Tableau 2-2). En ce qui concerne les variables phénologiques et morphologiques, l'effet génotype (G) a été observé sur toutes les variables exceptés PH et GLMAT. Une interaction significative du génotype et de la date de semis (GxS) a été notée sur DSFLO, PH, IN et SDW. Toutes les variables de production de sucre ont été affectées par G mais GxS n'est significative que pour BMAT, SCC et surtout pour SCT. Le rendement en grains (PDW) est significativement affecté par G et GxS.

L'héritabilité au sens large (H^2bs) a été calculée pour estimer l'influence de l'environnement et du génotype sur la variable considérée (Tableau 2-2). Une forte H^2bs (> 0,70) a été notée pour DSFLO, PH, IN et INL mais moyenne pour DIAM. Quant à la biomasse, l'héritabilité est

moyenne pour SDW et LDW et faible pour GLMAT. Elle est moyenne pour les variables de production de sucre telles que BFLO, BMAT, SCT, JW et JP, mais faible pour le SCC et HMAT. Elle est moyenne pour PDW.

Tableau 2-2. Effet répétition (R), génotype (G), date de semis (S) et interaction (GxS), et héritabilité au sens large (H^2bs) calculée sur les variables de la population d'étude entre la floraison et la maturité

Variables	Juillet	Août	ANOVA				H^2bs
			R	G	S	GxS	
Phénologie							
DSFLO	85±10	71±10	***	***	***	***	0.92
Morphologie							
PH	316,4±57,1	223,1±47,6	**	ns	***	***	0,72
DIAM	15,5±3,1	12,9±4,4	*	*	***	*	0,40
IN	13,7±2,2	10,5±2,5	**	***	***	***	0,72
INL	19,6±3,6	17,7±5,3	ns	***	***	**	0,70
GLMAT	1,6±1,5	1,5±1,4	*	ns	ns	**	0,06
SDW	116,5±55,2	63±33,2	***	***	***	***	0,46
LDW	32,2±14,9	21,0±10,7	**	**	***	**	0,58
Production de sucre							
HMAT	59,9±9,4	52,3±13,4	ns	ns	***	ns	0,14
BFLO	13,2±2,2	14,1±2,9	***	***	***	ns	0,33
BMAT	15,9±3,2	17,2±3,6	***	**	***	*	0,31
SCT	28,0±17,3	11,9±8,7	***	***	***	***	0,37
SCC	226,4±88,6	180,4±85,5	ns	***	***	*	0,27
JW	46,2±44,1	-	*	***	-	-	0,41
JP	0,14±0,12	-	**	***	-	-	0,39
Production de grain							
PDW	28,3±16,8	23,6±15,4	ns	***	***	*	0,33

* P < 0,05; ** P < 0,001; *** P <0,0001; ns: non significatif (P> 0,05).

2.4.2. Variabilité de la sensibilité à la photopériode

Le coefficient de photopériodisme (KP) varie de 0 pour les accessions strictement insensibles, à 1 pour celles qui sont strictement sensibles à la photopériode. Les accessions avec un KP

inférieur à 0,4, entre 0,4 et 0,6, et entre 0,6 et 1 ont été respectivement considérées comme faiblement, moyennement et fortement sensibles à la photopériode (PP). Selon ce classement, il a été établi au niveau de la population étudiée que 22,6% des accessions ont été faiblement sensibles à la PP (19 accessions), 34,5% l'ont été moyennement (29) et 42,9% très sensiblement (36).

Le Tableau 2-3 présente les effets de la date de semis sur les variables étudiées en fonction de leur sensibilité à la PP. Il peut être noté que, indépendamment de la sensibilité à la PP et à l'exception du BFLO et GLMAT, la date de semis a affecté toutes les variables dans le même sens. La DSFLO et les variables morphologiques telles que IN, PH, DIAM et INL ont été significativement affectées par la date de semis et ce, pour tous les groupes. BMAT a systématiquement augmenté et HMAT diminué pour le semis d'août. Toutefois, cette tendance a été toujours significative pour HMAT tandis que pour le BMAT, elle ne l'a été qu'avec la faible classe de photosensibilité. SCT et SCC ont été systématiquement réduites pour le semis tardif mais pas de façon significative pour la SCC au niveau du groupe de faible sensibilité à la PP. PDW a été généralement maintenu entre dates de semis, sauf pour le groupe de moyenne sensibilité à la PP, pour lequel il est réduit pour le semis d'août.

Tableau 2-3. Effets de deux dates de semis sur les variables phéno-morphologiques, du sucre et de biomasse suivant la photosensibilité de la population d'étude

	PP1 : KP=[0-0,4[(19 accessions)			PP2: KP=[0,4-0,6[(29 accessions)			PP3: KP=[0,6-1] (36 accessions)		
	Juillet	Août	Δ (%)	Juillet	Août	Δ (%)	Juillet	Août	Δ (%)
Phénologie									
DSFLO	80±9a	74±13b	-7,9	82±7a	68±9b	-16,8	89±11a	73±9b	-18,0
Morphologie									
PH	294,6±44a	214,5±43b	-27,2	330±57,4a	226,7±41,7b	-31,3	332,4±54,8a	232±54,3b	-30,2
IN	12,6±2a	10,4±2,2b	-17,5	13,4±1,7a	10,7±2,7b	-20,1	14,6±2,3a	11,1±2,5b	-24,0
INL	19,8±3,5a	17,1±5,3b	-13,6	20,5±3,1a	17,5±5,1b	-14,6	19,4±3,8a	17,6±5,5b	-9,3
DIAM	15,2±3a	11,8±2,8b	-22,4	14,8±2,7a	13,1±3,4b	-11,5	16,2±3,2a	13,8±5,8b	-14,8
SDW	107,8±50,6a	55,4±26,2b	-48,6	114,8±54,9a	70,6±37,7b	-38,5	129,5±52,6a	64,7±33,2b	-50,0
LDW	27,6±13,7a	20,2±9,4b	-26,8	30±13,1a	22,8±11,3b	-24,0	34,5±15,3a	21,1±11,5b	-26,3
GLMAT	1,2±1,4a	1,7±1,6a	41,7	1,7±1,4a	1,6±1,2a	-5,9	1,7±1,7a	1,3±1,2a	-23,5
Production de sucre									
BFLO	13,2±2,2a	14,3±2,7a	+8,3	13,5±1,9a	13,5±3a	0,0	13,1±2,4a	13,6±2,8a	+3,8
BMAT	15,3±3,3a	17,4±3,4b	+12,1	15,6±3,5a	16,2±3,7a	+3,8	16,2±3a	16,7±3,4a	+3,1
HMAT	61,7±11,3a	51,8±18,2b	-16,7	59,0±9,4a	54,9±10,4b	-16,7	59,5±7,9a	50,2±11,3b	-16,7
SCT	24,8±14,4a	10,4±8b	-58,1	24,6±17a	13,5±9,5b	-45,1	29,4±16,8a	11±8,2b	-62,6
SCC	224,9±86,8a	192,8±120,5a	-14,3	219,4±106,6a	184,3±80,3b	-16,0	224,1±74,2a	161,7±61,9b	-27,8
Production de grain									
PDW	26,8±11,8a	25,4±15,3a	-5,2	31±15,3a	23,7±14,1b	-23,5	27,2±19,8a	24,1±16,8a	-11,4

KP: PP1, faible PP-sensibilité; PP2, moyenne PP-sensibilité; PP3, forte PP-sensibilité.

Entre dates de semis, les variables suivies des lettres différentes sont significativement différentes (P<0,05).

Δ: Pourcentage de perte ou de gain du semis d'août comparé au semis de juillet.

2.4.3. Corrélation entre les variables étudiées

Pour le semis de juillet (Tableau 2-S2), DSFLO a été fortement et positivement corrélé à IN mais négativement à INL. DSFLO et IN ont été positivement corrélés aux DIAM, SDW, LDW et SCT. Cependant, seuls IN et INL, et non DSFLO, ont été positivement et significativement corrélés à PH. INL a été aussi négativement corrélé au DIAM et aux variables de production de sucre (HMAT, SCT, SCC et JP). De même, PH a été négativement corrélé à HMAT et SCC. SCC a été fortement corrélée au Brix et à HMAT, d'autant plus que son estimation dépendait des deux variables. Il est intéressant de noter que PDW a été négativement corrélé à DSFLO mais positivement à PH. GLMAT n'a été significativement corrélé qu'à SDW.

Pour le semis d'août, les corrélations que nous avons observées entre DSFLO et IN et la plupart des variables liées à la taille de la plante, à la biomasse (DW) et à la production du sucre lors du semis de juillet ne sont plus significatives (Tableau 2-S3). Ceci suggère un fort impact de la réponse à la PP et de la durée de la phase végétative sur chaque type de caractère de base en lien avec les productions obtenues.

Tableau 2-S2. Corrélation entre les variables mesurées sur la population des 88 accessions étudiées pour le semis de Juillet. La définition des variables est présentée dans le Tableau 2-1.

Variables	DSFLO	PH	DIAM	IN	INL	BMAT	HMAT	SCT	SCC	JW	JP	SDW	PDW	LDW
PH	0,118													
DIAM	0,440***	0,159												
IN	0,822***	0,276**	0,683***											
INL	-0,414***	0,763***	-0,283**	-0,385***										
BMAT	0,115	0,059	0,190	0,133	0,008									
HMAT	0,112	-0,575	0,177	0,038	-0,579***	-0,024								
SCT	0,386***	0,101	0,711***	0,561***	-0,254*	0,473***	0,337**							
SCC	0,125	-0,325	0,143	0,049	-0,322**	0,543***	0,658***	0,512***						
JW	0,218*	-0,216*	0,284**	0,212*	-0,320**	0,285**	0,376***	0,537***	0,475***					
JP	0,040	-0,351***	0,050	-0,030	-0,308**	0,223*	0,369***	0,186	0,314**	0,814***				
SDW	0,424***	0,390***	0,794***	0,671***	-0,073	0,204*	-0,026	0,765***	0,023	0,366**	0,030			
PDW	-0,358***	0,457***	0,191	-0,114	0,503***	-0,114	-0,261**	0,005	-0,331**	-0,310**	-0,320**	0,268**		
LDW	0,569***	0,010	0,788***	0,679***	-0,437***	0,217*	0,210*	0,580***	0,156	0,337**	0,149	0,708***	0,031	
GLMAT	0,270**	0,176	0,227*	0,250*	0,010	-0,015	0,075	0,172	-0,052	0,072	0,049	0,347***	0,097	0,404***

* P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001

Tableau 2-S3. Corrélation entre les variables mesurées sur la population des 88 accessions étudiées pour le semis d'aout. La définition des variables est présentée dans le Tableau 2-1.

	DSFLO	PH	DIAM	IN	INL	BMAT	HMAT	SCT	SCC	SDW	PDW
PH	-0,128										
DIAM	-0,099	0,448***									
IN	0,020	0,225*	0,356**								
INL	-0,086	0,568***	0,097	-0,598***							
BMAT	0,013	0,081	0,040	-0,239*	0,265*						
HMAT	-0,138	-0,346**	0,072	0,203	-0,386***	-0,033					
SCT	-0,029	0,232	0,385***	0,506***	-0,129	0,187	0,430***				
SCC	0,048	-0,329**	0,045	0,093	-0,292**	0,358**	0,744***	0,517***			
SDW	-0,220*	0,478***	0,429***	0,487***	0,056	0,060	0,166	0,639***	0,086		
PDW	-0,066	0,548***	0,394***	-0,083	0,483***	0,436***	-0,122	0,217	-0,015	0,412***	
LDW	-0,026	0,126	0,230*	0,319**	-0,134	0,010	0,019	0,239*	0,019	0,308**	0,141

* P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001

2.4.4. Structure de la variation phénotypique

La classification hiérarchique ascendante (HAC) basée sur les données du semis de juillet regroupe les 88 cultivars en trois groupes selon les 18 variables énumérées dans le Tableau 2-S4. L'appartenance des accessions aux groupes issus de l'analyse factorielle discriminante est aussi précisée dans le Tableau 2-2.

Le groupe I contient 37 accessions dominées par des guinea (84%), provenant du Sénégal notamment du Bassin Arachidier, de la Vallée du fleuve Sénégal, du Sénégal Oriental et de la Haute Casamance. Ils proviennent aussi du Mali et du Burkina Faso. Ce groupe comprend des accessions de sensibilité moyenne à la PP caractérisées par des plantes de grande taille dont les entre-nœuds sont longs mais de faible diamètre. Ce groupe est également caractérisé par de faibles SDW, LDW et SCC, mais de grand PDW. Il comprend le témoin CSM-63.

Le groupe II comporte 15 accessions dont 73% sont des guinea, 13% des caudatum et 13% des races intermédiaires. Ces accessions proviennent principalement du Sud Sénégal (principalement de Haute Casamance et du Sénégal Oriental) et le Mali. Ce groupe comporte des accessions tardives et très photosensibles. Il comporte les plants les plus longs de taille et d'entre-nœuds. Il présente une SCT élevée, une SCC et un JW moyens mais les meilleures performances pour PDW, SDW et LDW.

Le groupe III contient 36 accessions dont 47% sont des durra, 17% des caudatum, 16% des guinea, 3% des bicolor et 19% des races intermédiaires. Ces accessions proviennent en majorité du Sénégal (Vallée du fleuve Sénégal, Bassin Arachidier, Basse-Casamance et Sénégal Oriental). Comparé aux autres groupes, il comporte des cultivars de taille courte mais de grand diamètre de tige. Il est aussi caractérisé par de moyens SDW et LDW mais de faible PDW. Cependant, il présente les meilleures SCT et SCC, dû à son BMAT et son HMAT qui sont très élevés. Les témoins sucrés 104GRD (caudatum, Kenya), F221 (bicolor, Mali) et IS23566 (guinea-caudatum, Ethiopie) appartiennent à ce groupe III.

Les accessions des races *Guinea margaritiferum* et caudatum sont distribuées dans tous les trois groupes alors que les autres accessions des guinea sont beaucoup plus présentes dans les groupes I et II. En dehors d'une seule accession, toutes les autres accessions des durra ont été retrouvées dans le groupe III. Au sein des durra, les accessions ne se sont pas différemment comportées qu'elles proviennent d'un système de culture pluvial ou de décrue.

L'analyse factorielle discriminante (FDA) a été réalisée pour identifier les caractères qui discriminent le mieux les trois groupes à travers le test du Lambda de Wilk. Des 18 variables

précédemment testées par la HAC, dix se sont révélées plus discriminantes. On a dans l'ordre décroissant: SDW, IN, SCC, PH, INL, LDW, DIAM, SCT, JW et HMAT (Tableau 2-S5). L'axe F1 expliquant 86% de la variabilité globale, il est corrélé à SCC, PH, JW, INL, HMAT et JW. L'axe F2 n'explique que 14% de la variabilité globale. Cet axe est principalement corrélé avec IN, SDW, DIAM, LDW et SCT. La Fig.2-1 présente les trois groupes identifiés suivant F1 et F2, qui a largement confirmé le regroupement obtenue par HAC (sauf pour 6 accessions).

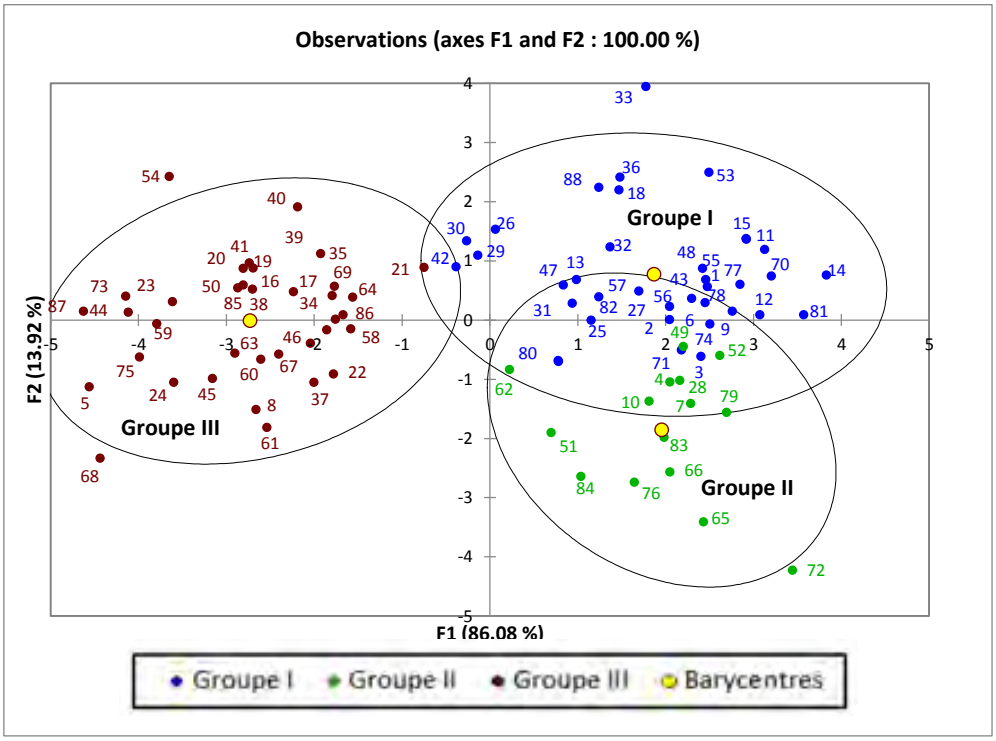


Fig.2-1. Analyse factorielle discriminante de la population d'étude tenant compte du semis de juillet

Tableau 2-S4. Les trois groupes issus de la classification hiérarchique basée sur la distance Euclidienne. La définition des variables est présentée dans le Tableau 2-1.

	Groupe I (37 accessions)	Groupe II (15 accessions)	Groupe III (36 accessions)
Phénologie			
KP	0,5±0,18a	0,67±0,19b	0,46±0,25a
DSFLO	81±6a	93±11b	86±11b
Morphologie			
PH	329,1±37b	374±32,1c	275,7±38a
DIAM	14,3±1,4a	17,2±1,6b	16,3±2,1b
IN	12,7±1,4a	15,7±1,6c	13,9±2,1b
INL	21,6±2,3b	20,3±2,4b	17±2,8a
SDW	92,7±24,4a	170±39,6c	126,4±51,4b
LDW	24,8±9,8a	41,4±9,4b	36,9±12,8b
GLFLO	6,5±1,3a	7,1±1a	6,9±1,3a
GLMAT	1,4±0,9a	2,0±1,1a	1,7±1a
Production de sucre			
BFLO	13,7±1,5b	12,4±1,8a	13,2±1,7ab
BMAT	15,2±2,9a	14,9±2,5a	16,6±2,4a
SCT	17,4±6,9a	33,8±11,7b	36,7±16,4b
SCC	184,4±54,7a	183,7±24,7a	281,1±51b
HMAT	57,0±4,7a	58,8±3,7a	63,7±6,0b
JW	23,7±17,5a	41,8±23,2a	64,9±39,1b
JP	0,1±0,08a	0,1±0,05a	0,18±0,12b
Production de grain			
PDW	30,5±10,7b	34,5±18,8b	23,3±8,6a

Pour chaque variable, les moyennes des groupes suivies de différentes lettres sont statistiquement significatives ($P < 0,05$).

Tableau 2-S5. Les variables les plus discriminantes de la population d'étude. La définition des variables est présentée dans le Tableau 2-1.

Variables	Wilks (Lambda)	F	P-value
PH	0,496	43,246	< 0,0001
SCC	0,512	40,462	< 0,0001
INL	0,582	30,472	< 0,0001
SCT	0,632	24,757	< 0,0001
SDW	0,676	20,350	< 0,0001
JW	0,693	18,831	< 0,0001
IN	0,714	17,035	< 0,0001
LDW	0,721	16,422	< 0,0001
HMAT	0,722	16,378	< 0,0001
DIAM	0,766	12,956	< 0,0001

2.4.5. Identification des accessions d'intérêt pour le multi-usage

L'indice d'aptitude pour le multi-usage (IAM) a été calculé pour affiner l'identification des accessions montrant le meilleur compromis entre la production de grain, de sucre et de fourrage. Se basant sur les rendements de production pour les usages uniques et l'IAM, les 20% meilleures accessions pour l'application multi-usage de chaque date de semis, ont été présentées dans le Tableau 2-4. Très peu d'accessions font partie des 20% plus performantes pour les deux dates de semis pour un caractère de production donné, on peut noter : A78 pour le grain, A44 et A76 pour le sucre de la tige, A8 et A76 pour le fourrage, et A8, A45 et A67 pour le multi-usage. Pour le semis de juillet, quelques accessions ont montré une bonne capacité double-usage, en combinant soit un bon rendement grain et sucre (A10 et A37), soit un bon rendement grain et fourrage (A65) ou un bon rendement sucre et fourrage (A5 et A8). Une aptitude multi-usage a été notée pour A10, A61 et A72. Pour le semis d'août, les accessions montrant une aptitude double-usage sont A15 et A74 pour le grain et le sucre ; A42 et A78 pour le grain et le fourrage ; et A45 et A46 pour le sucre et le fourrage. Toujours pour le semis d'août, les accessions A13, A19 et A46 ont montré une aptitude multi-usage. La plupart de ces meilleures accessions ont eu des rendements largement supérieurs à ceux des cultivars témoins. Selon la classification de la FDA, les groupes I et II ont respectivement contribué à 20% et 50% des meilleures accessions pour la production de grains. Les groupes II et III ont contribué chacun à 33% de l'ensemble de meilleures accessions pour la production de sucre. Enfin, les meilleures accessions pour le fourrage et le multi-usage ont toutes deux été constituées à 50% par le groupe II et 22% par le groupe III.

Tableau 2-4. Les 20% meilleurs du panel des 84 accessions, pour les productions uniques (grain: PDW (g), sucre: SCT (g) et JW (en g), et fourrage: LDW (g)) et pour le multi-usage (synthétisé en IAM, Indice d'Aptitude pour le Multi-usage), pour les semis de juillet et août. Les acronymes sont définis dans le Tableau 2-1. Les meilleures accessions sont comparées aux 4 cultivars témoins de l'étude (n°85 à 88). Les accessions soulignées sont à la fois parmi les 20% meilleurs des productions uniques et pour le multi-usage (pour une date de semis donnée).

Meilleurs pour le grain				Meilleurs pour le sucre				Meilleurs pour le fourrage			
Juillet		Août		Juillet		Août		Juillet		Août	
Accession	PDW	Accession	PDW	Accession	SCT	Accession	SCT	Accession	LDW	Accession	LDW
72	70,4	82	48,7	68	86,2	63	32,4	67	69,5	45	59,8
65	67,4	43	47,3	8	72,4	46	26,8	57	61,3	42	34,2
4	52,9	74	41,3	24	66,0	69	24,3	65	60,2	6	31,5
11	49,5	13	40,6	5	63,2	9	23,1	58	59,7	46	31,2
78	48,6	41	38,0	72	59,1	45	23,0	5	56,9	76	29,7
7	46,9	57	37,1	10	51,1	6	21,0	72	55,3	32	29,5
10	45,8	67	35,6	60	50,9	76	20,6	60	55,1	17	29,4
71	45,2	15	35,2	76	47,0	13	20,2	8	54,1	69	29,0
52	42,3	75	35,0	59	46,7	19	20,2	80	51,1	78	28,9
26	42,0	70	33,7	23	46,4	17	20,0	76	50,6	8	28,8
9	40,3	46	33,4	67	46,3	74	19,4	61	48,8	34	28,3
47	39,6	78	33,1	37	44,8	65	18,4	10	48,6	81	28,0
25	39,4	80	32,8	44	43,8	15	17,5	51	46,4	11	27,3
3	38,7	42	32,4	16	43,6	21	16,7	59	46,0	13	26,8
37	38,2	19	32,3	84	42,6	44	16,7	84	44,9	19	26,5
61	38,0	73	32,2	61	40,6	36	16,7	22	43,9	36	25,5

Multi-usage

Juillet						Août				
Accession	PDW	SCT	JW	LDW	IAM_J	Accession	PDW	SCT	LDW	IAM_A
72	70,4	59,1	7,0	55,3	5,10	45	30,1	23,0	59,8	11,69
65	67,4	22,2	25,5	60,2	4,76	46	33,4	26,8	31,2	9,90
45	37,4	37,2	138,6	32,0	2,19	13	40,6	20,2	26,8	9,26
8	30,9	72,4	117,7	54,1	2,17	82	48,7	12,5	24,4	8,82
24	26,1	66,0	145,7	43,6	1,61	74	41,3	19,4	20,9	8,33
5	25,1	63,2	122,9	56,9	1,02	43	47,3	11,2	18,6	7,03
10	45,8	51,1	44,3	48,6	0,55	19	32,3	20,2	26,5	6,50
4	52,9	26,7	45,3	32,3	0,36	15	35,2	17,5	25,4	6,33
37	38,2	44,8	64,0	40,2	-0,99	76	28,0	20,6	29,7	5,73
61	38,0	40,6	50,3	48,8	-1,28	67	35,6	16,4	20,8	5,39
68	29,8	86,2	63,7	42,3	-1,69	6	25,5	21,0	31,5	5,34
7	46,9	27,2	18,2	37,2	-2,25	78	33,1	14,8	28,9	5,21
11	49,5	15,5	33,0	21,8	-2,30	42	32,4	11,7	34,2	4,66
67	19,4	46,3	73,1	69,5	-2,70	8	31,6	14,5	28,8	4,63
52	42,3	28,8	26,1	39,2	-2,70	36	29,6	16,7	25,5	4,24
22	29,1	36,5	69,4	43,9	-2,84	63	13,7	32,4	22,3	4,16
Témoins										
85	17,2	32,7	18,1	32,8	-9,59	85	24,9	16,9	22,2	2,31
86	22,5	31,2	145,1	24,5	-1,77	86	6,8	10,9	21,0	-5,89
87	22,8	32,5	88,6	55,2	-2,51	87	23,5	9,6	19,2	-1,17
88	40,7	17,2	8,6	23,3	-5,65	88	33,2	12,8	21.9	3,50

2.5. Discussion

La présente étude visait à explorer la variabilité phénotypique au sein des variétés traditionnelles de sorgho du Sénégal pour des caractères d'intérêt potentiel pour le fourrage, le sucre et la production en grains dans des environnements de culture à fortes contraintes hydriques et leurs réponses à la date de semis. La sensibilité à la photopériode, le rendement en grain et en fourrage et les caractères liés à la morphologie de la tige, sa sucrosité et sa jutosité ont été évalués à deux dates de semis afin d'identifier les accessions présentant une combinaison de caractères d'intérêt pour un usage unique, double ou multiple. L'originalité de cette étude réside dans le fait (1) qu'elle a porté sur des accessions d'Afrique de l'Ouest non encore étudiées pour leur caractère sucré, notamment des sorghos de décrue et (2) qu'elle a permis de faire ressortir de cette diversité, des caractères d'intérêt pouvant être génétiquement et physiologiquement étudiés pour la mise en œuvre des programmes de sélection sur sorgho multi-usage dédiés aux conditions de culture de l'Afrique de l'Ouest.

2.5.1. Avantage du semis précoce dans l'optimisation des performances multi-usages du sorgho sucré photopériodique

Un effet significatif de la date de semis a été noté sur les variables morphologiques, aboutissant à une augmentation en hauteur et en diamètre de la tige lors du semis de juillet, indépendamment du niveau de photosensibilité des cultivars. A l'inverse, le semis tardif a négativement affecté la biomasse de la tige et de la feuille. La teneur en sucre (SCT) a été réduite du fait de la matière sèche et de l'humidité de la tige qui constituent ensemble un réservoir pour le sucre. Le rendement en grains a également été réduit par un semi tardif, mais dans une moindre proportion (17% *vs.* 57% pour la réduction de SCT). Des résultats similaires ont été obtenus par Almodares and Darany (2006), Voigt et al. (2008), Abd El-Razek et Besheit (2009), Erickson et al. (2011) et Reddi et al. (2013); pointant du doigt l'effet bénéfique d'un semis précoce sur les performances du sorgho sucré en termes de biomasse, de sucre et/ou de production de grains dans les environnements de culture chauds et secs de l'Asie, de l'Amérique et de l''Afrique. Des résultats similaires ont aussi été rapportés par Gutjahr et al. (2013b) dans leurs études au Mali. Cependant, il n'y a que sur le rendement en grains qu'ils n'avaient pas noté d'effet significatif de la date de semis, probablement voilé par les attaques d'oiseaux auxquelles leur expérimentation avait été confrontée. Dans la

présente étude, l'interaction GxS est significative pour toutes les variables étudiées. En particulier, l'étude a révélé que les accessions les plus photosensibles, ont été celles qui ont le plus réduit leur PH, SCC, SCT et PDW en semis tardif. Bien que Teetor et al. (2011) n'aient pas évalué des génotypes ayant diverses gammes de sensibilité à la PP, ils ont pu révéler la dépendance génotypique de l'effet de la date de semis sur les variables de production de sucre et donc sur le rendement estimé d'éthanol qui en découle.

De nos résultats et de ceux d'autres auteurs, il pourrait être conclu, qu'indépendamment de la zone de culture, du génotype et de la réponse à la photopériode, qu'un semis précoce est nécessaire pour améliorer l'aptitude multi-usage du sorgho (Gutjahr et al., 2013b; Olson et al., 2012). Trois accessions (A8, A45 et A67) ont été identifiées comme faisant partie des meilleures de l'étude présentant une aptitude multi-usage aux deux dates de semis. Toutefois, parmi elles, l'accession A45 n'a été parmi aucunes des meilleures identifiées pour des usages uniques du semis de juillet, suggérant ainsi un fort compromis entre les caractères désirés. Un cultivar multi-usage capable de maintenir des rendements élevés en sucre et en grains avec un semis tardif pourrait être d'intérêt dans les zones où le sorgho photopériodique est cultivé en deuxième position en saison pluvieuse après la récolte d'une culture de rente à cycle court, comme c'est le cas de l'arachide dans certaines régions du Sénégal et dans d'autres pays de l'Afrique de l'Ouest.

2.5.2. Hauteur de la plante : un caractère complexe pour la sélection pour le sucre

Dans cette étude, les accessions ayant montré les plus grandes performances pour la production de sucre étaient certes de grande taille, mais pas les plus grandes que nous avons pu observer. En effet, elles n'avaient pas les plus longues DSFLO et les plus longs entre-nœuds. Cependant, elles étaient constituées du plus grand nombre d'entre-nœuds. Ceci explique pourquoi la PH et INL étaient négativement correlées à la SCT dans cette étude. Ceci ne corrobore pas les résultats de Kawahigashi et al. (2013) et Zou et al. (2011) qui ont rapporté une corrélation positive entre la hauteur de la plante et la teneur en sucre. Plusieurs études ont mis en évidence la taille de la plante (hauteur et diamètre) comme étant systématiquement bénéfique pour la production de sucre et ont suggéré prendre avantage de la sensibilité à la photopériode, avec un semis précoce, pour aboutir à des plantes de grande taille produisant plus de biomasse et de sucre (Gutjahr et al., 2013b; Olson et al., 2012). La présente étude ne peut entièrement confirmer cette relation, probablement en raison de la diversité étudiée: les accessions étudiées étaient généralement de grande taille et dédiées à la

production de grains. Il n'y a donc pas de doute que la hauteur de la plante soit en général l'un des caractères essentiels dont l'amélioration permette d'optimiser la production de sucre comme l'ont montré nombre d'auteurs. Ce caractère est hautement héritable comme le confirme les résultats présentés dans le Tableau 2-2. En conséquence, la collection étudiée pourrait être une bonne source de géniteurs pour des programmes de sélection dédiés à l'amélioration de la hauteur des plantes. Cependant, une attention soutenue devrait être portée sur les corrélations obtenues entre la jutosité (JP), la SCT et la taille des entre-nœuds (négative avec INL, positive avec DIAM, Tableau 2-S3). Il serait aussi intéressant de creuser davantage les relations entre la taille des entrenœuds, l'anatomie de leurs tissus et leur jutosité. Cela est d'autant plus justifié que les génotypes de grande taille sont généralement sensibles à la verse (Salas Fernandez et al., 2009), comme c'est le cas de certaines accessions de cette étude. Il serait donc intéressant d'orienter la sélection vers des génotypes plus résistants à la verse.

2.5.3. Exploiter la diversité du Sénégal pour la sélection du sorgho multi-usage

La grande diversité phénotypique observée dans la présente étude a permis de classer les 88 cultivars en trois groupes contrastés au regard des caractères phénologiques et agro-morphologiques. En rapport avec leur performance, le groupe I était plus approprié pour la production de grains, le groupe II pour l'application multi-usage et le groupe III pour la production de sucre. Ce dernier groupe est constitué majoritairement d'accessions appartenant aux races durra, caudatum et de leurs types intermédiaires. Au Niger, Bezançon et al. (2009) ont révélé la présence de plusieurs variétés traditionnelles sucrées au sein des bicolor. Ce que Harlan and de Wet (1972) avaient rapporté quelques années plus tôt sur une autre collection. Nebie et al. (2013) ayant évalué 117 accessions sucrées locales du Burkina Faso, principalement bicolor, caudatum et durra, ont trouvé plus de 75% d'accessions juteuses avec une moyenne de plus de 16% de Brix, confirmant que les génotypes sucrés pourraient être trouvés notamment au sein de ces groupes. Cependant, cette étude suggère de prêter également attention lors des prospections à la race guinea au sein de laquelle pourrait provenir des génotypes sucrés.

La production de sucre, de grains et de biomasse était corrélée à certaines composantes morphologiques ou à certaines variables phénologiques (en exemple, le nombre et la longueur des entre-nœuds, le diamètre et la DSFLO), pour lesquels l'héritabilité était moyenne à élevée (Tableau 2-2). Ces caractères pourraient donc être d'intérêt en

amélioration génétique du sorgho. Ces résultats corroborent ceux de Murray et al. (2008), Shiringani et al. (2010) et Zou et al. (2011) qui ont aussi trouvé une héritabilité élevée pour les variables sous-jacentes à la production de biomasse et de sucre. La sélection des caractères de forte production de biomasse et de sucre doit être menée à travers la sélection d'une combinaison de ces caractères comme en partie rapporté par Codesido et al. (2013) qui ont pointé du doigt la hauteur de la plante, le nombre d'entrenœuds et la concentration en sucre comme caractères d'intérêt. Ceci confirme les résultats de Gutjahr et al. (2013b) qui ont rapporté des corrélations similaires sur un panel réduit d'accessions de l'Afrique de l'Ouest.

2.6. Conclusion

Cette étude a porté sur une collection de 84 accessions de sorgho provenant de l'Afrique notamment du Sénégal. Un groupe d'accessions et une combinaison de caractères d'intérêt pour le multi-usage ont été mis en exergue en rapport avec les conditions de culture locales, particulièrement la pratique d'un semis précoce avec les génotypes photosensibles. La hauteur de la plante a contribué à la biomasse de la tige, sans pour autant contribuer à la production de sucre. Ceci pourrait être expliqué par la corrélation négative entre la jutosité et la hauteur de la plante, et aussi la corrélation négative entre la jutosité de la tige et la longueur des entre-nœuds sucrés.

D'autres études sont nécessaires pour comprendre comment combiner la hauteur de la plante, la morphologie et l'anatomie des entre-nœuds favorables pour une meilleure sucrosité et jutosité de la tige. En outre, la hauteur de la plante était liée à un poids panicule élevé, ce qui constitue un atout pour le multi-usage. Parmi les accessions étudiées, celles qui présentent plus d'intérêt pour le multi-usage étaient les durra, les caudatum et leurs types intermédiaires. Toutefois, une attention doit être accordée à la race guinea au sein de laquelle, certaines accessions ont montré dans une certaine mesure une bonne capacité de production de sucre. Une très faible variabilité a été observée en ce qui concerne l'expression du *stay-green*. D'autres études pourraient donc être menées pour élucider le rôle que le *stay-green* pourrait jouer dans l'augmentation et la stabilisation des rendements de production notamment dans des environnements en proie à des sécheresses en fin de cycle comme c'est le cas en Afrique de l'Ouest.

Chapitre 3

Effet de la dynamique de la surface foliaire sur l'élaboration des rendements en sucre et grain du sorgho en fonction de la date de semis et du statut hydrique post-floral.

Ce chapitre a fait l'objet de publication.

Le poster est reproduit en annexe 3.

Article de journal:

Tovignan, T.K., Fonceka, D., Ndoye, I., Cisse, N., Luquet, D. The benefit of leaf area dynamics to stem sugar and grain productions in photoperiodic sorghum depends on sowing date and post-flowering water status (accepté dans *Field Crops Research* et sous revision).

Poster:

Tovignan, T.K., Fonceka, D., Ndoye, I., Cisse, N., Luquet, D. 2015. Impact of green leaf area dynamics on stem sugar production in sorghum: sowing date and post-flowering water status influence, DROPS – EUCARPIA Conference, Recent progress in drought tolerance from genetics to modelling, 8-9 June, Le Corum, Montpellier, FR.

3.1. Résumé

La production combinée de grains et de sucre chez le sorgho implique une efficiente acquisition du carbone par les feuilles (source) et l'allocation des ressources vers des puits productifs notamment la tige et la panicule. La sensibilité à la photopériode, régulant la phénologie et la croissance, pourrait être un régulateur clé dans cette relation source-puits lorsqu'elle est cruciale pour l'adaptation à la sécheresse. Cette étude visait à évaluer la contribution de la surface foliaire (PLA) et de la croissance de la tige à la production de grain et de sucre chez le sorgho sucré photopériodique en fonction de la date de semis et du statut hydrique post-floral. Douze accessions ouest-africaines de sorgho ont étudiées au champ au Sénégal pendant deux saisons pluvieuses consécutives, comparant deux dates de semis et deux régimes hydriques post-floraux (irrigué et non-irrigué). La croissance et le développement des plantes ont été mesurés chaque semaine jusqu'à floraison. La taille des organes et la biomasse, la jutosité et la sucrosité de la tige ont été caractérisées aux stades floraison et maturité. A la floraison, le semis précoce a accru la surface foliaire de la plante, la matière sèche de la tige et la teneur en sucre. La surface foliaire exprimée par unité de matière sèche de la tige était positivement corrélée à la sucrosité de la tige, suggérant un ratio source vers puits pré-floral de carbone élevé favorable à une précoce accumulation de sucre. Globalement, la date de semis a beaucoup plus impacté la production de sucre et de grain que le déficit hydrique post-floral. Aucune compétition entre le remplissage des grains et l'accumulation de sucre n'a été soulignée. Cependant, sous déficit hydrique post-floral, le maintien de la double production était plus remarquable chez les accessions les plus *stay green*. La double production de sucre et de grain chez le sorgho sucré photopériodique en réponse à la date de semis et au régime hydrique post-floral est régulée par le puits tandis que la dynamique de la source (PLA) peut accroître l'accumulation du sucre et son maintien sous déficit hydrique post-floral. Ces résultats apportent plus de précision sur les caractères à considérer dans la sélection des idéotypes double-usage dédiés aux environnements à fortes contraintes hydriques.

Mots clés: Sorgho sucré, Photopériodisme, Phénologie, Stress hydrique post-floral, *Stay-green*, Double- usage.

3.3. Introduction

Le sorgho est une importante céréale des zones arides et semi-arides en Afrique de l'Ouest où il est utilisé dans l'alimentation humaine et animale (Belton and Taylor, 2004). Sa sensibilité à la photopériode favorise son adaptation aux différents environnements de culture dans cette zone (Sanon et al., 2014). Il gagne de plus en plus en importance en raison de sa capacité à assurer plusieurs productions (grain, biomasse de la tige et des feuilles et le jus sucré de la tige) pour des usages industriels au parmi desquels le bio-éthanol, les bio-produits, la bière et l'élevage industriel (Prakasham et al., 2014).

L'amélioration du sorgho pour une production combinée de sucre et de grains pour les environnements sujets à la sécheresse en Afrique de l'Ouest implique l'identification des composantes clés du rendement de production et des caractères adaptatifs et la compréhension les relations qui existent entre ces derniers. La maximisation ou l'optimisation de la production combinée de sucre et de grains nécessite d'associer une acquisition efficiente des ressources en carbone le long du cycle de la plante en se focalisant sur l'expansion de la surface foliaire, l'efficience de la photosynthèse et son maintien à travers le *stay green* (Borrell et al., 2000b; Khanna-Chopra, 1982; Okiyo et al., 2010). Cela nécessite aussi d'associer une activité efficiente des puits productifs et leur dimensionnement, à savoir, la taille de la panicule et son remplissage, le réservoir de sucre tel que défini par le poids sec de la tige, la jutosité et la sucrosité (Massacci et al., 1996).

L'accumulation du sucre dans la tige de sorgho est déterminée à l'échelle de l'entrenœud. Ce dernier débute l'accumulation du sucre une fois son allongement terminé, à un rythme variable dépendant du génotype et de l'environnement de culture (Gutjahr et al., 2013a). A cet égard, l'accumulation de sucre dans la tige de sorgho dépend de la phénologie qui détermine i) le nombre d'entrenœuds allongés, avant la floraison, i.e. le réservoir disponible pour accumuler du sucre et ii) le temps disponible pour le remplir. En conséquence, la production de sucre peut déjà atteindre son maximum avant la floraison pour des génotypes photosensibles à long cycle en cas de semis précoce en conditions hydriques non limitantes (Gutjahr et al., 2013b). Pour les génotypes à cycle court et/ou dépendant des conditions de culture, l'accumulation du sucre peut être continue et se dérouler principalement entre la floraison et la maturité physiologique (Tovignan et al., 2015; Zhao et al., 2009).

En affectant l'élongation des entrenœuds, la sénescence des feuilles et l'assimilation du carbone, la sécheresse peut avoir un impact négatif sur l'accumulation de sucre à degré variable dépendant du stade de développement de la plante et de la durée du stress au cours du

cycle de la plante (Almodares et al., 2013). Dans un contexte où l'accumulation de sucre se déroule principalement après la floraison, le stress hydrique post-floral pourrait affecter la production de sucre, en raison de la compétition entre cette dernière et le remplissage des grains.

Des réponses agronomiques ont été suggérées pour minimiser le risque du stress post-floral, à travers la diminution de la demande en eau avant floraison par exemple à travers la densité de semis (van Oosterom et al., 2011) ou en maximisant la production de sucre et de jus à travers l'apport d'azote (Holou et Stevens, 2012). Néanmoins, le risque du stress hydrique post-floral en Afrique de l'Ouest est énorme et constitue un défi à relever pour répondre aux attentes futures en termes de production combinée de sucre et de grain dû à un accès limité en eau et en fertilisants (Comas et al., 2012).

Dans ce contexte agronomique, il est attendu des sélectionneurs des génotypes capables d'accumuler de forte quantité de sucre dans la tige jusqu'à floraison et capables de maintenir une large surface foliaire après floraison (l'aptitude au *stay green*). Ce dernier devrait assurer l'assimilation du carbone pendant le remplissage des grains tout en maintenant voire augmentant la jutosité et la sucrosité des tiges (Borrell et al., 2000a). Cependant, bien que le *stay green* a été largement étudié en rapport à son intérêt pour la production de grain (Borrell et al., 2014; Thomas et Howarth, 2000; Tolk et al., 2013) ou du sucre (Harris et al., 2007; Kassahun et al., 2010), sa contribution à la double production sucre et grain a été très peu abordée chez le sorgho sucré photopériodique. Par rapport au sorgho grain, Blum et al. (1997) ont rapporté qu'une grande quantité d'hydrate de carbone a été remobilisé à partir de la tige pour le remplissage des grains lorsque l'activité photosynthétique est affectée par le déficit hydrique. Cette remobilisation sous déficit hydrique post-floral a été confirmée par Beheshti et Behboodi (2010) qui ont rapporté cependant, que le rendement en grain est resté réduit sous conditions de déficit hydrique comparées aux conditions hydriques optimales. Ces auteurs ont suggéré que l'aptitude à la remobilisation des hydrates de carbone constitue un caractère clé pour améliorer le rendement du sorgho grains dans des environnements sujets à la sécheresse. Kouressy et al. (2008) trouvent, en ce qui concerne les accessions ouest-africaines de sorgho, que le *stay green* n'est pas suffisant pour assurer le remplissage des grains sous conditions de déficit hydrique post-floral parce que le remplissage des grains est beaucoup plus dépendant du puits que de la source pour ce type de matériel génétique et en conséquence, la compétition avec l'accumulation des hydrates de carbone dans la tige est faible. En revanche, Borrell et al. (2000b) ont trouvé sous conditions de déficit hydrique post-floral que le *stay green* de certains

hybrides était positivement corrélé non seulement au bon rendement en grains mais aussi à une forte accumulation de la biomasse de la tige après floraison comparés aux hybrides très sénescents.

La présente étude vise à analyser dans quelle mesure la dynamique de la surface foliaire peut contribuer à la production combinée de sucre et de grains chez les génotypes photosensibles de sorgho en fonction de la date de semis et la disponibilité en eau du sol après floraison. Pour ce faire, douze accessions traditionnelles africaines de sorgho et des cultivars de référence de photosensibilité variable et de *stay green* ont été étudiées avec deux dates de semis et deux régimes hydriques post-floraux au champ au Sénégal en deux années consécutives. Les résultats sont discutés dans l'optique d'identifier les caractères morphologiques ou variables de développement végétatif optimisant la production du sucre de la tige pour des génotypes de sorgho sucré, double usage destinés à l'Afrique de l'Ouest.

3.4. Matériel et méthodes

3.4.1. Matériel végétal

Les douze accessions africaines de sorgho sucré étudiées sont présentées dans le Tableau 3-1. Ce panel a été choisi parmi 143 cultivars testés à travers des essais préliminaires pendant la saison pluvieuse en 2012 selon les critères suivants (partiellement présentés dans Tovignan et al. (2015)). Les accessions ont été sélectionnées tenant compte de celles qui ont une phénologie aussi similaire que possible de façon à synchroniser la date de floraison avec la fin de la saison des pluies et faciliter l'étude du stress hydrique post-floral. Cependant, elles diffèrent légèrement dans leur sensibilité à la photopériode (moyenne à élevée). Elles ont été choisies pour leur niveau élevé de production de sucre et/ou de grains mais avec une morphologie contrastée (nombre, diamètre et longueur des entrenœuds).

Tableau 3-1. Caractéristiques des accessions étudiées

N°	Nom	Origine	Race	Photosensibilité	Hauteur de la plante	Durée du cycle
SS1	FELLAH ROUGE 2	SN	D	élevée	grande	moyenne
SS2	SARAKOLE M'BILOR	SN	D	moyenne	grande	moyenne
SS3	FELLAH	SN	D	élevée	grande	moyenne
SS4	SEVIL YOUDOWA	SN	DB	élevée	grande	moyenne
SS5	NIENIKO	SN	G	élevée	grande	tardive
SS6	BASSI TIN	SN	G	élevée	grande	tardive
SS7	BF95-11/110	BF	B	moyenne	grande	moyenne
SS8	SARIASO 10	BF	GC	moyenne	moyenne	moyenne
SS9	TENEYA	MLI	CB	élevée	grande	tardive
SS10	GRD 1045(IS23536)	ETH	C	élevée	grande	moyenne
SS11	F221	MLI	B	élevée	grande	tardive
SS12	E36-1	ETH	C	moyenne	courte	moyenne

Hauteur de la plante: courte: < 2m; moyenne: de 2 à 3m; grande: > 3m

Coefficient de photopériodisme: moyen: Kp: 0,4 à 0,6 ; élevé: Kp de 0,6 à 1.

Durée du cycle: moyenne: de 70 à 110 jours; tardive > 110 jours

Race: B: Bicolor, C: Caudatum, D: Durra, G: Guinea, DB: Durra-Bicolor, CB: Caudatum-Bicolor, GC: Guinea-Caudatum

Origine: BF: Burkina-Faso, SN: Sénégal, ETH: Ethiopie, MLI: Mali

3.4.2. Conditions expérimentales, dispositif expérimental et suivi des expérimentations

Cette étude a été conduite durant la saison pluvieuse de 2013 et 2014 entre juillet et décembre à la station expérimentale du CNRA de Bambey au Sénégal (14°42'N, 16°28'W; 20 m d'altitude). Le climat de cette zone est du type soudano-sahélien avec une courte saison pluvieuse comprise entre mi-juin et mi-octobre avec une distribution mono-modale ayant son pic en août. Le cumul pluviométrique enregistré en 2013 était de 668,5mm contre 373,8mm en 2014, dû à l'installation tardive des premières pluies et à une pluviométrie faible enregistrée en 2014. La distribution de la pluviométrie, de la température moyenne, de l'humidité relative et du rayonnement global pour les deux années est représentée sur la Fig.3-1. Le cumul du temps thermique, du rayonnement et de l'apport d'eau est représenté sur la Fig.3-S1.

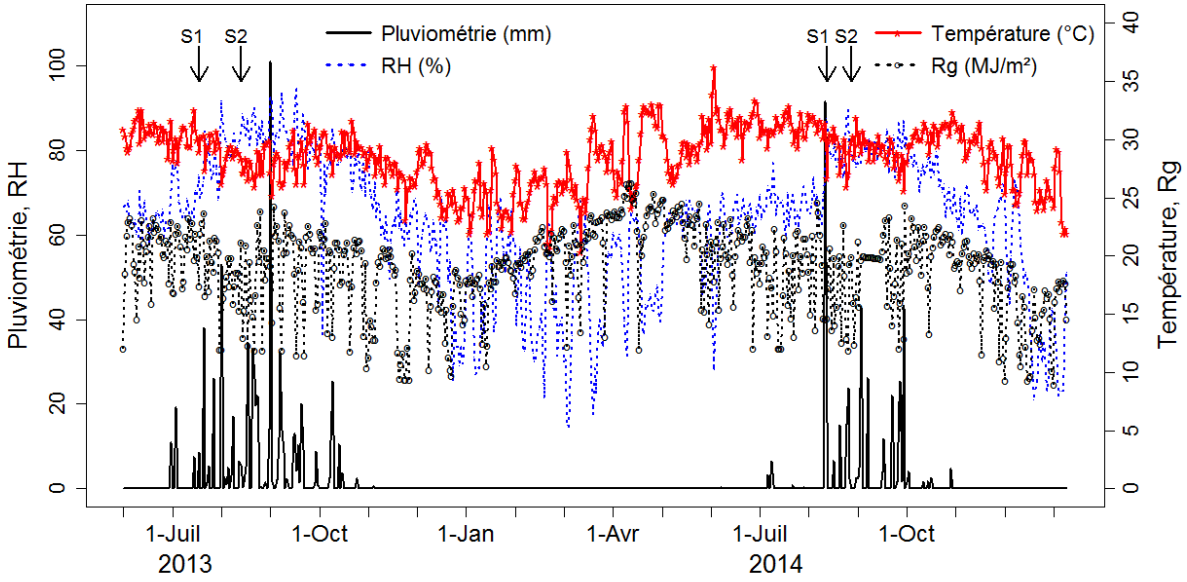


Fig.3-1. Conditions météorologiques journalières à la station de Bambey du 1er juin 2013 au 31 décembre 2014. La température moyenne, l'humidité relative moyenne (RH), le rayonnement global (Rg) et la pluviométrie journalière sont représentés. S1 et S2 représentent la première et la deuxième date de semis respectivement pour la saison pluvieuse de 2013 et 2014.

En 2013, le sol du site expérimental est sableux (86,3%), faiblement argileux (10,2%), faiblement limoneux (2,6%), contenant une faible matière organique (0,49%) et une faible teneur en azote (0,30‰) avec un pH légèrement basique (7,8). Le site expérimental a été changé en 2014. Cependant, les caractéristiques des sites des deux années étaient très proches. Le sol en 2014 était sableux (88,1%), faiblement argileux (7%), faiblement limoneux (2,33%), contenant une faible matière organique (0,61%) et d'azote (0,35‰) avec un pH légèrement basique (7,38).

Un dispositif (annexe 5) en split split plot avec trois répétitions a été utilisé pour étudier trois facteurs: régime hydrique (2), date de semis (2) et accession (12). En 2013, les deux dates de semis ont été séparées d'un mois (S1: 17 juillet et S2: 12 août) alors qu'en 2014, dû à un retard dans l'installation des pluies, juste deux semaines ont été laissées entre elles (S1: 6 août et S2: 21 août).

Au sein d'une parcelle élémentaire, trois lignes ont été représentées. Elles étaient longues de 5,4m et séparées entre elles de 0,8m, avec une distance de 0,4m entre poquets sur la ligne. Un espace de 1,5m a été laissé entre les parcelles adjacentes pour faciliter le déplacement. Les traitements stressés ont été séparés des irrigués de 15m pour prévenir un transfert involontaire

de l'eau d'irrigation vers les traitements stressés durant l'étude du stress hydrique post-floral. Environ 15 jours après la levée, les parcelles ont été démariées à trois plants par poquets. La fertilisation consistait à apporter 150 kg ha^{-1} de NPK (15-10-10) après le semis. Après le démariage, 50 kg ha^{-1} d'urée ont été appliqués et la même quantité a été apportée au cours de la phase végétative. Les mauvaises herbes ont été manuellement enlevées toutes les deux semaines à partir du semis.

L'étude du régime hydrique (D) a débuté à mi-octobre après la fin de la saison des pluies et à partir de la floraison. Avant la floraison, tous les traitements ont été irrigués avec 25mm d'eau par semaine en cas de pauses pluviométriques dépassant une semaine. Après la floraison, les traitements stressés (NIR) étaient laissés en dessèchement continu et les témoins étaient irrigués à raison de 25mm par semaine.

L'humidité du sol a été caractérisée au moyen du Diviner (Sentek Pty Ltd, Adelaide, SA) de la floraison à la maturité physiologique. Six tubes ont été positionnés au milieu de la ligne centrale (un tube par parcelle) du traitement stressé, considérant les deux dates de semis et les trois répétitions des deux accessions de référence : l'une de grande taille (SS6) et l'autre de taille courte (SS8), espérées consommées différemment l'eau du sol. Seuls deux tubes étaient positionnés dans le traitement irrigué (un à l'intérieur de la parcelle de SS6 et l'autre à l'intérieur de SS8). En conséquence, l'humidité du sol a été évaluée tous les 10cm au niveau du profil racinaire de 160cm de la surface du sol. Comme mentionné plus haut, les caractéristiques du sol étaient similaires entre les deux années, il peut être supposé qu'ils aient les points de flétrissement permanent et de capacité au champ similaires. Cependant, vu que les données sûres ne pouvaient être obtenues pour ces derniers, les mesures Diviner ont été utilisées seulement pour comparer les traitements hydriques, les accessions et les années en termes de mm d'eau disponible par m de sol pour un profil de 160cm (Fig.3-2AB). En 2014, cette mesure a été supportée par des mesures de potentiel hydrique foliaire de base prises à l'aube (avant l'apparition des premiers rayons du sol) en utilisant la chambre à pression de Scholander, tenant compte de trois feuilles d'un plant aléatoirement choisi sur la ligne centrale des mêmes parcelles pour les deux traitements NIR et IR (Fig.3-2CD). Ce choix méthodologique n'a pas permis d'accéder au niveau de stress vécu par chaque accession mais une indication de sa variabilité entre accessions et années.

Les températures minimum et maximum journalières ont été utilisées pour déterminer la température moyenne de l'air (Ta) et utilisant la température de base (Tb) considérée comme

égale à 10°C (Sanon et al., 2014), pour calculer le temps thermique (TT, °Cd, Fig.3-S1) cumulé depuis la levée (en cumulant la différence journalière entre Ta et Tb).

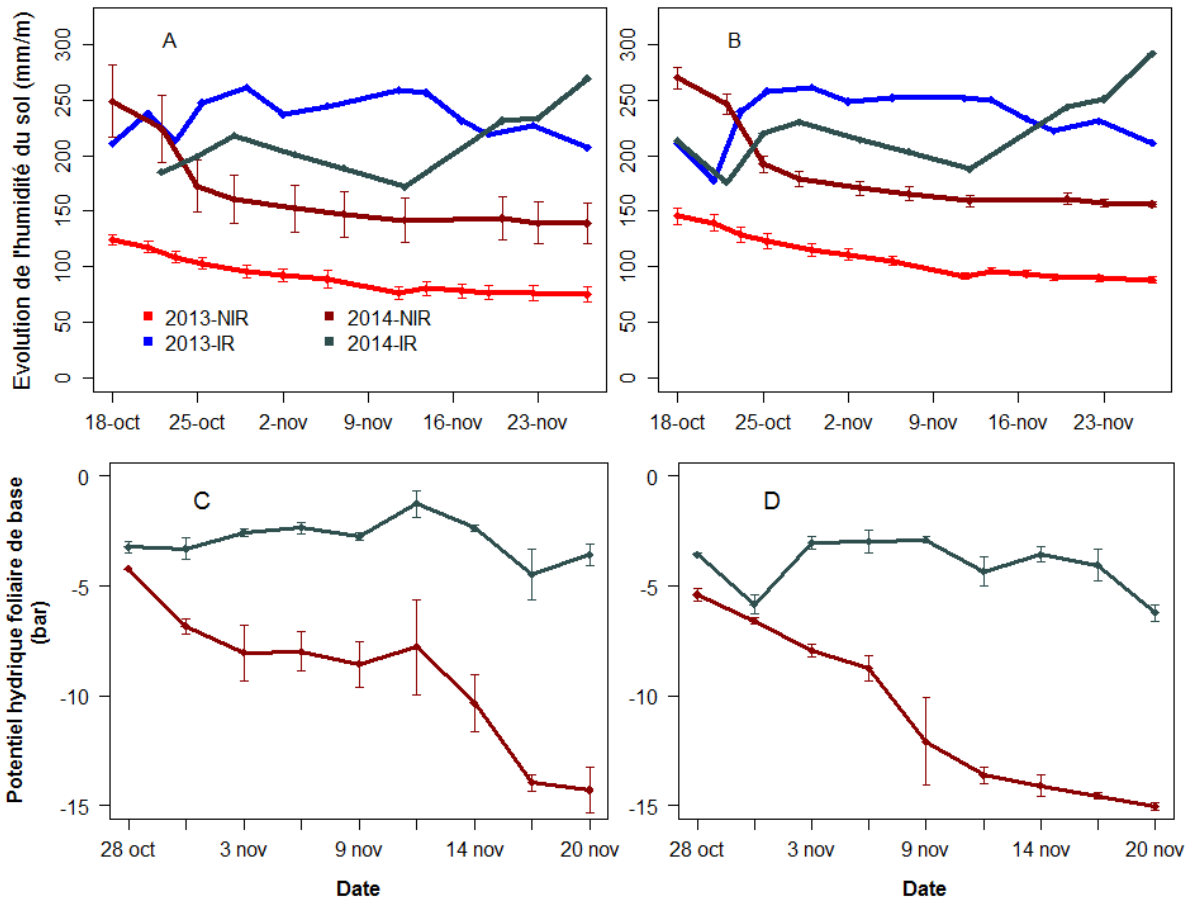


Fig.3-2. Teneur en eau du sol après floraison pour chaque traitement ((NIR: non irrigué, IR: irrigué) en 2013 et 2014 pour les accessions de référence SS6 (A) et SS8 (B) ; le potentiel hydrique foliaire de base a été mesuré durant l'étude du stress hydrique post-floral en 2014 pour SS6 (C) et SS8 (D). Les données présentées représentent des moyennes avec des erreurs standards.

3.4.3. Collecte de données

3.4.3.1. Phénologie, morphologie et estimation de la surface foliaire

Au sein de chaque parcelle, sur la ligne centrale ont été identifiés à la levée pour le suivi dynamique du développement et de la morphologie de la plante. Les talles étaient dénombrées chaque semaine mais vu que le tallage était faible, peu de talles ont survécu jusqu'à la fin de la phase végétative et les plants peuvent être considérés comme ayant une tige unique. De même, une fois par semaine, les feuilles apparues, ligulées et vertes (GLN) ont été

dénombrées sur la tige principale. Ceci a permis de calculer le rythme d'apparition des feuilles ou le rythme de développement (DR, °C j^{-1}) jusqu'au rang de la feuille drapeau (FL). Le DR était calculé comme étant la pente de la régression (bi)linéaire entre le cumul du temps thermique et le nombre de feuilles apparues, pour chaque parcelle considérant ensemble les données de 4 plants (voir exemple sur la Fig.3-S2). Pour ce faire, la régression linéaire par morceaux a été appliquée en utilisant le package Segmented de R ((Muggeo, 2008) pour détecter le point de cassure à partir duquel le rythme de développement change. Si c'est le cas, DR2, i.e. la pente de la seconde phase d'apparition des feuilles, est calculée. Cependant, comme le point de cassure n'est pas systématiquement détecté et dans certains cas, DR2 a été difficilement estimé, seulement DR1 sera considéré dans cette étude et désigné DR.

La hauteur de la plante (PH) était mesurée par semaine, de la surface du sol à la ligule de la dernière feuille ligulée. A floraison, PH a été mesurée au sommet de la panicule. La taille (longueur et largeur) de la dernière feuille ligulée était mesurée par semaine. La surface individuelle des feuilles (LA) était estimée comme le produit de la longueur, de la largeur et un coefficient allométrique de 0,69 (Kim et al., 2010). La fréquence de mesures a permis de mesurer presque toutes les feuilles de la tige principale et la régression polynomiale a été établie entre le rang de la feuille et la surface (LA) et a permis d'estimer la surface des rangs foliaires non mesurés (Fig.3-S3). Ce choix est soutenu par le profil de la surface foliaire rapporté par d'auteurs antérieurs sur le sorgho (Kim et al., 2010; Lafarge et al., 2002). La surface foliaire totale de la plante (PLA) peut donc être estimée comme la somme des surfaces des feuilles vertes à un stade considéré.

Les stades phénologiques tels que la date de ligulation de la feuille drapeau, de la floraison (FLO) et de la maturité physiologique (MAT) étaient notés lorsque 50% des plants de la parcelle parvenaient au stade considéré.

3.4.3.2. Biomasse de la tige, teneur en sucre et morphologie de la tige

A floraison et à maturité, trois plants par parcelle ont été sélectionnés pour mesurer le poids frais de la feuille et de la panicule. Ces échantillons ont été séchés au soleil puis à l'étuve à 70°C durant 48h pour le poids sec. Le poids frais de la tige (SFW) a été mesuré et puis pressé pour l'extraction du jus (poids de jus JW) des trois plants comme décrit dans Tovignan et al. (2015). Les débris de tige ont été séchés à l'instar des autres organes pour l'obtention du poids sec de la tige (SDW). Le Brix a été mesuré à l'aide d'un réfractomètre (Erickson et al., 2012) sur quelques gouttes de jus extrait. L'humidité totale de la tige (H) a été estimée comme étant

la différence entre SFW et SDW divisée par SFW, exprimée en pourcentage. La teneur en sucre (SCT en g) et la concentration en sucre (SCC en mg g^{-1}) étaient calculées suivant les équations suivantes utilisées par Gutjahr et al. (2013b).

$$SCT = \frac{Brix \times 8.827 \times (SFW - SDW)}{1000}, \quad \text{(Eq 3-1)}$$

où 8,827 est la pente de la droite de régression entre le Brix (B) et la concentration en sucre en g L^{-1}.

$$SCC = \frac{SCT}{SDW} \times 1000 \quad \text{(Eq 3-2)}$$

A floraison, le diamètre médian de la tige a été mesuré et le nombre d'entrenœuds allongés (IN) était compté. La longueur moyenne des entrenœuds (INL) a été estimée en divisant la hauteur de la plante mesurée à la base du pédoncule par IN.

3.4.3.3. Estimation de la variation des traits mesurés entre la floraison et la maturité

La variation de la production de sucre, du remplissage des grains et de la surface des feuilles vertes (i.e. *stay-green*) entre floraison et maturité était calculée pour chaque accession et traitement comme suit :

$$varX = \frac{X_{maturité} - X_{floraion}}{X_{floraison}} \times 100 \quad \text{(Eq 3-3)}$$

où X est une variable considérée mesurée à floraison et à maturité.

3.4.4. Analyse des données

L'analyse de la variance a été premièrement effectuée sur les données année par année. Pour les variables mesurées jusqu'à floraison, l'effet date de semis (S), accession (A), répétition (R) et leurs interactions ont été testés. A cet effet, le dispositif expérimental a été considéré comme un split plot en générant 24 traitements avec six répétitions. La date de semis était considérée comme facteur principal et l'accession comme facteur secondaire.

L'étude du régime hydrique (D) a débuté à partir de la floraison et en conséquence, le dispositif expérimental est devenu un split-split-plot avec trois répétitions. Quarante-huit traitements étaient générés et le régime hydrique était considéré comme facteur principal, la

date de semis comme facteur premier secondaire et l'accession comme deuxième facteur secondaire. Les données des deux années ont été combinées pour tester l'effet année sur les variables. L'année a été considérée comme facteur principal, le régime hydrique comme premier facteur secondaire, la date de semis comme second facteur secondaire et l'accession comme troisième facteur secondaire.

Les corrélations de Pearson ont été estimées entre les variables mesurées séparément jusqu'à floraison et à maturité.

Toutes les analyses ont été faites en utilisant le logiciel R v 3.02 (http://www.R-project.org/; R Core Team, 2013).

Les scatterplots montrant les performances des accessions suivant la production de sucre et de grains à travers les dates de semis, les traitements hydriques et années ont été établis en utilisant SigmaPlot 12® (Systat Software Inc., San Jose, CA, USA).

3.5. Résultats

3.5.1. Conditions expérimentales

La Fig.3-1 montre que les conditions photo-thermiques étaient similaires pour les expérimentations de 2013 et 2014, résultant en cumul de temps thermiques et de rayonnement similaires exprimés en jours après semis (Fig.3-S1). La Fig.3-2AB ressort que la teneur en eau du sol, de la surface jusqu'à 160cm de profondeur en stressé NIR en 2013 était faible comparé à 2014, et qu'en 2014 les deux traitements hydriques étaient faiblement contrastés comparés à 2013. Malgré cela, l'apport en eau était faible en 2014 en raison de la faible pluviométrie enregistrée et l'irrigation de complément légèrement faible (en raison des contraintes techniques) comparé à 2013 (Fig.3-S1). La variation de la teneur en eau du sol entre les deux accessions de référence en traitements stressés était significatif ($P<0,001$) pour les deux années. La Fig.3-2CD montre qu'en 2014, le potentiel hydrique foliaire de base a chuté graduellement à l'induction du stress à la floraison jusqu'à la maturité et a atteint -15 bars au stade grain pâteux i.e., un vécu de stress sévère par les deux accessions.

3.5.2. Effet de la date de semis sur la croissance et le développement des plantes et sur la production de sucre jusqu'à la floraison

Les effets date de semis (S), accession (A), interactions AxS et année ont été testés sur les variables étudiées jusqu'à la floraison et sont présentés dans le Tableau 3-2. Les effets répétitions (R) étaient rarement significatifs (Tableau 3-2). Presque toutes les variables ont été influencées par l'effet année. Au cours des deux années, la durée de la phase végétative a été favorisée par le semis précoce (S1). S1 a rallongé la phase végétative de 18 et 10 jours respectivement en 2013 et 2014 comparé à S2. Le nombre d'organes produits par les plantes était aussi significativement influencé par la date de semis. En 2013, les accessions ont produit en moyenne 5 feuilles de plus et 3 entrenœuds de plus et en 2014, 3 feuilles de plus et 1 entrenœud de plus, en S1 comparé à S2 respectivement (cf. le rang de la feuille drapeau et IN dans le Tableau 3-2). Le nombre de feuilles vertes, la surface de la feuille drapeau et la surface foliaire (PLA) étaient aussi accrus par le semis précoce mais n'étaient significatifs qu'en 2013. Le diamètre médian était, mais dans une moindre proportion, accru par le semis précoce alors que la longueur moyenne des entrenœuds (INL) ne l'était pas (Tableau 3-2). Durant les deux années, la taille de la plante et la matière sèche de la tige (SDW) à floraison étaient accrues par le semis précoce et plus prononcées en 2013 qu'en 2014. Les variables relatives à la production du sucre (Brix, humidité de la tige, teneur en sucre (SCT), concentration en sucre (SCC)) étaient toutes augmentées par le semis précoce (même si cela n'était pas significatif en 2014 pour le Brix et l'humidité de la tige). Toutes les variables relatives à la croissance, au développement des plantes et à la production de sucre ont été influencées par l'effet accession. L'interaction AxS était systématique en 2013, sauf pour la hauteur de la plante, la taille des entrenœuds (diamètre et longueur) et les variables relatives à la concentration en sucre (Brix, l'humidité de la tige, SCC). En 2014, SxA était significatif pour la durée de la phase végétative, du rang de la feuille drapeau et sa surface, PLA, humidité de la tige, SCT et SCC.

Les corrélations entre les variables de la croissance, du développement et de la sucrosité à floraison étaient présentées dans Tableau 3-3 pour 2013 et Tableau 3-S1 pour 2014. Les corrélations étaient en général fortes en 2013. Pour les deux années, la surface foliaire PLA était principalement expliquée par la durée de la phase végétative et donc par le nombre de feuilles vertes à floraison GLN. La différence principale entre années était la relation entre le DR et ces variables, positive en 2013 et négative en 2014. Ces résultats étaient pareils

lorsqu'on considère les deux dates de semis séparément pour chaque année. Pour les deux années, la teneur en sucre SCT était positivement corrélée à la matière sèche de la tige SDW et seulement en 2013 pour la hauteur de la plante. SCT était significativement corrélée à SCC seulement en 2014 ($P<0,05$). SCC était négativement corrélée à SDW en 2013 ($P<0,05$). L'humidité de la tige a fortement contribué à SCC pour les deux années ($P<0,001$). Malgré cela, elle était négativement corrélée aux variables relatives au nombre de feuilles et d'entrenœuds (significatif rien qu'en 2013) et pas corrélée avec la morphologie des entrenœuds (diamètre, longueur) dans les deux années. Le diamètre de la tige a contribué à la production du sucre SCT rien qu'en 2014. La surface foliaire PLA était positivement corrélée à SCT et SDW, mais pas à SCC. Cette dernière était cependant positivement corrélée au ratio entre PLA et SDW (PLA/SDW), i.e., la quantité de la surface foliaire par unité de matière sèche de la tige (significative rien qu'en 2013, $P<0,05$).

Cependant, les plantes ayant les plus grosses tiges (SDW, PH) étaient associées au plus petit PLA/SDW ($P<0,01$ en 2013). En conséquence, les accessions ayant les plus grandes productions de sucre à la floraison étaient en 2013 celle qui étaient de plus grande taille et ayant le plus grand nombre d'entrenœuds, i.e., ayant les phases végétatives les plus longues ; alors qu'en 2014, elles étaient celles ayant les entrenœuds à diamètre plus grand et sucrés avec les plus fortes humidités de la tige.

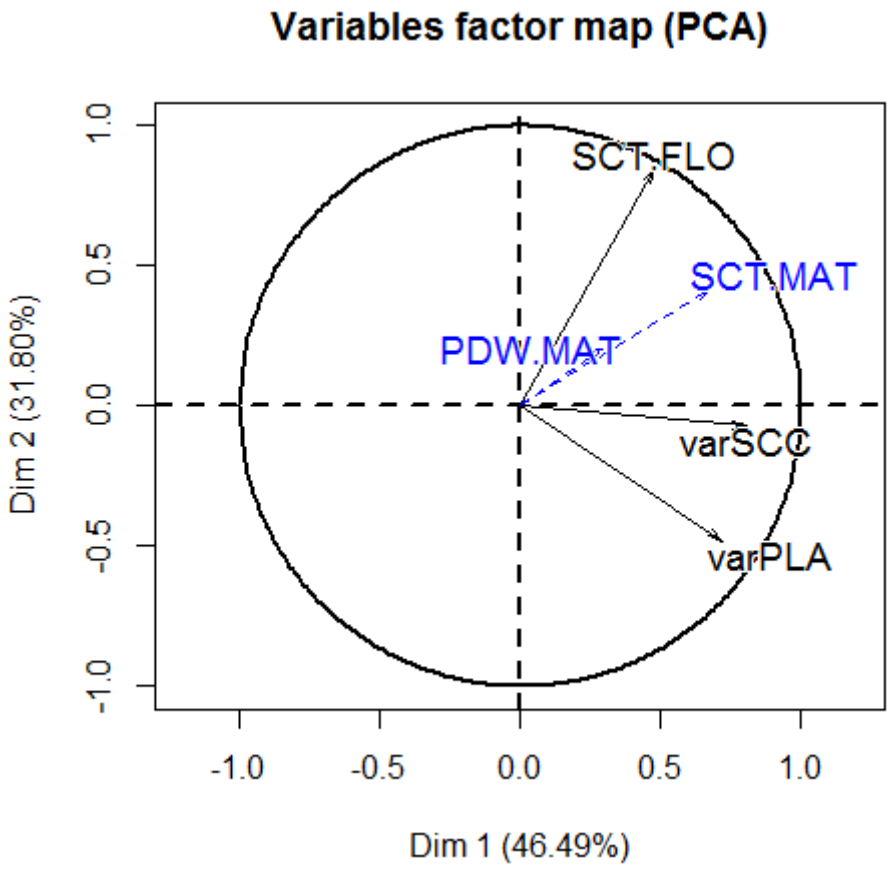


Fig.3-3. Analyse en composantes principales des 12 accessions de sorgho sucré en fonction de la source de carbone (varPLA), et du puits (SCT, varSCC) entre la floraison et la maturité (MAT) et leur relation avec la production finale de grain et de sucre (PDW.MAT et SCT.MAT respectivement). SCT : Teneur en sucre en g par plante ; SCC : concentration en sucre en mg g^{-1}; PDW: Poids sec de la panicule en g par plant ; PLA : surface foliaire de la plante en cm^2 ; var.# est la variation pour un caractère donné entre la floraison et la maturité (en %).

Tableau 3-2. Effets accession (A), date de semis (S), SxA, répétition (R), année et les moyennes par date de semis pour les variables phénologiques, morphologiques et les variables relatives à la production de sucre à floraison en 2013 et 2014. S1: 17 juillet et 6 août et S2: 12 août et 21 août, respectivement en 2013 et 2014. DR: Rythme de développement (°C j^{-1}), PLA: Surface foliaire verte de la plante (cm^2), IN: nombre d'entrenœuds, INL: Longueur moyenne des entrenœuds (cm), SDW: Matière sèche de la tige (g), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: concentration en sucre (mg g^{-1}).

	2013						2014						Année
	Moyenne		Anova				Moyenne		Anova				
	S1	S2	S	A	SxA	R	S1	S2	S	A	SxA	R	
Phénologie													
Durée de la phase végétative (j)	75,4	57,3	***	***	***	ns	67,8	57,8	***	***	**	*	***
DR (°C j^{-1})	0,023	0,02	***	***	***	ns	0,022	0,028	***	*	ns	ns	***
Morphologie													
Rang de la feuille drapeau	25,3	20,4	***	***	***	ns	23,4	20,4	***	***	**	*	***
Surface de la feuille drapeau (cm^2)	233	177,3	***	***	***	*	193,6	189,7	ns	***	***	ns	***
Nombre de feuilles vertes	10	7,8	***	**	**	ns	10,3	9,5	***	ns	ns	ns	***
PLA (cm^2)	4365	2826	***	***	***	ns	3616	3497	ns	***	*	ns	ns
Hauteur de la plante (cm)	351,9	300,1	***	***	ns	*	225,2	203	**	***	ns	**	***
Diamètre de la tige (mm)	17,2	15,4	***	***	ns	ns	15,4	14,6	ns	***	ns	ns	***
IN	15,2	12	***	***	***	***	12,1	10,8	***	**	ns	*	***
INL (cm)	18,8	18,3	ns	***	ns	ns	14,5	14,2	ns	***	ns	ns	***
SDW (g)	114	71,5	***	***	***	ns	63,7	57	*	***	ns	ns	***
Production de sucre													
Brix (%)	12,2	10,2	***	***	ns	ns	12,6	12,3	ns	**	ns	ns	***
Humidité de la tige (%)	76,7	71,4	***	***	ns	ns	77	76	ns	***	***	ns	***
SCT (g)	31,7	20,7	***	***	***	ns	25,4	20	***	***	***	*	*
SCC (mg g^{-1})	272,7	295,7	***	***	ns	*	399,6	342,5	***	***	***	ns	***

* P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001

Tableau 3-3. Corrélations entre les variables phénologiques, morphologiques et de productions de sucre à floraison à travers 12 accessions sucrées de sorgho étudiées en deux dates de semis (S1 : 17 juillet ; S2 : 12 août) en 2013. FLA : Surface de la feuille drapeau (cm²), GLN : Nombre de feuilles vertes par plante, PLA : Surface foliaire verte de la plante (cm²), SDW: Matière sèche de la tige (g), IN : nombre d'entrenœuds, INL: Longueur moyenne des entrenœuds (cm), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: concentration en sucre (mg g^{-1}).

	DR	Phase végétative (j)	FLA	GLN	PLA	PLA/SDW	Diamètre tige (mm)	IN	INL	Hauteur plante (cm)	SDW	Brix	Humidité tige (%)	SCT
Végétative phase (j)	0,474*													
FLA	0,354	0,643**												
GLN	0,566**	0,701***	0,410*											
PLA	0,573**	0,642**	0,482*	0,944***										
PLA/SDW	-0,034	-0,382	-0,237	0,186	0,263									
Diamètre tige (mm)	0,401	0,267	0,331	0,644**	0,659**	0,389								
IN	0,741***	0,836***	0,556**	0,814***	0,761***	-0,217	0,475*							
INL	0,193	0,075	-0,091	-0,229	-0,347	-0,623**	-0,434*	0,123						
Hauteur plante (cm)	0,581**	0,594**	0,273	0,323	0,199	-0,590**	-0,060	0,697***	0,785***					
SDW	0,506*	0,888***	0,650**	0,568**	0,552**	-0,595**	0,146	0,796***	0,182	0,641**				
Brix	0,185	0,520**	0,379	0,431*	0,462*	0,092	0,415*	0,399	-0,396	-0,025	0,355			
Humidité tige (%)	-0,403	-0,735***	-0,269	-0,458*	-0,377	0,320	-0,136	-0,662***	-0,155	-0,574**	-0,661***	-0,638**		
SCT	0,442*	0,788***	0,770***	0,591**	0,627**	-0,450*	0,298	0,700***	0,000	0,411*	0,881***	0,433*	-0,381	
SCC	-0,320	-0,438*	0,037	-0,214	-0,071	0,461*	0,198	-0,469*	-0,557**	-0,741***	-0,481*	0,121	0,678***	-0,062

* P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001

3.5.3. Effets de la date de semis et du régime hydrique post-floral sur la surface foliaire, la production de grains et de sucre

Les effets du régime hydrique post-floral (D), de la date de semis (S), de l'accession (A) et leurs interactions étaient testés sur les variables mesurées après la floraison à savoir la surface foliaire, la production de sucre et de grain et leur variation entre la floraison et la maturité (Tableau 3-4). L'effet année a été aussi testé et a été significatif sur toutes les variables étudiées ($P<0,001$). L'effet de la répétition n'a pas été présenté mais a été significatif sur la majorité des variables.

Pour les deux années, l'avantage du semis précoce (S1) observé à floraison (Tableau 3-2) sur la production de sucre (SCT) et les caractères relatifs à la concentration en sucre (SCC et varSCC) était maintenu à maturité (Tableau 3-4). Le poids sec de la panicule était aussi accru par le semis précoce (S1). Cet effet était généralement faible en 2014 comparé à 2013 (significatif rien que pour SCT pour les deux années). Durant les deux années, la variation de la surface foliaire entre la floraison et la maturité (varPLA) était faible (PLA plus faible) en S1 comparé à S2. En conséquence, l'effet positif de S1 observé à floraison était maintenu jusqu'à maturité rien qu'en 2013 vu qu'en 2014, PLA était même faible à maturité en S1 comparé à S2. L'effet S susmentionné était observé à la fois pour les traitements et les années.

Le stress hydrique post-floral (NIR) a faiblement affecté la production de sucre, i.e. SCC et sa variation entre la floraison et la maturité (varSCC), de même que le Brix et l'humidité de la tige. En conséquence, le stress hydrique n'a affecté la production de sucre qu'en 2013 ($P<0,05$). De même, la production de grains était faiblement affectée par le stress. NIR a réduit le poids sec de la panicule d'environ 9% en 2013 ($P<0,05$) et même l'a augmenté en 2014. Cette tendance est vérifiée à la fois en S1 et S2. Par contre, NIR a fortement réduit le PLA à la fois pour les dates de semis et années (environ 50 et 40% de réduction en 2013 et 2014 respectivement).

L'effet accession a été observé sur toutes les variables pour les deux années. Les interactions SxA ou DxA étaient faibles excepté sur PLA, varPLA et SCT en 2013. En conséquence, à travers les dates de semis et les traitements hydriques, les accessions SS9 et SS10 maintenaient les plus larges surfaces foliaires à maturité et la plus faible variation de la surface foliaire entre la floraison et la maturité sous conditions de déficit hydrique (Fig.3-S3).

Tableau 3-4. Effets du régime hydrique (D), de la date de semis (S), de l'accession (A), leur interactions et année sur la morphologie post-florale et des variables relatives à la production de sucre. PLA: Surface foliaire vertes (cm²), SDW: Matière sèche de la tige (g), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: Concentration en sucre (mg g^{-1}), PDW: Poids de la panicule (g). "Var" indique la variation (%) pour une variable donnée entre la floraison et la maturité. Les valeurs moyennes sont représentées par date de semis (S1: 17 juillet et 6 août en 2013 et 2014 respectivement; S2: 12 août et 21 août en 2013 et 2014 respectivement), pour chaque traitement hydrique (NIR: Non-irrigué; IR: irrigué) et année.

	2013									2014									
	Moyenne				ANOVA					Moyenne				ANOVA					Année
	NIR		IR		D	S	A	DxA	SxA	NIR		IR		D	S	A	DxA	SxA	
	S1	S2	S1	S2						S1	S2	S1	S2						
Surface foliaire																			
varPLA (%)	-72,8c	-69,7c	-46,9b	-31,8a	***	***	**	**	**	-79,1c	-75,0bc	-67,9b	-51,3a	***	***	***	ns	ns	***
PLA (cm²)	1091,0c	870,2c	2469,0a	1932,0b	***	***	***	*	***	706,7c	873,6c	1232,0b	1743,0a	***	***	***	ns	**	***
Production de sucre																			
Brix (%)	17,9a	17,3a	17,2a	17,3a	ns	ns	***	*	ns	16,6a	17,2a	16,4a	17,0a	ns	ns	***	*	ns	**
Humidité de la tige (%)	77,2a	77,1a	78,5a	77,9a	*	ns	***	ns	ns	76,9a	75,0a	76,5a	75,7a	ns	*	***	ns	ns	***
SCT (g)	57,4a	30,8b	61,0a	35,8b	*	***	***	**	*	33,1a	27,7ab	29,6ab	26,8b	ns	**	***	ns	ns	***
varSCC (%)	116,0a	83,6b	109,2ab	90,5ab	ns	***	***	ns	ns	41,5a	40,8a	43,3a	38,1a	ns	ns	*	ns	**	***
SCC (mg g^{-1})	571,9a	543,6a	588,5a	552,4a	ns	*	***	ns	ns	526,4a	484,6a	508,0a	481,7a	ns	ns	***	ns	ns	***
Production de grain																			
PDW (g)	42,3b	39,4b	50,9a	39,4b	*	***	***	ns	ns	32,2a	22,0bc	26,4ab	16,2c	**	***	***	ns	ns	***

* P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001

3.5.4. Variables contribuant à la production de grains et du sucre

Sur la base des résultats des Tableau 3-2 et Tableau 3-4, l'analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée pour structurer les douze accessions en fonction des variables liées à la source de carbone (surface foliaire) et celles relatives aux puits (tige et panicule) entre la floraison et la maturité et leur relation avec la production finale des grains et du sucre pour chaque date de semis et traitement hydrique dans les deux années (Fig.3-3). Le premier axe (Dim 1) de l'ACP a expliqué 46,49% de la variabilité totale tandis que Dim 2 en a expliqué 38%. La teneur en sucre à floraison (SCT.FLO) était beaucoup plus expliquée par Dim 2 alors que Dim 1 explique la variation de la concentration en sucre (varSCC) et celle de la surface foliaire (varPLA). La production de sucre à maturité (SCT.MAT) était expliquée par les deux axes. La production de grain à maturité était aussi expliquée par les deux axes mais dans une moindre mesure (Dim 1 et Dim 2 ont des valeurs propres de 0,29 et 0,20 respectivement).

La relation entre la concentration en sucre à floraison et à maturité est présentée sur la Fig.3-4 et S3 pour 2013 et 2014 respectivement pour chaque date de semis et traitement hydrique séparément. La corrélation positive ressortie sur la Fig.3-3 (Dim1) était forte en 2013 (Fig.3-4) comparée à 2014 (Fig.3-S3). La relation entre la variation du PLA et la SCC entre la floraison et la maturité était aussi considérée (Fig.3-5 pour 2013 et Fig.3-S4 pour 2014). De façon intéressante, cette relation était positive et significative seulement sous déficit hydrique pour les deux dates de semis, mais plus forte en 2013 comparée à 2014.

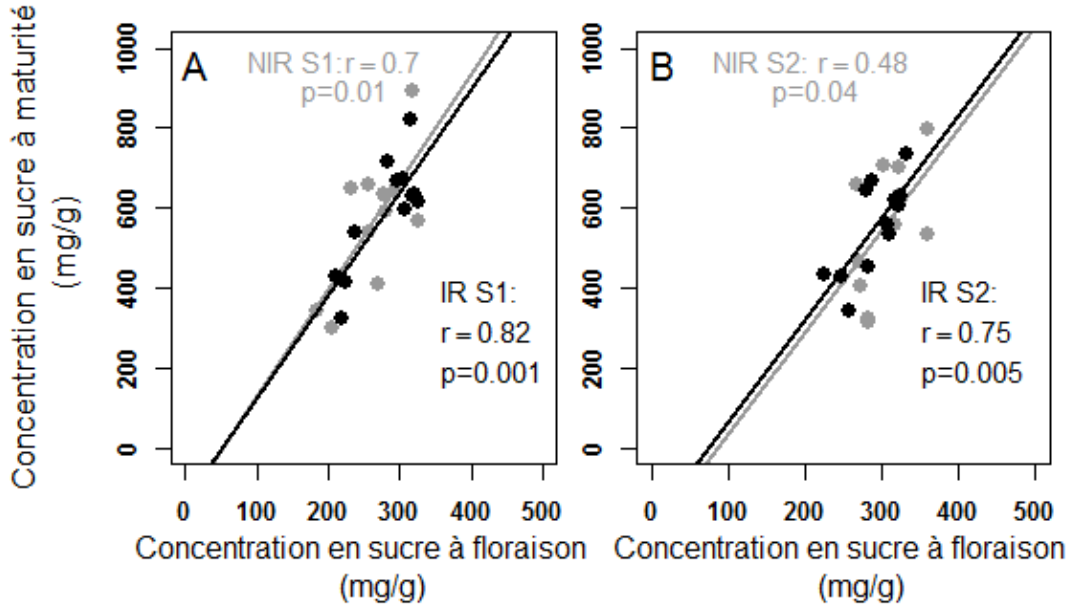


Fig.3-4. Régression linéaire entre la concentration en sucre à floraison et à maturité à travers les 12 accessions étudiées en 2013, sous traitements irrigués (IR) et non-irrigués (NIR) pour (A) la première date de semis (S1) et (B) la seconde date de semis (S2).

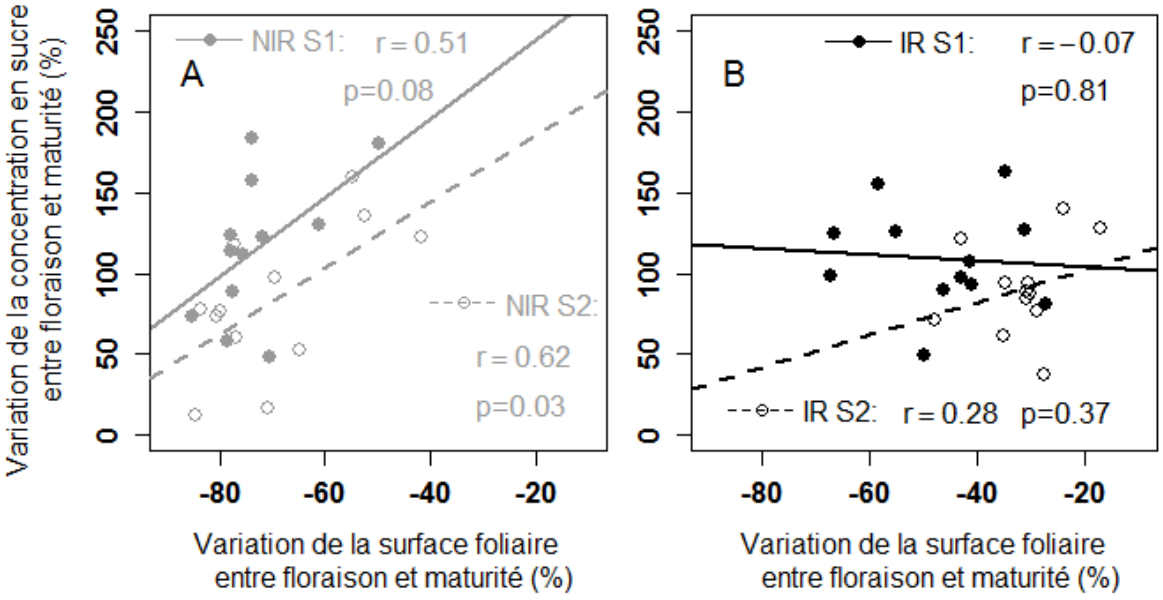


Fig.3-5. Régression linéaire entre la variation (de la floraison à maturité) de la concentration en sucre (axe X) et la surface foliaire (axe Y) à travers les 12 accessions sucrées étudiées en 2013. S1 et S2 représentent respectivement les dates de semis précoce (17 juillet) et tardive (6 août). Les données sont présentées pour les traitements (A) non-irrigués (NIR) et (B) irrigués (IR). Les coefficients de corrélation (r) et les probabilités (p) sont présentés pour chaque traitement pour chaque date de semis.

3.5.5. Aptitude double usage des accessions

La Fig.3-6 présente la production de grains par rapport à la production de sucre chez les 12 accessions pour chaque date de semis, traitement hydrique et année. Les accessions sont comparées à la performance moyenne des douze accessions à une date de semis et année considérées indépendamment des traitements hydriques (NIR, IR).

La Fig.3-6 confirme les faibles interactions AxS ou AxD ressorties dans le Tableau 3-4, vu que les accessions sont fréquemment situées dans les mêmes carrés délimités par les lignes des valeurs moyennes. En ce qui concerne la production de sucre, SS2 était la seule accession ayant systématiquement une performance plus élevée à la moyenne dans toutes les situations. Ce qui est expliqué par un fort potentiel de production que par la capacité à maintenir la production sous déficit hydrique. Cela a été aussi le cas pour SS1, 3, 7, 9 et 10 mais seulement en 7 (6 pour SS3) situations sur les 8. Entre elles, les accessions SS9 et SS10 étaient caractérisées par une bonne maintenance de la production de sucre sous déficit hydrique, liés à leur aptitude au *stay green* (Fig.3-S2).

Quant à la production de grains, seule l'accession SS3 était systématiquement positionnée au-dessus de la ligne moyenne. Les accessions SS2 et SS4 étaient aussi positionnées au-dessus de la ligne moyenne en 6 des 8 situations et SS1 en 5 des 8 situations. En conséquence, SS2 a montré la plus stable double production à travers toutes les situations, suivies de SS3 et SS1.

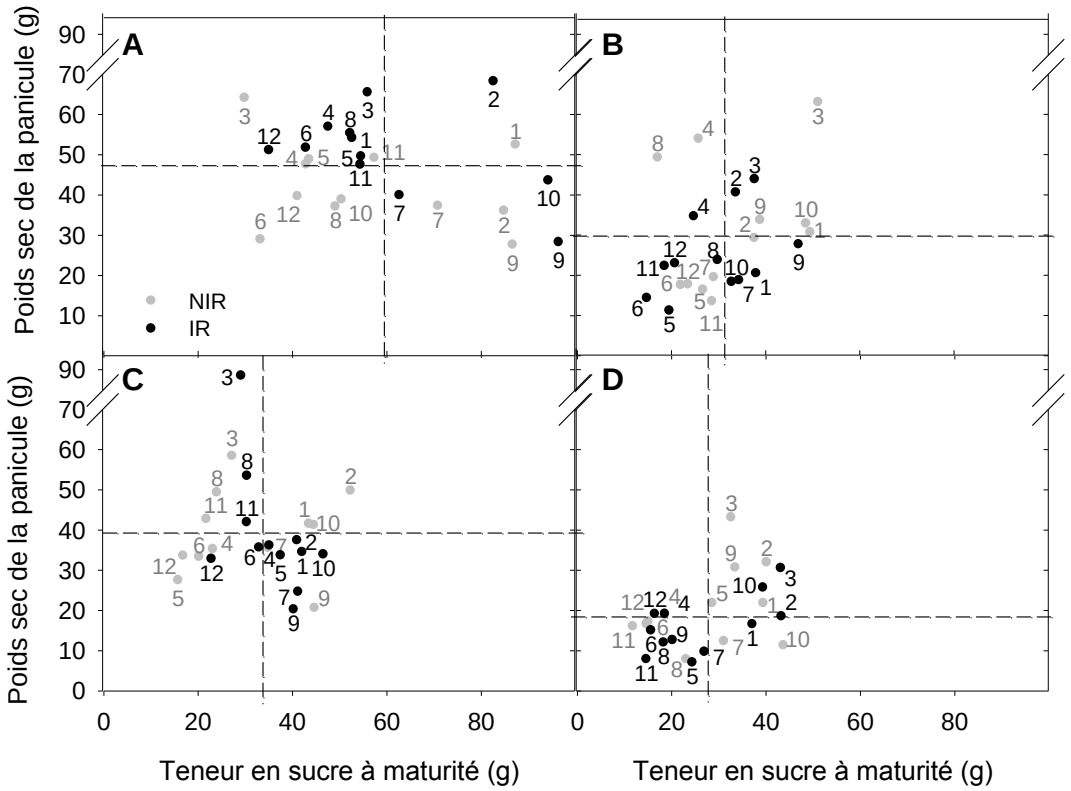


Fig.3-6. Performance double-usage (production de sucre vs. poids panicule à maturité, les deux en g par plant) des 12 accessions sucrées étudiées en conditions irriguée (IR) et non-irriguée (NIR). A : première date de semis 2013 (17 juillet) ; B : première date de semis 2014 (6 août) ; C : deuxième date de semis en 2013 (12 août) ; D : deuxième date de semis en 2014 (21 août). Les lignes en pointillées représentent les moyennes de production sur les axes X et Y.

3.6. Discussion

Cette étude visait à analyser la contribution de la dynamique de la surface foliaire et de la morphologie de la tige à la production combinée de sucre et grain par le sorgho sucré photopériodique en fonction de la date de semis et du statut hydrique post-floral. Douze accessions ouest-africaines ont été étudiées en deux années consécutives au champ à Bambey au Sénégal. La difficulté principale rencontrée dans cette étude est inhérente aux expérimentations en station en Afrique de l'ouest où l'accès à l'eau est techniquement complexe et le début de la saison pluvieuse très variable (Nicholson and Webster, 2007). Quelques difficultés liées à l'irrigation ont été notées en 2014 (Fig.3-S1) résultant à un faible contraste entre les deux traitements hydriques (Fig.3-2). Cependant, deux traitements hydriques contrastés ont pu être appliqués chaque année. Le niveau du stress est variable entre accessions mais dans un intervalle permettant de comparer raisonnablement la réponse des accessions au stress pour chaque année, comme l'a montré le stress mesuré sur les deux accessions de référence (SS6, SS8). Ce qui confirme le contraste noté au niveau de leur taille (Fig.3-4) mais pas sur leur PLA à floraison (Fig.3-S3). Alors que le choix du site a permis d'étudier ces accessions sur des sols de caractéristiques similaires dans les deux années, les dates de semis appliquées en 2014 n'étaient pas celles préalablement fixées, du fait du retard enregistré dans l'installation de la saison pluvieuse. Elles étaient toutes deux tardives (août) et n'ont été décalées que de deux semaines (vs. 4 semaines en 2013). Les plantes étaient en moyenne plus petites en 2014 et ont donc consommées différemment l'eau du sol comparées à 2013. Ces sources de variation doivent être prises en compte dans la façon dont les résultats doivent être interprétés au regard du niveau de variabilité et de sévérité du stress. Néanmoins, cette étude a apporté plus de précision sur le contrôle génétique et environnemental de la production de sucre et de grains par le sorgho sucré photopériodique en conditions représentatives du vrai contexte agroécologique. Le bénéfice de la morphologie de la tige et de la surface foliaire sur l'accumulation du sucre est mis en exergue à la fois avant et après floraison et en fonction de la date de semis et du traitement hydrique. Ceci est discuté ci-dessous, en ce qui concerne l'identification des caractères d'intérêt pour le sorgho sucré photopériodique double usage (sucre, grain) pour des environnements sujets à la sécheresse comme c'est le cas en Afrique de l'Ouest.

3.6.1. Accumulation du sucre dans la tige avant la floraison dépend de l'effet de la date de semis sur la surface foliaire et sur le développement de la tige

Lorsqu'un semis précoce (S1) est pratiqué, la phase végétative est plus rallongée pour les accessions très photosensibles produisant plus d'organes (feuilles et entrenœuds) et donc des plantes de grande taille et de grand diamètre avec une large surface foliaire à floraison. L'effet de la date de semis sur la taille des organes était faible et concerne les feuilles situées en hauteur de la plante, représentées par la feuille drapeau (FLA, Tableau 3-3, Fig.3-S2) qui contribue dans une moindre mesure à l'augmentation de la surface foliaire. Ceci était déjà rapporté par Gutjahr et al. (2013b) et Tovignan et al. (2015).

Le rythme de développement initial (DR), contrôlant le rythme d'apparition des feuilles dans la majeure partie de la phase végétative, était statistiquement différent entre accessions et a observé l'effet S et l'interaction SxA (Tableau 3-3). Il était accru par le semis précoce (S1) en 2013, i.e. lorsque S1 était plus précoce d'un mois que S2. Clerget et al. (2008) ont mis en œuvre 26 semis mensuels sur deux années avec trois variétés africaines au Mali et ont aussi trouvé que le semis précoce accroit le rythme initial de développement. Ceci est aussi partiellement en lien avec Gutjahr et al. (2013b) qui ont rapporté (sur un panel de 14 accessions africaines) un effet positif du semis précoce sur le DR mais proportionnellement à la photosensibilité de ces accessions : plus les accessions sont photosensibles plus le DR est accru par la date de semis. Ceci ne pourrait être entièrement confirmé dans la présente étude car toutes les accessions étudiées sont photosensibles alors que celles étudiées par Gutjahr et al. (2013b) sont comprises dans une large gamme de photosensibilité. De plus, Gutjahr et al. (2013b) ont calculé le DR de façon simple comme étant le ratio entre le rang de la feuille drapeau et la durée de la phase végétative (en temps thermique) qui n'est pas entièrement comparable à ce qui est calculé dans ce travail. Hélas, le calcul du DR retardé qui a été essayé dans cette étude n'est pas suffisamment robuste pour être intégré dans les analyses. A l'opposé de ce qui est observé en 2013, la surface foliaire PLA à la floraison en 2014 n'était ni corrélée à la phase végétative ni au DR. Ceci pourrait être expliqué par les semis retardés pratiqués et le faible écart entre eux, résultant à une gamme réduite de la durée de la phase végétative et à un effet limité de la variation du DR.

Cependant, le PLA à floraison est resté corrélé au nombre de feuilles (rang de la feuille drapeau, GLN) plus que la taille de la feuille. Il pourrait être également suggéré que le DR

pourrait promouvoir la surface foliaire par plante comme rapporté par van Oosterom et al. (2011) sous une faible densité de semis.

Pour les deux années, le PLA à floraison n'était pas corrélé à la concentration en sucre (SCC) mais était positivement corrélé à SDW et SCT (i.e. à la taille de la tige et le réservoir de sucre, Tableau 3-S1). De façon intéressante, le PLA, lorsqu'il est exprimé par unité de SDW (i.e. cm^2 de feuilles vertes par g de SDW, comme indicateur du ratio source puits de carbone à floraison), était positivement corrélé à SCC (significativement seulement en 2013 Tableau 3-3, 3-S1). Ce qui suggère que le PLA pourrait favoriser l'accumulation du sucre avant floraison dans le cas des accessions à cycle long, avec un large réservoir de sucre à remplir. Cependant, les plus grosses plantes de 2013 n'ont pas montré le plus grand ratio PLA /SDW (Tableau 3-3), alors qu'une variabilité génétique a été observée à floraison à la fois pour le *stay green* (ratio entre le nombre de feuilles vertes et le nombre total de feuilles de la tige) et la surface foliaire (Tableau 3-3), un gain génétique pourrait être obtenu sur PLA à floraison pour maximiser l'accumulation pré-florale de sucre. Ces résultats ont besoin d'être confirmés et supportés par d'autres expérimentations, par exemple comparant différents niveaux de coupure des feuilles et de lumière interceptée par les accessions avec une taille variable de tige.

De façon similaire au PLA, la vigueur de la tige à floraison (SDW, taille de la plante) était accrue par le semis précoce particulièrement en 2013, dû au rallongement de la phase végétative et à l'augmentation du DR, résultant à un nombre élevé d'entrenœuds. De plus, S1 a élargi le diamètre de la tige qui a contribué aussi, mais dans une moindre proportion, à accroitre la matière sèche de la tige (SDW) et donc le réservoir de sucre (Tableaux 3-3, 3-S1). Cette relation de SDW et la taille de la plante avec la date de semis a expliqué largement la variation de production de sucre (SCT) à floraison comme déjà rapporté par d'autres auteurs (Gutjahr et al., 2013b; Han et al., 2012; Tovignan et al., 2015). Ceci est en lien avec Tsuchihashi et Goto (2005) suggérant la taille de la plante comme une composante clé de la biomasse de la tige et de production de sucre. Le nombre d'entrenœuds est aussi positivement corrélé à la teneur en sucre à la floraison ($P<0.001$), mais pas la longueur moyenne des entrenœuds (INL). Ceci suggère que la hauteur de la plante pourrait bénéficier à la production du sucre basant sur la production d'un nombre important d'entrenœuds que de longs entrenœuds, supportant les travaux de Tsuchihashi and Goto (2005) et Tovignan et al. (2015). Vu que IN et INL à la fois n'étaient pas ou étaient négativement corrélés à SCC et l'humidité de la tige, il pourrait être suggéré qu'un gain génétique sur la production de sucre pourrait être

possible en assurant une bonne combinaison de la taille de l'entrenœud, son nombre, sa jutosité et sa sucrosité. D'autres études sont nécessaires pour comprendre la relation entre de tels caractères liés à l'entrenœud.

3.6.2. Le *stay-green* contribue au maintien de la production de grains et de sucre sous condition de déficit hydrique post-floral

Le stress hydrique post-floral a significativement affecté la variation de la surface foliaire entre la floraison et la maturité (varPLA) et la surface foliaire (PLA) aboutie à maturité, comme déjà rapporté mais pour des génotypes de sorgho grain de taille courte (Borrell et al., 2000a). Indépendamment du traitement hydrique, varPLA était plus négatif pour le semis précoce comparé au semis tardif. Néanmoins, la surface foliaire à maturité était en moyenne élevé avec un semis précoce (Tableau 3-4). Ces comportements différents du *stay green* entre dates de semis pourraient être expliqués par le fait que les plantes et donc les feuilles du semis tardif étaient plus jeunes à floraison (dû à la phase végétative très courte) et en conséquence, pourrait tardivement rentrer en sénescence. Ceci ne concorde pas cependant avec le fait que varPLA était plus faible en 2013 que 2014. Justifier ce fait par le vécu du stress hydrique sévère observé en 2014, ne pourrait être totalement répondu ici (Fig.3-S3) et l'hypothèse d'un effet de la date de semis sur le *stay green* post-floral a besoin d'être explorée dans d'autres études. La variation de la surface foliaire entre la floraison et la maturité a varié significativement ($P<0,05$) entre accessions au sein des traitements stressés (NIR) dans les deux années alors que la différence n'est pas significative au sein des traitements irrigués (IR). En conséquence, la surface foliaire à maturité a observé aussi une forte variation à travers les accessions en NIR où les accessions SS9, SS10, SS7 et SS12 ont été les plus *stay green* sur les deux années.

Le semis précoce a presque doublé la teneur en sucre à maturité en 2013 comparé au semis tardif mais la différence est très peu prononcée en 2014. Les accessions cumulant une large quantité de sucre dans la tige étaient généralement caractérisées par le plus long cycle et la plus grande matière sèche de la tige comme cela a été déjà observé à floraison et rapporté dans d'autres études précédentes (Prakasham et al., 2014, Gutjahr et al. 2013b, Tovignan et al. 2015). Un effet significatif du facteur accession a été mis en exergue. Les accessions SS1, 2, 7, 9 et 10 étaient les meilleurs à la fois pour les traitements hydriques que pour les années. Le stress post-floral a faiblement affecté la production de sucre à maturité (SCT) en 2013 mais pas en 2014. Ceci pourrait être expliqué par la réduction de l'humidité des tiges mais pas la

sucrosité (SCC) en 2013 (Tableau 3-4). L'effet du stress hydrique sur la production de grain n'était pas significatif et était même positif en 2014. Ce dernier résultat est surprenant et pourrait être expliqué par l'hétérogénéité entre plantes. L'aptitude au *stay green* n'a montré aucune relation avec la production de grains ou du sucre en conditions irriguées ; alors qu'en conditions de stress hydrique post-floral, il était positivement corrélé à l'accumulation de sucre (varSCC) à la fois dans les années et dates de semis (Fig.3-5). De façon intéressante, SS9 et SS10 étaient parmi les plus *stay green* sous stress et ont observé la meilleure production (maintien) de sucre sous stress hydrique post-floral.

La variabilité notée à travers les accessions étudiées dans leur capacité à assurer la double production est expliquée par i) la taille du puits (panicule, réservoir de sucre (tige)) et la quantité de sucre déjà accumulée dans la tige jusqu'à floraison ; ii) par l'accumulation post-florale de sucre qui était très dépendante de l'environnement pour la tige que pour la panicule (Figs.3-3, 3-4, 3-5). En conséquence, SS2 était la meilleure accession à travers toutes les situations explorées dans cette étude (Fig.3-6) du fait de son long cycle et son grand réservoir de sucre (plante de grande taille ayant le plus grand diamètre). Pour les mêmes raisons, les accessions SS1 et SS3 ont montré aussi (mais moins stable) une bonne aptitude double usage et étaient caractérisées par la forte accumulation post-florale de sucre et une forte production de grains. Finalement, les accessions SS9 et 10 étaient caractérisées par une meilleure maintenance de la production de sucre sous stress hydrique post-floral, due à leur aptitude *stay green*. Pour ces raisons, ces cinq accessions en particulier pourraient bénéficier aux programmes de sélection dédiés au sorgho double usage pour les environnements menacés de sécheresse.

.

3.7. Conclusion

La présente étude a démontré que la production du sucre et de grains chez le sorgho sucré photopériodique dépendait à la fois de la morphologie de la tige et de la dynamique de la surface foliaire, influencée par la date de semis et/ou le régime hydrique post-floral. La dynamique de la surface foliaire a été montrée comme contribuant à l'accumulation du sucre à la fois avant floraison et après floraison en fonction de la date de semis et du statut hydrique post-floral. Au sein du matériel génétique photopériodique sucré étudié, l'allongement de la phase végétative par le semis précoce était crucial pour augmenter la taille de la plante et donc le réservoir de sucre et la production de sucre. Il a été confirmé que l'accumulation du sucre commence bien avant la floraison, i.e. une fois que les premiers entrenœuds aient fini leur allongement. A cet égard, la surface foliaire par unité de la matière sèche de tige produite, a bénéficié à l'accumulation du sucre avant floraison. L'occurrence d'un stress hydrique post-floral a faiblement affecté la production du sucre et de grains mais a accéléré la sénescence des feuilles. Les accessions avec la meilleure combinaison de la production de sucre et du grain sous stress hydrique post-floral étaient celles ayant les plus larges puits de carbone (tige, panicule) mis en place à floraison, avec les meilleures aptitudes *stay green* après floraison. La présente étude a apporté plus de précisions sur la façon dont la phénologie, la morphologie de la tige et l'élaboration de la surface foliaire doivent être considérées dans un contexte de sélection du sorgho double usage.

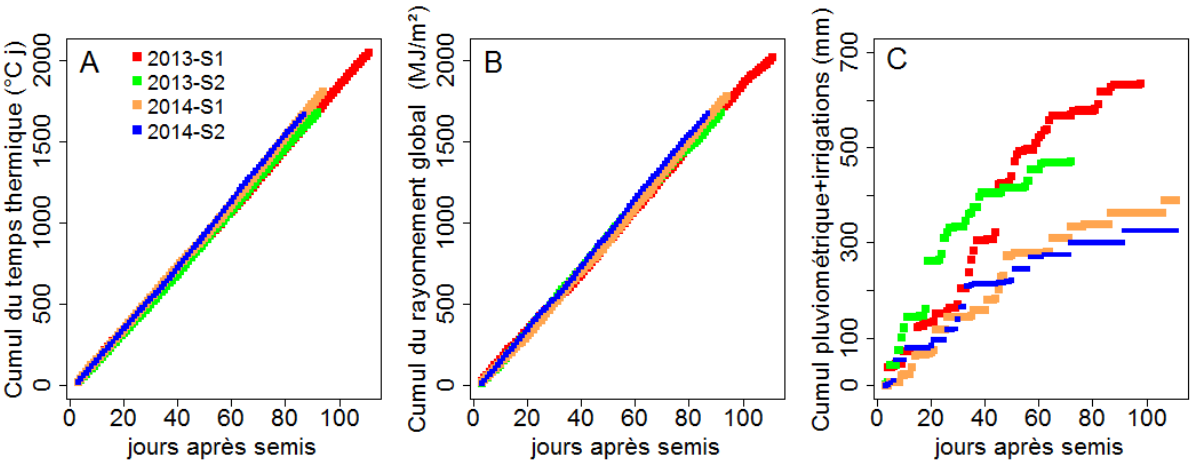


Fig.3-S1. Cumul du temps thermique (A), du rayonnement global (B) et de l'apport en eau (pluies plus irrigations) (C) du semis jusqu'à la maturité en 2013 et 2014.

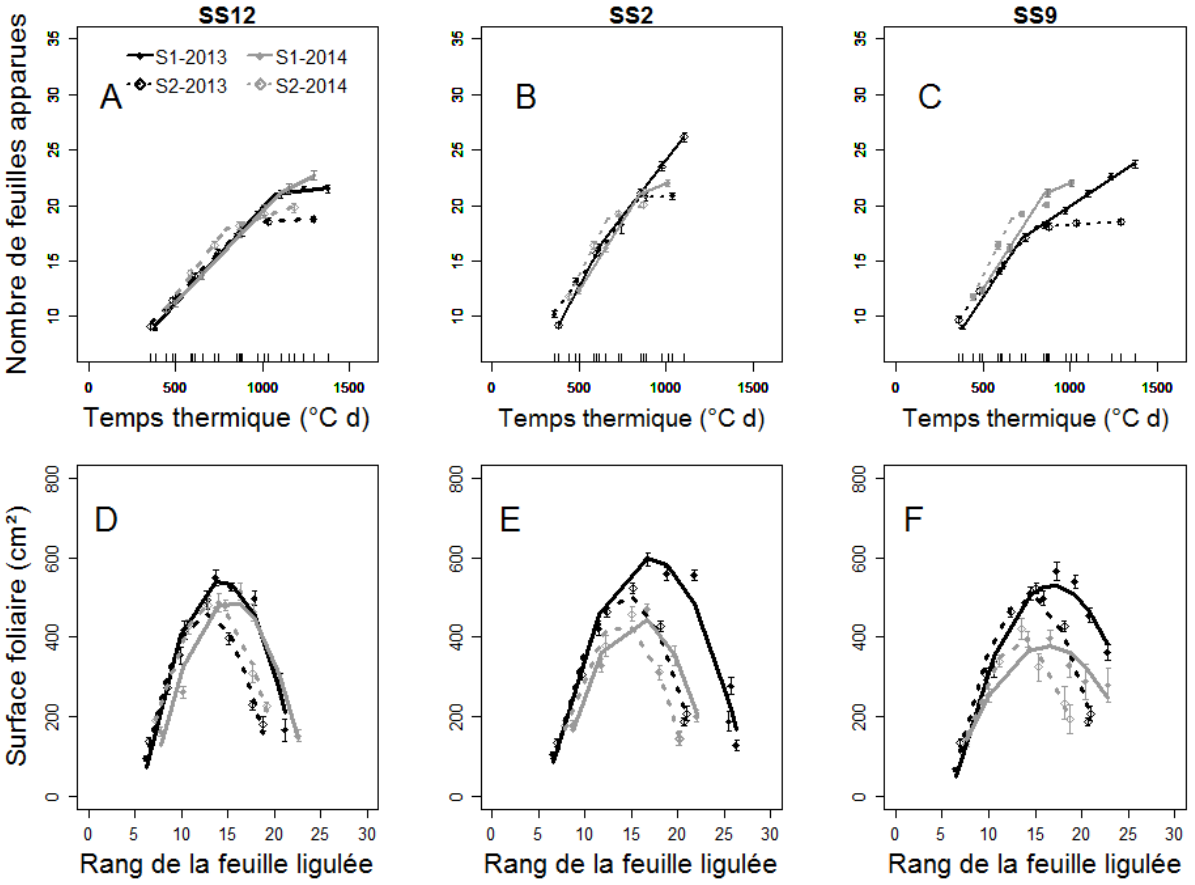


Fig.3-S2. Comparaison du rythme d'apparition des feuilles (A, B, C) et la surface foliaire individuelle (D, E, F) sur la tige principale des trois accessions de sorgho sucré: SS12, SS2 et SS9 pour les deux dates de semis (S1: 17 juillet et 6 août en 2013 et 2014 respectivement; S2: 12 août et 21 août en 2013 et 2014 respectivement). Les données constituent des moyennes de six répétitions avec l'erreur standard.

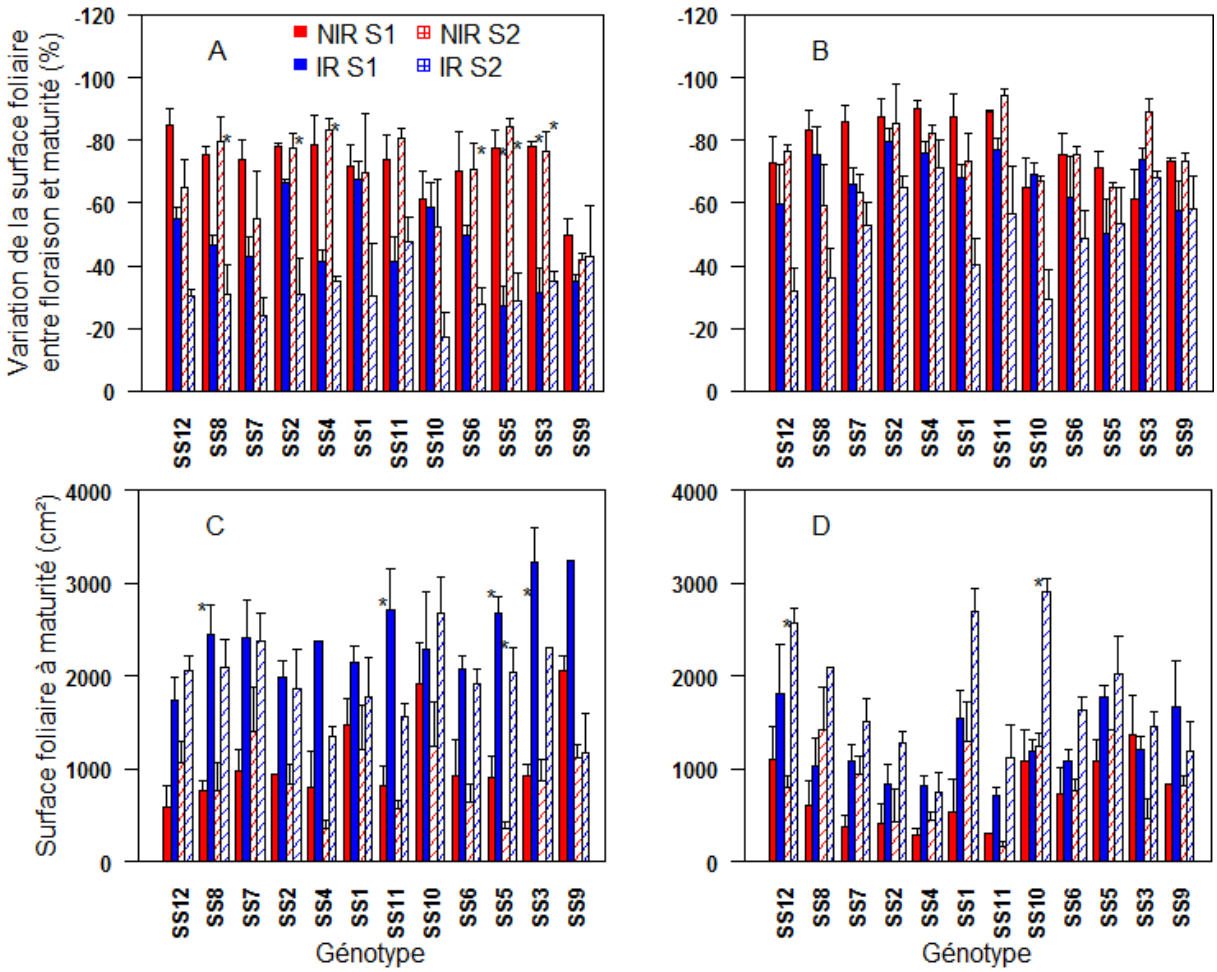


Fig.3-S3. Valeurs et erreurs standards de la variation de la surface foliaire entre la floraison et la maturité en 2013 (A) et 2014 (B), et la surface foliaire à maturité en 2013 (C) et 2014 (D), mesurées en deux dates de semis (S1: 17 juillet et 6 août en 2013 et 2014 respectivement; S2: 12 août et 21 août en 2013 et 2014 respectivement) sur 12 accessions sucrées de sorgho (SS). * indique la différence significative entre traitements hydriques (P<0,05).

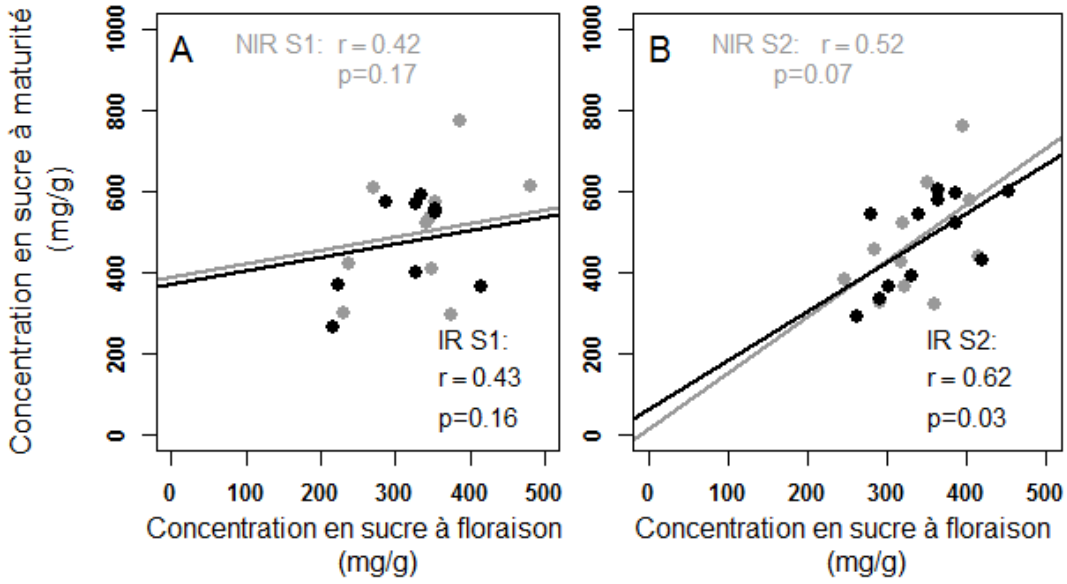


Fig.3-S4. Régression linéaire entre la concentration en sucre à floraison et à maturité à travers les 12 accessions étudiées en 2014, sous traitements irrigués (IR) et non-irrigués (NIR) pour (A) la première date de semis (S1) et (B) la seconde date de semis (S2).

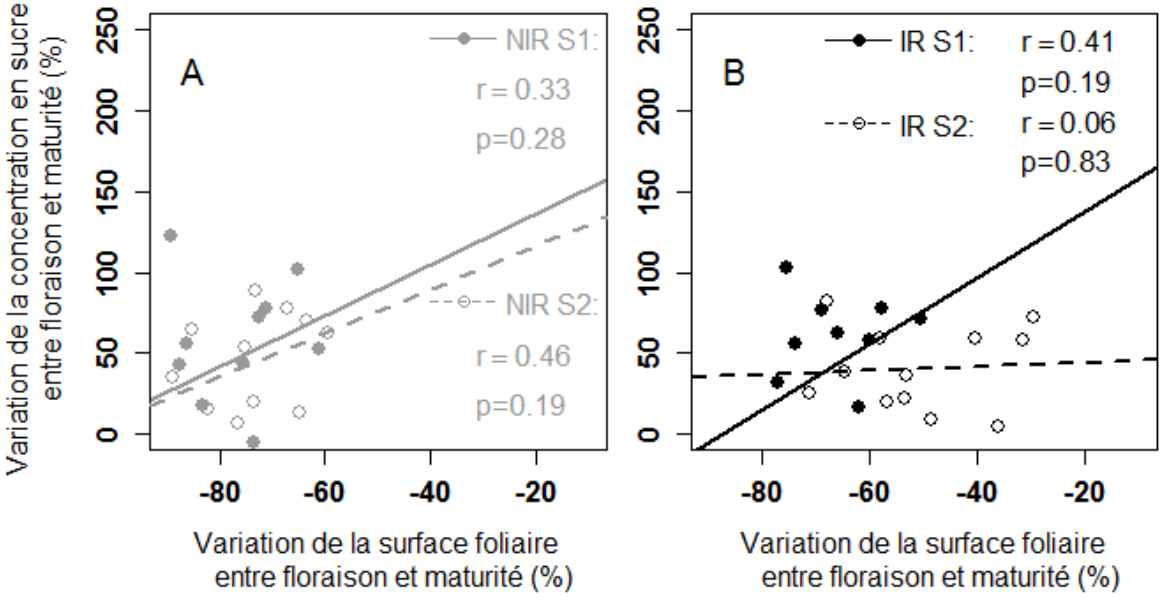


Fig.3-S5. Régression linéaire entre la variation (de la floraison à maturité) de la concentration en sucre (axe X) et la surface foliaire (axe Y) à travers les 12 accessions sucrées étudiées en 2014. S1 et S2 représentent respectivement les dates de semis précoce (17 juillet) et tardive (6 août). Les données sont présentées pour les traitements (A) non-irrigués (NIR) et (B) irrigué (IR). Les coefficients de corrélation (r) et les probabilités (p) sont présentés pour chaque traitement pour chaque date de semis.

Tableau 3-S1. Corrélations entre les variables phénologiques, morphologiques et de productions de sucre à floraison à travers 12 accessions sucrées de sorgho étudiées en deux dates de semis (S1 : 6 août ; S2 : 21 août) en 2014. FLA : Surface de la feuille drapeau (cm^2), GLN : Nombre de feuilles vertes par plante, PLA : Surface foliaire verte de la plante (cm^2), SDW: Matière sèche de la tige (g), IN : nombre d'entrenœuds, INL: Longueur moyenne des entrenœuds (cm), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: concentration en sucre (mg g^{-1}).

	DR	Phase végétative (j)	FLA	GLN	PLA	PLA/SDW	Diamètre tige (mm)	IN	INL	Hauteur plante (cm)	SDW	Brix	Humidité tige (%)	SCT
Phase végétative (j)	-0,769***													
FLA	-0,411*	0,211												
GLN	-0,386	0,660***	-0,026											
PLA	0,097	0,191	0,002	0,568**										
PLA/SDW	0,039	-0,209	0,124	0,231	0,405									
Diamètre tige (mm)	-0,099	0,200	0,099	0,488*	0,731***	0,550**								
IN	-0,351	0,508*	-0,283	0,539**	0,176	-0,266	0,090							
INL	-0,070	0,089	0,006	0,049	-0,273	-0,527	-0,483	0,257						
Hauteur plante	-0,204	0,219	-0,114	0,185	-0,217	-0,561**	-0,407*	0,605**	0,907***					
SDW	-0,037	0,432*	-0,056	0,268	0,426*	-0,629**	0,125	0,427*	0,202	0,309				
Brix	0,118	-0,305	-0,385	-0,132	0,164	0,118	0,225	0,019	-0,377	-0,238	0,006			
Humidité tige (%)	0,058	-0,242	0,170	-0,120	0,133	0,447*	0,375	-0,132	-0,291	-0,284	-0,370	0,391		
SCT	0,043	0,022	-0,057	0,071	0,449*	-0,078	0,420*	0,277	-0,100	0,032	0,414*	0,615**	0,622**	
SCC	0,031	-0,188	-0,015	-0,063	0,167	0,297	0,350	0,021	-0,167	-0,127	-0,196	0,585**	0,907***	0,778***

* P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001

Chapitre 4

Effet du déficit hydrique post-floral sur l'allocation des carbohydrates au sein de la plante de sorgho sucré.

4.1. Résumé

Nombre d'études ont montré chez le sorgho grain l'effet bénéfique du *stay-green* dans le maintien du rendement grain sous condition de déficit hydrique post-floral. Le chapitre 3 de cette Thèse a montré l'effet bénéfique de ce caractère dans la combinaison du double rendement (sucre/grain) en condition de déficit hydrique post-floral chez le sorgho sucré photopériodique (PP). La présente étude vient évaluer, dans 5 des 12 accessions étudiées précédemment, la dynamique du contenu en carbohydrates dans le jus de la tige et le gradient le long de la tige, après floraison et en fonction de l'état hydrique post-floral. Les résultats ont montré que dans les différents niveaux d'entrenœuds et dans le jus de la plante entière, le sucrose est le sucre majoritaire suivi du glucose et du fructose durant la phase post-florale. Dans la tige à ces stades, la concentration en sucrose a suivi un gradient décroissant de la base vers le sommet. Le stress hydrique post-floral a affecté les concentrations en sucre, mais de façon variable en fonction des niveaux d'entrenœuds sur la tige. Le sucrose a été plus affecté (réduit) au niveau des entrenœuds plus proches de la panicule, pouvant traduire une remobilisation en faveur de la panicule, tandis que l'amidon l'a été plus au niveau des entrenœuds de la base, pouvant traduire une dégradation en sucres solubles (glucose) contribuant à l'ajustement osmotique des tissus et potentiellement aux remobilisables. La dynamique post-florale évaluée, a montré une accumulation continue du sucre entre la floraison et la maturité mais avec une chute entre grain laiteux et grain pâteux, i.e. durant le remplissage des grains, avant de remonter jusqu'à maturité physiologique. L'effet prolongé du déficit hydrique un mois après la maturité physiologique a été dépressif sur le contenu en sucre au cours de la deuxième année de l'étude où ce test a été fait. La chute de la concentration en sucre entre grain laiteux et grain pâteux observée, l'a été pour les deux traitements hydriques mais un peu plus prononcé pour le traitement stressé, montrant dans tous les cas une contribution de la tige au remplissage de la panicule. Cependant, la remontée observée après grain pâteux jusqu'à la maturité physiologique a permis d'ajuster le contenu en sucre et a permis d'aboutir à un double rendement (sucre/grain) avec les panicules qui ont été bien remplies notamment en 2013. La variation due au déficit hydrique de la jutosité de la tige ainsi que de la teneur en sucre le long des entrenœuds de la tige a montré une variation entre accessions. En particulier, l'accession SS10, avec le meilleur maintien de sa surface foliaire verte post-florale, a pu montrer le meilleur maintien de sa jutosité et teneur en sucre. Ces résultats apportent une

meilleure compréhension des mécanismes expliquant l'élaboration du rendement en sucre, sa compétition avec le grain et sa sensibilité au déficit hydrique.

Mots clés : Sorgho sucré, Photopériodisme, Stress hydrique post-floral, Hydrates de carbone, Dynamique d'accumulation.

4.2. Introduction

Le remplissage des grains, défini comme un flux d'hydrates de carbone des parties végétatives de la plante vers la panicule est essentiel pour l'élaboration du rendement en grain. Il dépend avant tout de la disponibilité en hydrates de carbone de la plante, notamment assurée par la photosynthèse des feuilles (de Souza et al., 2015). Pour cette raison, l'occurrence d'un stress hydrique durant le remplissage des grains peut dramatiquement affecter le rendement en grain (Beheshti et Behboodi Fard, 2010). Cependant, dans l'optique de compenser cette réduction dans l'apport en hydrate de carbone de la plante dû à une réduction de l'activité photosynthétique et de la surface foliaire, certaines graminées dont le sorgho sont capables de remobiliser les réserves en hydrates de carbone non-structuraux de la tige vers la panicule pour assurer le remplissage des grains (Fisher et Wilson, 1971; Slewinski, 2012). Cette adaptation a été déjà démontrée comme favorisant le maintien du rendement en grain chez le sorgho grain (Blum et al., 1997) mais compétit avec et affecte la production de sucre chez le sorgho sucré dédié à des usages alternatifs dont la production de bioéthanol (Burks et al., 2015).

Plusieurs stratégies ont été suggérées pour réduire l'effet d'un stress hydrique post-floral sur le remplissage des grains. Parmi elles, la réduction de l'utilisation pré-floral de l'eau à travers la réduction de la taille des plantes (le tallage) a été suggéré par van Oosterom et al. (2010). L'amélioration du système racinaire pour explorer les couches profondes du sol pour l'extraction de l'eau (Kulathunga, 2013); le *stay green* a été suggéré pour favoriser le maintien de la photosynthèse et la disponibilité en hydrates de carbone pour le remplissage des grains (Borrell et al., 2000a).

Les hydrates de carbone contenus dans la tige du sorgho sucré sont notamment le sucrose, le glucose, le fructose et l'amidon (Almodares et al., 2007) et leur composition dépend de l'âge de la plante et des entrenœuds (Gutjahr et al., 2013a). Le sucrose est le sucre principal avec une

concentration variable entre entrenœuds, généralement, de façon décroissante de la base de la tige vers le sommet (Gutjahr et al., 2013a).

Dans le chapitre précédent soutenu par Promkhambut et al. (2011) et Peloewetse (2012), il a été montré que des accessions photosensibles de sorgho de grande taille n'ont pas observé une compétition de carbone entre le stockage des hydrates de carbone dans la tige et le remplissage de la panicule, et cependant sauf sous déficit hydrique post-floral. De façon intéressante, parmi les douze accessions étudiées celles qui étaient capables de minimiser cette compétition et maintenir une double production des grains et du sucre sous déficit hydrique post-floral présentaient une meilleure aptitude pour le *stay green*, i.e. la plus faible sénescence des feuilles entre la floraison et la maturité.

La présente étude vise à mieux comprendre, en termes de dynamique et à la fois à l'échelle de la plante entière et des organes, la façon dont le remplissage des grains et le stockage du sucre dans la tige compétissent en fonction du statut hydrique post-floral et de la morphologie de la plante. Pour cette raison, cinq des douze accessions étudiées dans le chapitre précédent étaient sélectionnées sur la base de leur distribution dans les groupes établis contrastant pour la taille de la plante, la surface foliaire, la production de sucre et de grain et leur maintien sous stress.

4.3. Matériel et méthodes

4.3.1. Matériel végétal

Les 5 accessions de sorgho (SS3, SS6, SS7, SS10 et SS11) étudiées ici étaient précédemment décrites dans la Tableau 3-1 présenté au chapitre 3. Elles ont été testées en deux années consécutives en utilisant deux dates de semis (S1: 17 juillet et 6 août, S2: 12 août et 21 août respectivement en 2013 et 2014) et deux régimes hydriques post-floraux (NIR : non irrigué, IR : irrigué) avec trois répétitions (R). Pour cette étude, seule la première date de semis des deux années a été considérée en raison des moyens disponibles pour le dosage échantillons au laboratoire.

4.3.2. Conditions expérimentales

Les conditions environnementales, le suivi des expérimentations sur les deux années ont été présentées et décrites au chapitre 3.

4.3.3. Surface foliaire, biomasse et teneur en sucre post-florales à l'échelle de la tige et de l'entrenœud

La teneur en sucre a été analysée durant les deux années pour les traitements hydriques (NIR, IR).

En 2013, quatre stades étaient considérés pour les mesures de sucre en dynamique : floraison (FLO), grain laiteux (MG), grain pâteux (DG) et maturité physiologique (MAT). Alors qu'en 2014, les stades considérés étaient FLO, DG, MAT et un mois après la maturité (M30). M30 a été ajouté pour tester l'effet prolongé du stress hydrique sur le contenu en sucre de la tige, vu que pour une production industrielle, le génotype maintenant le sucre et le jus aussi longtemps que possible dans la tige est désiré. A chaque stade, trois plants par parcelle ont été aléatoirement choisis pour évaluer le poids frais de la panicule (PFW) et de la tige (SFW). Les tiges sont ensuite broyées pour évaluer le poids de jus (JW, comme décrit dans Tovignan et al. (2015)) et le Brix a été mesuré sur le jus extrait à l'aide d'un réfractomètre numérique (HANA© instruments, USA). La bagasse issue de l'extraction a été bien séchée au soleil suivi d'un passage de 48h à l'étuve réglée à 70°C pour l'estimation de la matière sèche de la tige (SDW). Le poids sec de la panicule a été évalué de la même façon.

La dynamique d'accumulation du sucre a été évaluée aux stades grain laiteux et grain pâteux au cours des deux années sur trois autres plants aléatoirement choisis par parcelle. Trois niveaux d'entrenœuds ont été considérés : le second entrenœud allongé à partir de la base (IN2), l'entrenœud médian (INm) et l'entrenœud en dessous du pédoncule (INP-1). Le Brix a été mesuré sur quelques gouttes de jus prélevées sur un morceau de la partie médiane de l'entrenœud pressé à l'aide d'un extracteur manuel (ATAGO CO, LTD, Tokyo, Japon). Le poids frais, le poids sec et leur différence (humidité) pour chaque entrenœud ont été évalués.

La teneur en sucre (SCT) et la concentration en sucre (SCC) du jus de la plante entière et des entrenœuds individuels ont été estimées en utilisant les équations suivantes utilisées par Gutjahr et al. (2013b).

$$SCT = \frac{Brix \times 8{,}827 \times (SFW - SDW)}{1000}, \quad \text{(Eq 4-1)}$$

où 8,827 est la pente de la droite de régression entre le Brix et la concentration en sucre g L^{-1}.

$$SCC = \frac{SCT}{SDW} \times 1000 \quad \text{(Eq 4-2)}$$

Le pourcentage de sucre dans l'humidité (SJ) contenue dans les entrenœuds est calculé comme suit :

$$SJ = \frac{SCT}{SFW - SDW} \times 100 \quad \text{(Eq 4-3)}$$

Au stade grain pâteux seulement, sur trois plants par parcelle, trois niveaux d'entrenœuds ont été sélectionnés: IN2, INm et INP-1. Des échantillons de grains et de bagasse ont été aussi collectés. Tous ces échantillons ont été lyophilisés au CERAAS (Thiès, Sénégal) puis envoyés au CIRAD (Montpellier) pour le dosage des hydrates de carbone à l'aide d'un HPLC. A l'aide d'un vibro-broyeur (Mill MM 200 (Retsch, Germany), les échantillons d'entrenœuds, de la bagasse et de grains ont été réduits en poudre et utilisés pour l'extraction des sucres solubles. Vingt milligrammes de chaque échantillon ont été introduits dans un microtube et séchés à l'étuve à 60°C pendant 2h. Dans un autre microtube contenant 2mg d'échantillon, 1mL d'éthanol 80% a été ajouté. Il a été placé dans au bain marie durant 30min à 78°C et centrifugé durant 10min à 10,000 rpm/min. Le surnageant était récupéré dans une fiole de 50mL préalablement remplie avec environ 20mL d'eau ultra-pure. Le culot restant a été lavé deux fois à l'aide d'1mL d'éthanol 80%. A la fin de cette étape, le surnageant et le culot ont été récupérés et ce dernier a été utilisé pour le dosage de l'amidon. Le culot a été gardé au frais à -30°C après addition de 500µL d'éthanol. Alors que le surnageant a été récupéré dans une fiole jaugée de 50mL et additionné d'eau ultra-pure. Un volume de 2,5mL de cette solution a été prélevé et filtré à l'aide d'un filtre à membrane PES de 1,22µm dans un microtube de 2mL avant d'être gardé au frais.

Le sucrose, le glucose, le fructose et l'amidon ont été analysés dans les échantillons d'entrenœuds, de bagasse, de grains et du jus de la plante entière à l'aide d'un HPLC comme l'ont décrit Gutjahr et al. (2013a).

La surface foliaire verte (PLA) a été évaluée à floraison (FLO) et à maturité (MAT) sur trois plants par parcelle pour chaque accessions et régime hydrique comme décrit dans Tovignan et al. (Chapitre 3). En conséquence, la variation du PLA entre FLO et MAT (varPLA) a été calculée comme un indicateur du *stay green* comme suit :

$$varPLA = \frac{PLA_{MAT} - PLA_{FLO}}{PLA_{FLO}} \times 100 \qquad \text{(Eq 4-4)}$$

La hauteur de la plante (PH) a été mesurée à FLO comme présenté dans Tovignan et al. (2015).

4.4. Analyse des données

L'analyse de la variance (ANOVA) et le HSD test de Tukey pour la comparaison des moyennes, ont été faits à l'aide du logiciel R version 3.0.2 (http://www.R-project.org/; R Core Team, 2013).

4.5. Résultats

4.5.1. Variabilité morphologique et de production des 5 accessions étudiées

Toutes les variables relatives au *stay green*, à la production de sucre et grain ont observé un effet significatif (P<0,001) sauf la SCC-MAT. Par contre, l'effet répétition n'est pas présenté mais il n'a été significatif que pour SCT-MAT en 2014 (P<0,01).

L'effet régime hydrique (D) était significatif pour toutes les variables liées au *stay green* en 2013 (P<0,001) alors qu'en 2014, il était légèrement significatif seulement pour la surface foliaire à maturité PLA-MAT (P<0,05), en faveur du traitement IR (Table 4-1). Seule l'accession SS10 n'était pas affectée par D en 2013 alors qu'en 2014, aucune accession n'a été affectée par D pour PLA-MAT (Fig.4-1E). L'effet accession n'était significatif qu'en 2014 sur PLA-MAT. VarPLA était affectée par D en 2013 pour les accessions SS3 et SS11 (Fig. 4-1F). L'effet accession n'a affecté varPLA dans aucune année. La hauteur de la plante à floraison a été affectée par l'effet accession pour les deux années (Fig.4-1C).

Le stress hydrique a légèrement affecté SCT-MAT et JW-MAT en 2013 (P<0,05) alors qu'en 2014, seul SCC-MAT a été affecté (P<0.05). L'effet accession était fortement significatif

(P<0,001 et P<0,01 pour SCT-MAT en 2014) sur toutes les variables de production de sucre dans les deux années (Tableau 4-1). L'interaction DxA n'était significative sur aucune variable de production de sucre pour aucune des deux années.

Le stress hydrique n'a pas affecté la production de grain alors que cette dernière a été légèrement affectée par l'effet accession en 2013 (P<0,05) et fortement en 2014 (P<0,001) pour PDW-MAT (Tableau 4-1, Fig.4-1G et H).

Globalement, indépendamment des années et sauf pour varPLA, l'effet accession a été noté sur toutes les variables.

Tableau 4-1. Effets du régime hydrique post-floral (D), accession (A), répétition (R) et année sur le *stay green*, les variables relatives à la production de sucres et de grain à maturité (MAT). La moyenne par traitement hydrique dans chaque année est présentée pour chaque variable. PLA: Surface foliaire verte (cm^2), SCT: Teneur en sucre (g), SCC: Concentration en sucre ($mg\ g^{-1}$ DW), JW : Poids de jus (g), PDW: Poids de la panicule (g). "Var" indique la variation (%) pour une variable donnée entre la floraison et la maturité.

	2013					2014					
	NIR	IR	D	A	DxA	NIR	IR	D	A	DxA	Année
Stay-green											
PLA-MAT	1115	2542	***	ns	ns	725,7	1057	*	**	ns	***
varPLA	-71,5	-44,8	***	ns	ns	-76,4	-69,5	ns	ns	ns	***
Production de sucre											
SCT-MAT	48,2	62,15	*	***	*	35,9	28,59	ns	**	ns	***
SCC-MAT	557,2	561,8	ns	***	ns	549	480	*	***	ns	ns
JW-MAT	169,5	219,7	*	***	ns	81,89	64,47	ns	***	ns	***
Production de grain											
PDW-MAT	43,6	49,6	ns	*	ns	28,99	24,53	ns	***	ns	***
varPDW	254,8	258,9	ns	ns	ns	131,5	60,98	ns	ns	ns	***

*** P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001**

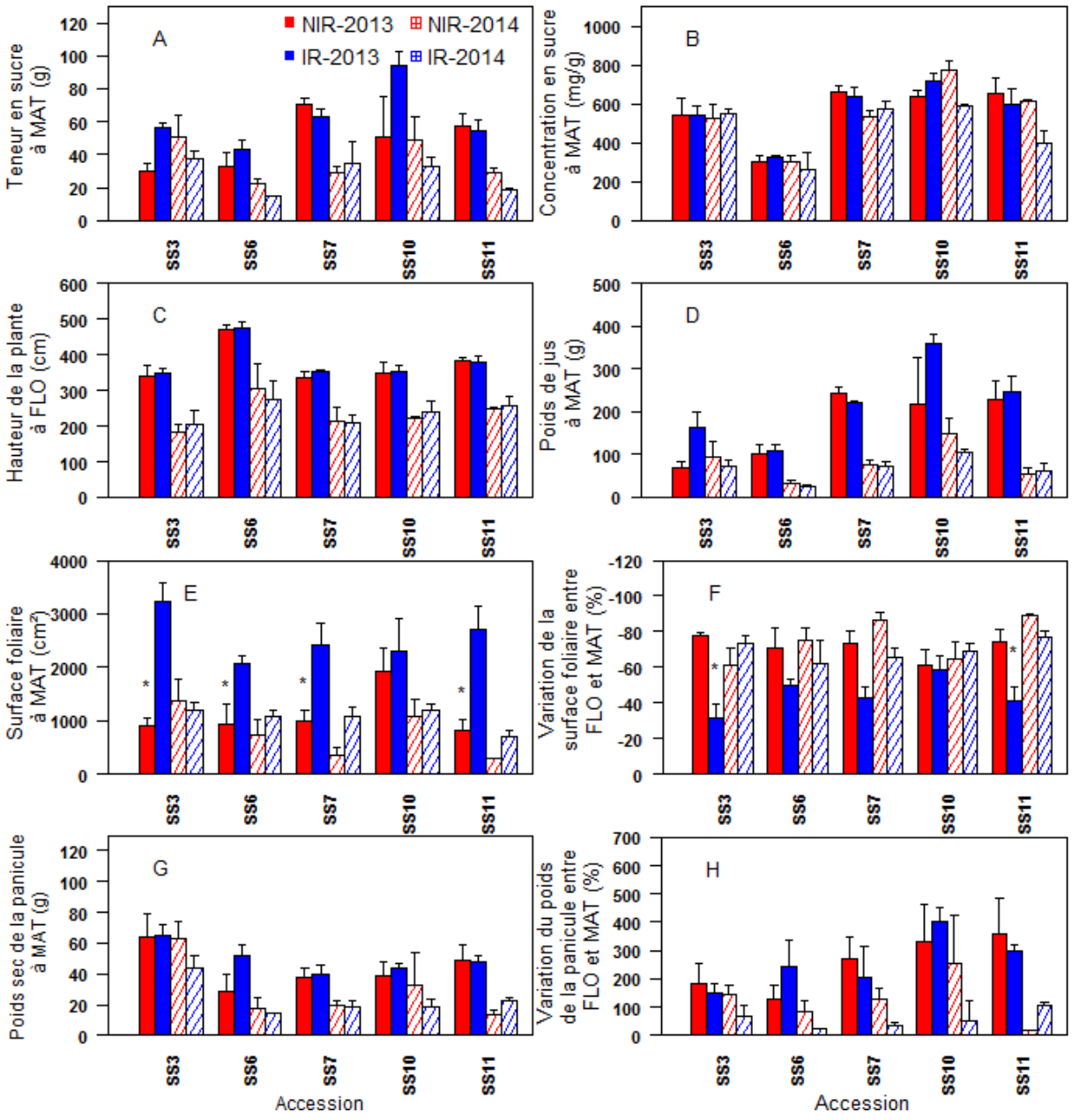


Fig.4-1. Valeurs moyennes et erreur standard de la teneur en sucre à maturité (MAT) (A), la concentration en sucre à MAT (B), hauteur de la plante à floraison (FLO) (C), poids de jus à MAT (D), surface foliaire à MAT (E), variation de la surface foliaire entre FLO et MAT (F), poids sec de la panicule à MAT (G) et la variation du poids sec de la panicule entre FLO et MAT (H) mesurée sur une date de semis pour les deux années (17 juillet, 2013; 6 août, 2014) sur les 5 accessions de sorgho sucré (SS). * indique la différence significatif entre traitements hydriques (P<0,05).

4.5.2. Influence du régime hydrique post-floral sur la variabilité du sucre à l'échelle de la plante entière

Le Tableau 4-2 présente l'effet du régime hydrique post-floral (D), de l'accession (A), DxA et répétition (R) sur les hydrates de carbone (glucose (GLU), fructose (FRU), sucrose (SUC), les sucres solubles totaux (SST) et/ou amidon) contenus dans le jus de la tige et dans la bagasse. L'effet répétition (R) n'était pas significatif sur les hydrates de carbone contenus dans la bagasse mais n'était significatif que sur GLU et FRU du jus de la tige en 2013.

Sur le jus de la tige, la concentration en GLU était significativement affectée par D ($P<0,001$, Tableau 4-2, Fig.4-2A) sur les deux années en faveur du traitement NIR. Il a affecté SS10 en 2013 mais pas en 2014 sur SS3. L'effet accession était significatif sur GLU ($P<0,001$) et SS7, SS10 et SS11 étaient les plus performantes accessions dans les deux années. Similairement au glucose, le fructose était affecté par D ($P<0,001$) et A (2013: $P<0,01$, 2014: $P<0,001$). Seules les accessions SS10 et SS7 étaient affectées par D en 2013 et 2014 respectivement. SS7, SS10 et SS11 étaient les meilleures accessions pour les deux années. Le sucrose était significativement affecté par D (2013: $P<0,01$, 2014: $P<0,001$) et A (2013: $P<0,05$, 2014: $P<0,01$). Seul SS7 était affecté par D en 2014. Les accessions SS3, SS6, SS7 et SS10 étaient les meillleures pour les deux années. Les sucres totaux SST n'étaient pas affectés par D en aucune année mais par A dans les deux années ($P<0,05$). L'interaction DxA n'était pas significative. Les accessions SS3, SS7, SS10 et SS11 étaient les meilleures identifiées pour les deux années. Dans le jus de la tige, le SUC était le sucre le plus concentré (126,3g/L: 71,2%) suivi du GLU (34,8g/L: 19,6%) et du FRU (16,2g/L: 9,2%).

Pour la bagasse, D a affecté significativement glucose et fructose ($P<0,001$, Tableau 4-2, Fig.4-2B) en faveur du traitement NIR. Il a affecté seulement l'accession SS11 pour le glucose. Pour les deux variables, l'effet accession était significatif ($P<0.05$) et les accessions les plus performantes étaient SS7, SS10 et SS11. Sur le sucrose, l'effet D était significatif et a favorisé le traitment IR. Il n'était significatif que sur SS7. Les accessions les plus performantes étaient SS3, SS7 and SS10. Par contre, sur les sucres solubles totaux, D n'était pas significatif mais A l'était et les accessions les plus performantes étaient SS10, SS7 et SS11. Similairement au sucrose, D était significatif sur l'amidon et en faveur du traitement irrigué. Il n'a affecté que SS7. Les accessions ayant montré les meilleures performances pour l'amidon sont SS10, SS3 et SS7.

Comparés à l'amidon, les sucres solubles étaient importants dans la bagasse (Fig.4-2B) et sont distribués en ordre décroissant comme suit : sucrose (182,1mg g^{-1}: 54,7%), glucose (98,4 mg g^{-1}: 29,5%) et fructose (52,7 mg g^{-1}: 15,8%). L'amidon a représenté 2,2% des hydrates de carbone de la bagasse.

Tableau 4-2. Effets du régime hydrique post-floral (D), accession (A), DxA, répétition (R) et année sur les hydrates de carbone (glucose (GLU), fructose (FRU), sucrose (SUC), sucres solubles totaux (SST) et/ou amidon) contenus dans le jus de la tige et dans la bagasse des 5 accessions étudiées.

	GLU		FRU		SUC		SST		amidon
	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2014
Jus de la tige									
D	***	***	***	***	**	***	ns	ns	-
A	***	***	**	***	*	**	*	*	-
DxA	**	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	-
R	**	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	-
Année	ns		ns		***		***		-
Bagasse									
D	-	***	-	**	-	***	-	ns	**
A	-	*	-	*	-	*	-	**	**
DxA	-	ns	-	ns	-	*	-	ns	ns
R	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	ns

*** P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001**

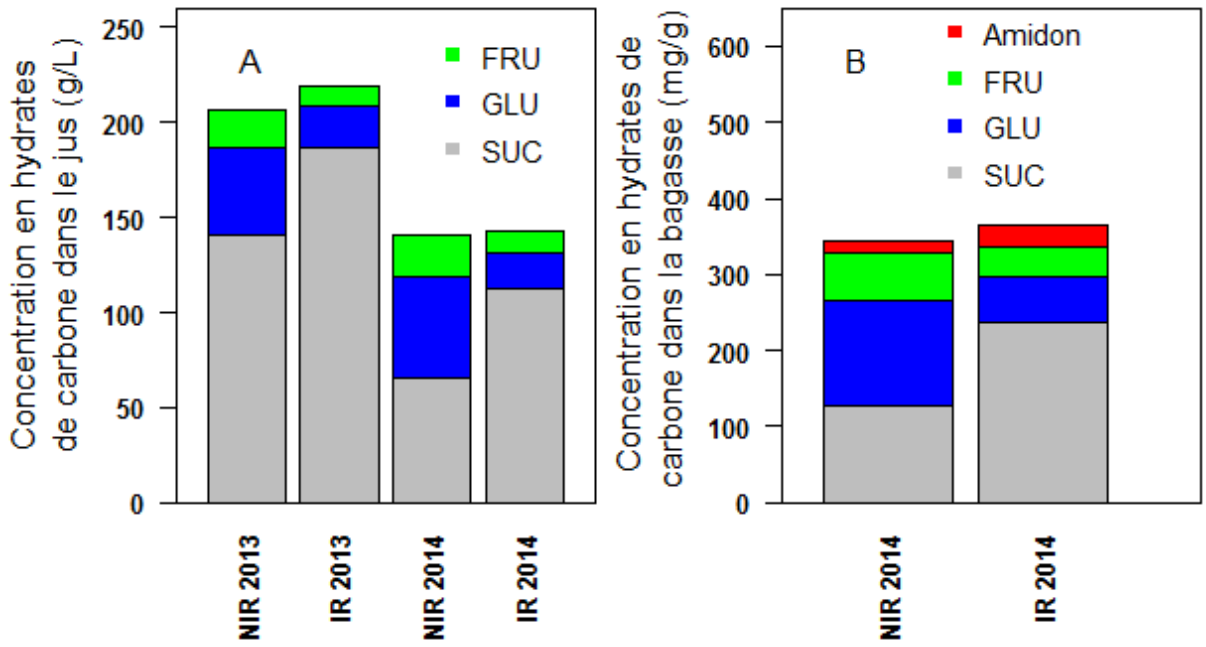


Fig.4-2. Concentration d'hydrates de carbone contenus dans le jus de la tige (A) et dans la bagasse (B) (SUC: sucrose, GLU: glucose, FRU: fructose et/ou amidon) comparée entre deux traitements hydriques post-floraux (IR: irrigué, NIR: non-irrigué) en 2013 et 2014 pour le jus de la tige et rien qu'en 2014 pour la bagasse. Les données présentées représentent des moyennes de 5 accessions.

4.5.3. Effet du stress hydrique post-floral sur la dynamique d'accumulation de sucre à l'échelle de la plante entière

Globalement, la dynamique post-florale d'accumulation de sucre était surtout influencée par la dynamique de l'humidité de la tige. La concentration en sucre de la tige a augmenté entre FLO et MG et a décru de MG à DG, i.e. durant le remplissage des grains avant d'augmenter à nouveau jusqu'à maturité. Les résultats ont montré que les accessions étudiées étaient capables d'accumuler du sucre après la floraison jusqu'à maturité, même en conditions stressées. La chute notée entre MG et DG était pour les deux traitements hydriques mais légèrement plus prononcée pour le traitement stressé NIR, montrant une faible remobilisation de C dans la tige durant le

remplissage des grains. En 2014, l'effet prolongé du stress a été dépressif sur la production de sucre.

L'effet D était significatif rien que sur l'humidité de la tige HUM (en 2013, $P<0,05$) et le pourcentage de sucre contenu dans l'humidité de la tige SJ (en 2014, $P<0,001$). Les effets accessions (A) et stade de mesures (St) étaient significatifs sur toutes les variables pour les deux années. La dynamique de ces caractères a fortement varié ($P<0,001$) entre années (pour SJ, $P<0,01$) (Tableau 4-3). La Fig.4-3 montre la dynamique de la concentration en sucre, de l'humidité de la tige et du pourcentage de sucre dans l'humidité de la tige comparés entre traitements hydriques pour les deux années. De même, le Tableau 4-4 montre ces dynamiques de façon chiffrée en mettant en exergue la significativité entre stades de mesure et en ressortant le gain ou la perte obtenu entre deux stades de mesures consécutives. En 2013, SCC et HUM ont augmenté significativement entre FLO et MG pour les deux traitements hydriques avant de décroitre entre MG et DG pour à la fois SCC et HUM en NIR, et seulement HUM en IR. Ensuite, elles ont augmenté légèrement pour NIR mais étaient restées constantes pour IR jusqu'à maturité **(**Tableau 4-4, Fig.4-3A et C). Par contre, comme les mesures de sucre n'ont pas été prises au stage grain laiteux (MG) en 2014, SCC et HUM ont décru (pas significativement) directement de FLO à DG pour les deux traitements hydriques. Elles ont ensuite significativement augmenté jusqu'à MAT avant de décroitre jusqu'à M30. Par ailleurs, SJ a significativement augmenté de FLO à DG et est resté stable jusqu'à maturité en 2013. Alors qu'en 2014, pour l'IR, il a constamment augmenté de FLO à M30 tandis qu'en NIR, il a décru de FLO à DG avant d'augmenter à MAT et a décru encore jusqu'à M30 (Tableau 4-4, Fig.4-3E et F).

Tableau 4-3. Effets du régime hydrique post-floral (D), accession (A), stade (St), leurs interactions, répétition (R) et année sur la concentration en sucre (SCC), l'humidité de la tige (HUM) et le pourcentage de sucre contenu dans l'humidité de la tige (SJ) mesurés à 4 stades phénologiques par année (FLO: floraison, MG: grain laiteux, DG: grain pâteux, MAT: maturité et/ou M30: maturité plus 30 jours) pour deux traitements hydriques post-floraux (irrigué et non-irrigué) et 5 accessions étudiées semées le 17 juillet 2013 et le 6 août 2014.

	SCC (mg g^{-1})		HUM (%)		SJ (%)	
	2013	2014	2013	2014	2013	2014
D	Ns	ns	*	ns	ns	***
A	***	***	***	***	***	***
St	***	***	***	***	***	***
DxA	ns	ns	ns	*	ns	ns
DxSt	*	***	ns	ns	ns	***
AxSt	***	**	ns	ns	**	ns
DxAxSt	ns	ns	ns	ns	ns	ns
R	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Année	***		***		**	

*** P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001**

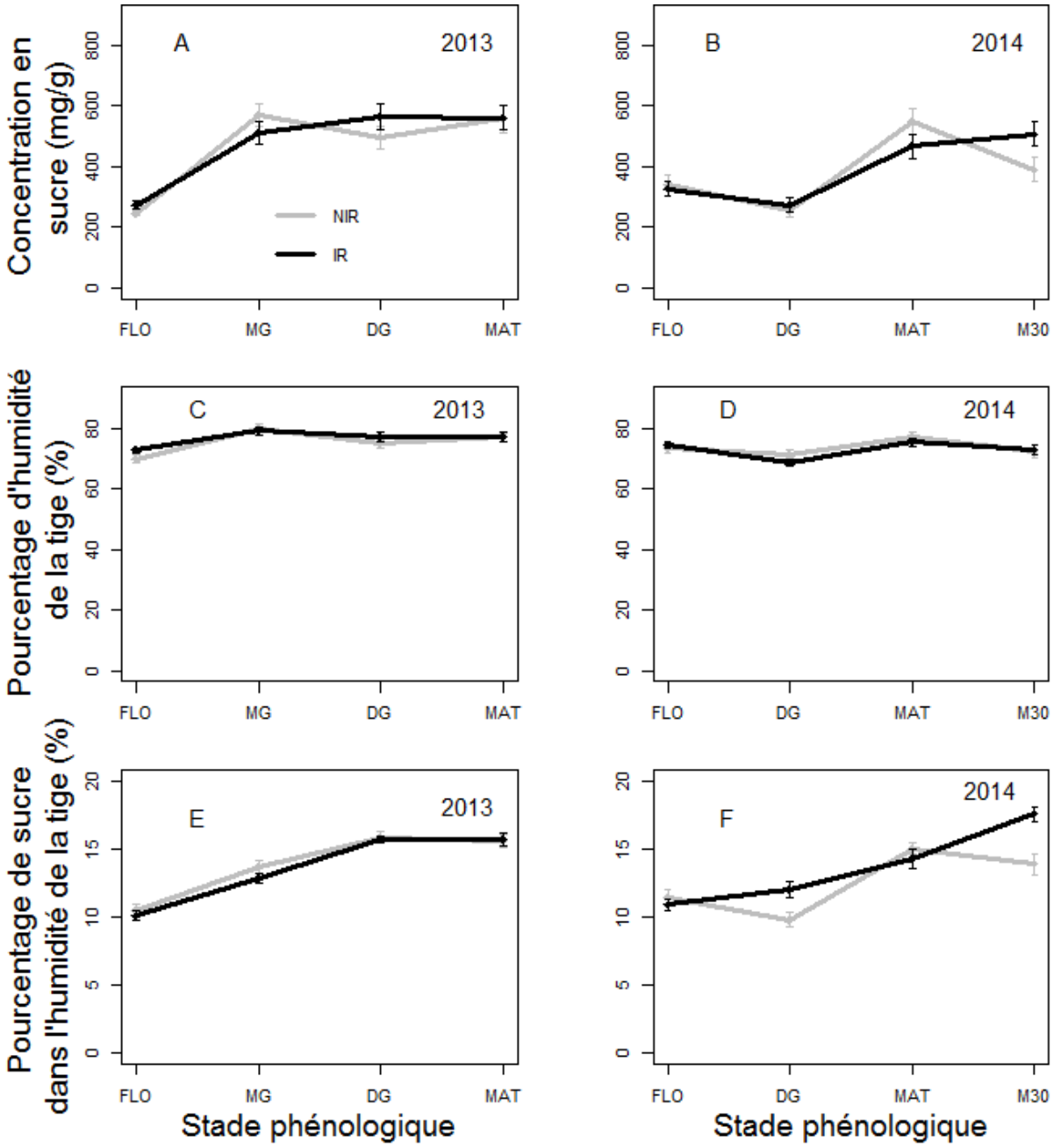


Fig.4-3. Variation de la concentration en sucre (A et B), pourcentage d'humidité dans la tige (C et D) et pourcentage de sucre contenu dans l'humidité de la tige (E et F) comparée entre traitements hydriques post-floraux (IR : irrigué et NIR : non-irrigué) pour les deux années (2013 et 2014), mesurés à FLO (floraison), MG (grain laiteux), DG (grain pâteux), MAT (maturité) et M30 (maturité plus 30 jours).

Tableau 4-4. Dynamique de la concentration en sucre (SCC), de l'humidité de la tige (HUM) et du pourcentage de sucre contenu dans l'humidité de la tige (SJ) comparée entre deux traitements hydriques post-floraux, (IR : irrigué et NIR : non-irrigué) pour les deux années (2013 et 2014). Les données sont mesurées à 4 stades phénologiques (FLO: floraison, MG: grain laiteux, DG: grain pâteux, MAT: maturité et/ou M30: maturité plus 30 jours). Δ est la variation d'une variable donnée entre deux stades de mesure consécutifs. Pour une année et une variable donnée, les moyennes suivies des mêmes lettres ne sont pas statistiquement significatives ($P<0.05$).

	2013				2014			
	NIR	Δ (%)	IR	Δ (%)	NIR	Δ (%)	IR	Δ (%)
	SCC (mg g^{-1})							
FLO	246,1b		273,7b		339,2cd		327,0cd	
MG	570,8a	131,9	512,9a	87,4	-	-	-	-
DG	498,1a	-12,7	563,6a	9,9	253,5d	-25,3	273,9d	-16,2
MAT	557,2a	11,9	561,8a	-0,3	549a	116,6	468,3ab	71,0
M30	-	-	-	-	391,6bc	-28,7	507,5a	8,4
	HUM (%)							
FLO	69,9d		72,9cd		73,6ab		74,3ab	
MG	79,9a	14,3	79,1a	8,5	-	-	-	-
DG	74,8bc	-6,5	77,1ab	-2,5	71,5bc	-2,9	68,9c	-7,4
MAT	76,9ab	2,9	77,1ab	0,0	77,3a	8,1	75,4ab	9,5
M30	-	-	-	-	72,4bc	-6,3	73,1b	-3,0
	SJ (%)							
FLO	10,5c		10,0c		11,5de		10,9de	
MG	13,6b	29,9	12,8b	27,5	-	-	-	-
DG	15,8a	16,1	15,7a	22,4	9,8e	-14,7	12,0cd	10,3
MAT	15,6a	-1,5	15,7a	0,0	15,0b	53,6	14,3b	18,9
M30	-	-	-	-	13,9bc	-7,7	17,5a	22,8

4.5.4. Influence du stress hydrique post-floral sur la variabilité des hydrates de carbone à l'échelle de l'entrenœud

Concernant la concentration en sucre mesurée dans les entrenœuds au stades grain laiteux et grain pâteux, l'effet du régime hydrique post-floral (D) était significatif sur tous les hydrates de carbone pour les deux années sauf sur les sucres solubles totaux (SST) en 2014. Les effets accessions (A) et organe (O) étaient significatifs sur tous les hydrates de carbone pour les deux années. Les interactions DxA étaient significatives sauf pour SST en 2014. L'interaction DxO était significative sauf en 2014 pour le fructose (FRU), le sucrose (SUC), les SST et l'amidon. L'interaction AxO était aussi significative sauf pour SUC et amidon en 2014. Dans les grains, D n'avait affecté aucun hydrate de carbone. Seul A a affecté le SUC et les SST (Tableau 4-5).

Dans les entrenœuds de la tige, le SUC était beaucoup plus concentré en IN2 et INm qu'en INP-1, i.e. il a observé un gradient décroissant de la base vers le sommet de la tige. Sa concentration a décru en général au niveau des traitements NIR pour les deux années. Il était même très faible dans les grains (Fig.4-4A). GLU était aussi concentré dans IN2 et INm qu'en INP-1. Il était contrairement au SUC, plus concentré en NIR qu'en IR. L'amidon était de façon évidente plus concentré dans les grains que dans les autres parties de la tige où il représente 9% des sucres non-structuraux de la tige (Fig.4-4C).

La réduction par le stress de la concentration en SUC dans les entrenœuds était plus prononcée au niveau des entrenœuds du haut et dans une mesure variable dépendant de l'accession (Fig.4-5A). En particulier, les accessions SS3, SS7 et SS11 ont observées les plus fortes réductions dans les deux années et SS1 n'a été réduite qu'en 2014. La concentration en sucrose dans les grains a par contre été augmentée par le stress dans une proportion variable en fonction de l'accession et de l'année. Cette hausse de concentration était particulièrement forte pour SS3 et SS11 en 2014, i.e. en deux situations où la réduction du SUC dans la tige était aussi forte. La variation du GLU avec le stress était aussi variable entre accessions dans les entrenœuds et dans les grains mais en général positive. Logiquement, les accessions ayant la plus forte réduction du SUC due au stress dans les entrenœuds ont observé une plus forte augmentation du GLU. La variation de l'amidon avec le stress a largement suivi la variation du sucrose entre organes et accessions. De façon intéressante, l'accession SS10, le plus *stay green* de cette étude particulièrement sous stress, a observé aussi la plus faible réduction des hydrates de carbone (SUC, amidon) dans les

entrenœuds du haut (INP-1), suggérant ainsi un bénéfice du *stay green* pour la réduction de la remobilisation du sucre des entrenœuds pour le remplissage des grains.

Tableau 4-5. Effets du régime hydrique post-floral (D), accession (A), organe (O), leurs interactions, répétition (R) et année sur la concentration (mg g^{-1} DW) des hydrates de carbone (glucose (GLU), fructose (FRU), sucrose (SUC), sucres soluble totaux (SST) et/ou amidon) mesurés dans trois niveaux d'entrenœuds (IN2, INm et INP-1) et grain au stade grain pâteux pour deux traitements hydriques post-floraux (irrigué et non-irrigué) et 5 accessions étudiées semées 17 juillet en 2013 et 6 août en 2014.

	GLU		FRU		SUC		SST		Amidon	
	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014
Entrenœuds										
D	***	***	*	***	***	***	***	ns	***	***
A	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**
O	***	***	***	***	***	*	***	***	*	*
DxA	**	***	*	***	*	***	***	ns	***	**
DxO	***	*	**	ns	**	ns	***	ns	**	ns
AxO	***	***	***	***	***	ns	***	*	***	ns
DxAxO	ns	ns	ns	ns	**	ns	**	ns	*	ns
R	*	***	ns	*	ns	ns	**	ns	*	ns
Année	***		***		***		***		***	
Grain										
D	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
A	ns	ns	ns	ns	***	ns	***	ns	ns	ns
DxA	ns	ns	ns	ns	***	ns	**	ns	ns	ns
R	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Année	***		***		ns		***		**	

*** P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001**

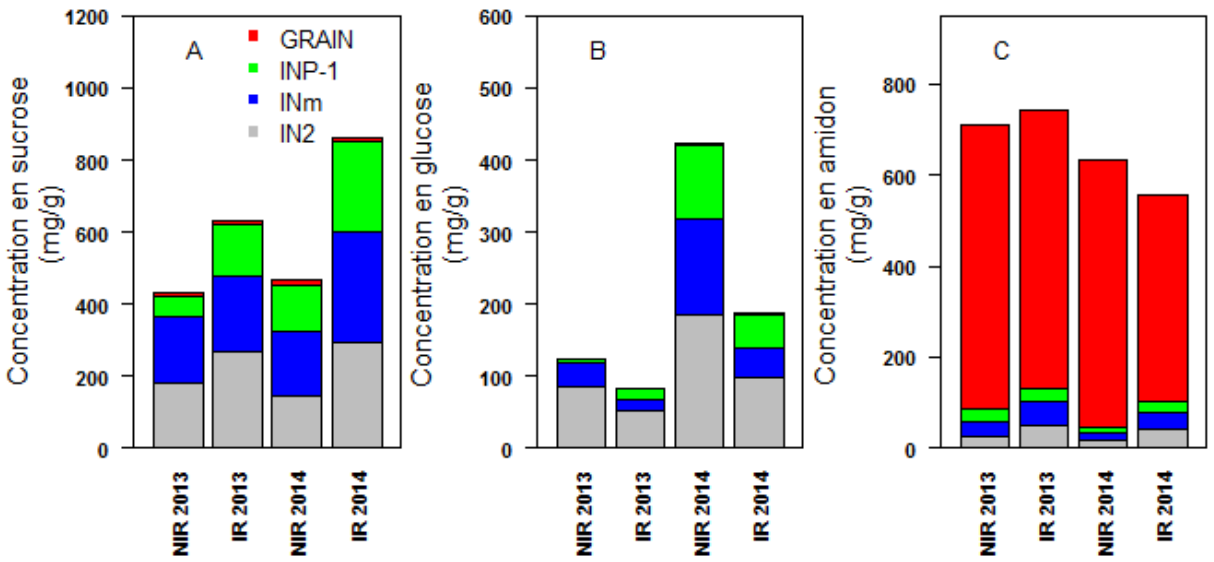


Fig.4-4. Concentration d'hydrates de carbone (sucrose (A), glucose (B) et amidon (C)) à trois niveaux d'entrenœuds et grain mesurés au stade grain pâteux, comparé entre deux traitements hydriques post-floraux (IR : irrigué et NIR : non-irrigué) et deux années (2013 et 2014). Les données présentées représentent les moyennes de 5 accessions étudiées

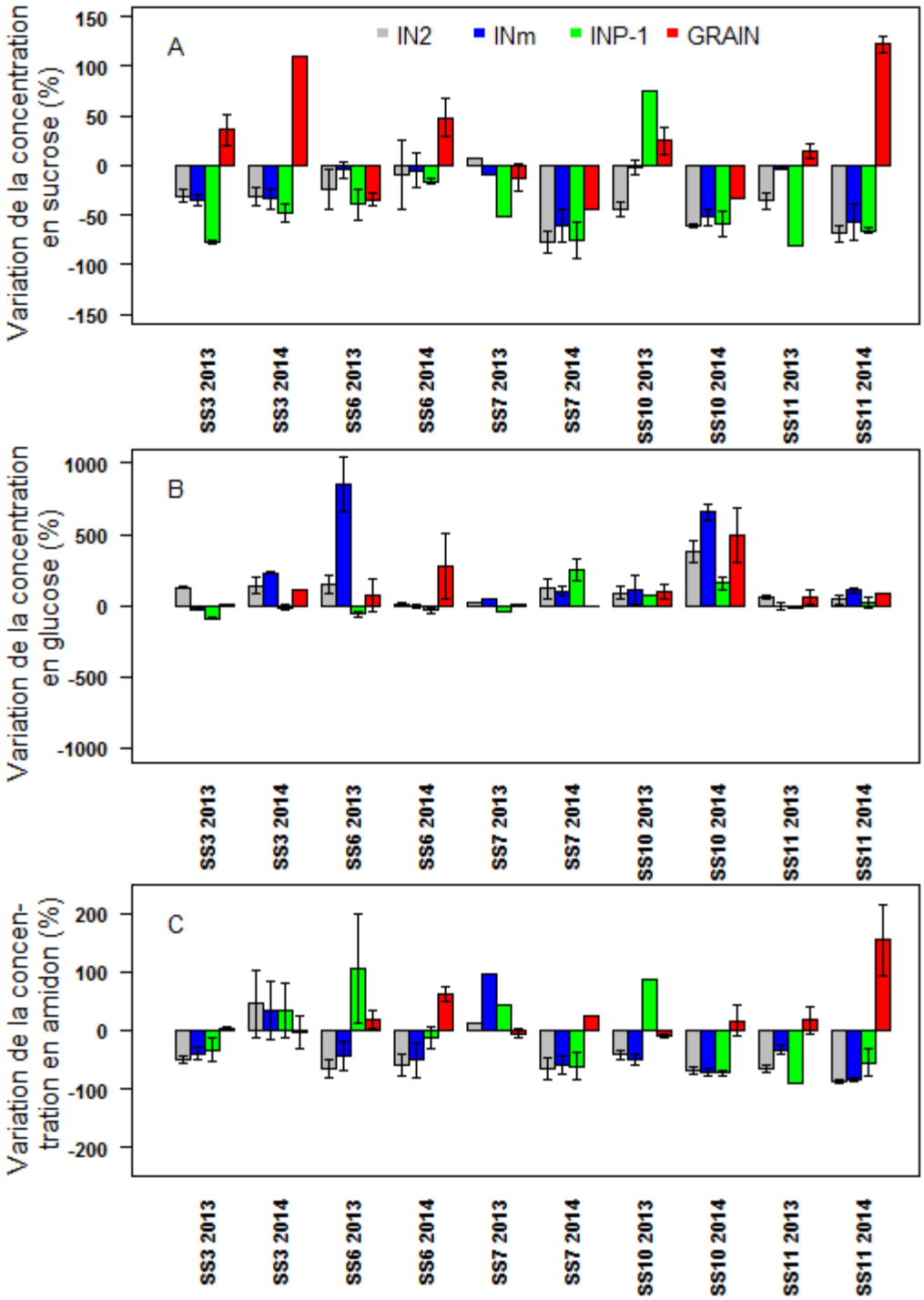


Fig.4-5. Variation de la concentration en hydrates de carbone (sucrose (A), glucose (B), amidon (C)) entre deux traitements hydriques post-floraux (irrigué et non-irrigué) comparés entre trois niveaux d'entrenœuds et grain à travers 5 accessions (SS) semées le 17 juillet 2013 et le 6 août 2014. Les données présentées sont des moyennes et des erreurs standards de trois répétitions.

4.6. Discussion

4.6.1. Effet du stress hydrique post-floral sur la variabilité et la dynamique des hydrates de carbone : des effets plus forts à l'échelle des entrenœuds que de la plante entière

Le dosage des sucres solubles du jus de la tige a révélé une proportion de 71,2% pour le sucrose, 19,6% pour le glucose et 9,2% pour le fructose. De même, dans la bagasse qui constitue le débris issu de l'extraction du jus, les hydrates de carbone suivent une tendance similaire à celle du jus de la tige mais dans des proportions variables. Ainsi, le sucrose représente 54,7%, le glucose 29,5%, le fructose 15,8% et l'amidon 2,2%. Que ce soit dans le jus de la tige ou la bagasse (bagasse analysée rien qu'en 2014), le stress hydrique post-floral a affecté la concentration de ces différents sucres solubles durant les deux années d'expérimentation et ce, de façon variable dépendant des accessions. Cependant, aucun effet du stress hydrique post-floral n'a été noté sur les sucres totaux dosés dans le jus et la bagasse durant les deux années. Ce dernier résultat confirme l'effet du stress post-floral noté au champ sur la production de sucre qui n'était faiblement significatif qu'en 2013. Ce résultat corrobore ceux de Massacci et al. (1996) sur le sorgho sucré et de Iskandar et al. (2011) sur la canne à sucre. Ces auteurs n'ont pas relevé de différence significative sur la production de sucre entre les traitements stressés et irrigués après floraison. D'ailleurs, chez la canne à sucre, le stress hydrique est souvent utilisé en fin de cycle comme moyen pour assurer la maturation de la canne avant récolte (Waclawovsky et al., 2010). Cependant, dans le cas du sorgho sucré où la panicule peut exercer une force de puits sur la tige, les pertes en hydrates de carbone de la tige pourraient s'avérer importantes en conditions de stress. Dans cette étude, il a été noté une chute de la concentration en glucides de la tige entre le stade grain laiteux et grain pâteux avant de remonter jusqu'à maturité physiologique. Cette chute l'a été à la fois pour les deux traitements hydriques mais beaucoup plus prononcé pour le stressé. Ceci traduirait une remobilisation dans tous les cas mais beaucoup plus accentuée par le stress. Contrairement à l'échelle de la plante entière où le stress n'a pas eu d'effet sur les sucres totaux, à l'échelle des entrenœuds individuels, il a entrainé la réduction des sucres totaux, du sucrose et de l'amidon alors que le fructose et le glucose ont été plus concentrés. Le sucrose a été plus affecté au niveau des entrenœuds du haut tandis que l'amidon l'a plus été au niveau des entrenœuds du bas. Ces résultats traduiraient une remobilisation des hydrates de carbone notamment du sucrose

et de l'amidon due au stress. Cette remobilisation du sucrose part des entrenœuds proches de la panicule alors que l'amidon est remobilisé jusqu'au niveau des entrenœuds de la base, ce qui pourrait expliquer l'augmentation du glucose et fructose dans tous les entrenœuds. Cette augmentation de la concentration en glucose et fructose pourrait provenir de l'hydrolyse du sucrose en glucose et fructose, plus propices à favoriser l'équilibre osmotique des plantes sous déficit hydrique (Gupta et Huang, 2014; Qazi et al., 2014).

En tenant compte de l'aptitude au *stay-green* des accessions, SS10, le plus *stay-green* de cette étude, a été moins réduit en sucrose et en amidon au niveau des entrenœuds du haut. Ce qui traduirait une contribution du *stay-green* au maintien des hydrates de carbone dans la tige sous stress pour cette accession.

Par contre dans les grains, le stress n'a affecté aucun hydrate de carbone dosé. Il n'y a eu que l'effet accession sur le sucrose et les sucres totaux. La plus forte concentration obtenue en NIR comparativement à IR pour le sucrose et l'amidon pourrait être indicatif d'une légère contribution des hydrates de carbone de la tige au remplissage des grains.

Enfin, l'effet prolongé du stress un mois après la maturité a été dépressif sur la production de sucre en 2014. Il serait donc recommandé de récolter ces tiges à la maturité physiologique ou les maintenir au champ avec un minimum d'irrigation pour minimiser les pertes en glucides dans la tige.

4.7. Conclusion

Cette étude visait à comprendre la façon dont le remplissage des grains et le stockage du sucre dans la tige compétissent en fonction du statut hydrique post-floral et de la morphologie de la plante. Elle a pu monter que le stress hydrique post-floral a beaucoup plus affecté les entrenœuds individuels que la plante entière. Dans les différents niveaux d'entrenœuds et dans le jus de la tige de la plante entière, le sucrose est le sucre majoritaire suivi du glucose et du fructose. La concentration en sucrose a suivi un gradient décroissant de la base vers le sommet. Le stress hydrique post-floral a affecté ces hydrates de carbone de façon variable en fonction du niveau des entrenœuds sur la tige. Le sucrose a été plus affecté (réduit) au niveau des entrenœuds plus proches de la panicule tandis que l'amidon l'a été plus au niveau des entrenœuds de la base. La

dynamique post-florale évaluée, a montré une accumulation continue du sucre entre la floraison et la maturité mais avec une chute entre grain laiteux et grain pâteux, i.e. durant le remplissage des grains, avant de remonter jusqu'à maturité physiologique. La chute de la concentration en sucre entre grain laiteux et grain pâteux observée, l'a été pour les deux traitements hydriques mais un peu plus prononcé pour le traitement stressé, montrant dans tous les cas une contribution de la tige au remplissage de la panicule. Cependant, la remontée observée après grain pâteux jusqu'à la maturité physiologique a permis d'ajuster le contenu en sucre et a permis d'aboutir à un double rendement (sucre/grain) avec les panicules qui ont été bien remplies notamment en 2013. L'effet prolongé du déficit hydrique un mois après la maturité physiologique a été dépressif sur le contenu en sucre au cours de la deuxième année de l'étude où ce test a été fait. Ces résultats apportent une meilleure compréhension des mécanismes expliquant l'élaboration du rendement en sucre, sa compétition avec le grain et sa sensibilité au déficit hydrique. Il serait intéressant d'étudier des marqueurs de stress (par exemple l'ABA) pour comprendre les mécanismes biochimiques impliqués dans la tolérance au déficit hydrique post-floral chez ces accessions.

Chapitre 5

Discussion générale

L'objectif de cette Thèse était d'étudier l'implication de la sensibilité à la photopériode et de la dynamique de la surface foliaire dans l'élaboration du rendement en sucre de la tige, sa combinaison avec un rendement en grain et son maintien sous conditions de stress hydrique post-floral. Pour y répondre, le choix d'un matériel végétal adéquat était déterminant. Dès l'entame de la Thèse, un criblage d'un total de 143 accessions a été effectué en 2012 sous différents essais et a permis d'identifier un panel réduit de 12 accessions sur lesquels les questionnements de la Thèse en lien avec le stress hydrique ont été focalisés. Un des essais de 2012 a étudié une collection de 84 accessions traditionnelles du Sénégal testée en 2 dates de semis pour comprendre l'implication de la sensibilité à la photopériode dans la production de sucre voire l'aptitude multi-usage (sucre, grain, fourrage) de cette collection. Quant au choix du panel des 12 accessions (fait au sein de ces 84 et des 59 autres phénotypées en 2012 également), le premier critère a été la synchronisation de leur date de floraison avec la fin de la saison pluvieuse de manière à favoriser un démarrage simultané de l'étude du stress pour l'ensemble des traitements. Le contraste dans l'accumulation du sucre, la production de grains, la taille de la plante et le *stay green* a été aussi pris en compte dans le choix de ce petit panel. Les expérimentations ont été menées en station au CNRA de Bambey tenant compte de 2 dates de semis et 2 régimes hydriques post-floraux. Ces expérimentations (notamment celle sur les 84 accessions) ont permis de ressortir l'atout d'un semis précoce dans la culture des génotypes photosensibles pour produire de la biomasse et du sucre. Elles ont aussi permis de ressortir l'aptitude au *stay-green* de certaines accessions, associée à leur capacité à élaborer et maintenir un double rendement (sucre/grain) sous conditions de déficit hydrique.

Cette discussion sera organisée en 6 sections, en commençant par un regard critique sur les choix scientifiques et méthodologiques, puis une discussion des résultats obtenus et de leurs perspectives d'approfondissement ou applications.

5.1. Analyse critique des choix scientifiques et méthodologiques

Cette étude a contribué à plusieurs niveaux à mieux évaluer les caractères phénotypiques et les pratiques pouvant moduler la culture du sorgho double usage dans l'environnement soudano-sahélien. Sa mise en œuvre a connu des limites et des points forts en termes de choix de site, de conditions expérimentales, de choix du matériel végétal, des approches expérimentales. L'idée au

début de la Thèse était de mener des expérimentations élargies à trois sites suivant le gradient pluviométrique du Sénégal pour mieux étudier l'interaction GxE. Au regard des exigences de ces expérimentations en termes de connaissance préalable pour le choix du matériel génétique à étudier, du matériel de mesure nécessaire pour un site (une presse électrique par site notamment), ce choix a été abandonné. Seul le site du CNRA de Bambey a été retenu du fait qu'un certain nombre de dispositions techniques existantes et d'une expérience dans la gestion d'expérimentations sur le stress hydrique. A Bambey, la difficulté rencontrée chaque année a été l'incertitude sur le début de la saison des pluies. Contrairement à 2013 où les conditions expérimentales ont été beaucoup plus optimales et marquées par une meilleure croissance des plantes, 2014 a été marqué par un retard de près d'un mois dans l'installation de la saison pluvieuse. Ceci nous a contraint à un retard de semis, en août pour les deux dates de semis, et donc un écart moindre entre ces deux dates (15 jours d'écart en 2014 vs. 1 mois en 2012 et 2013). Cela a eu une répercussion sur le développement et la production de biomasse chez les plantes. De plus, cette année 2014 a été marquée par des pauses pluviométriques et un arrêt de la saison des pluies à la même période que l'année précédente, donc un cumul de précipitations moindre. Hélas, avec les pannes récurrentes de la pompe assurant l'irrigation et le nombre élevé d'essais qu'abritait le Centre, l'irrigation n'a pu être assurée de façon optimale. Ceci a amplifié le contraste entre 2013 et 2014 pour les 12 accessions mais réduit le contraste entre les traitements irrigué (IR) et non-irrigué (NIR) pour 2014 contrairement à 2013 (Fig.3-2A). Une forte hétérogénéité en termes de répartition de l'humidité a été notée notamment dans l'essai de 2014. Ceci pourrait expliquer le poids sec plus élevé de la panicule obtenu au niveau de NIR par rapport à IR cette année-là (Tableau 3-4).

Il a été aussi noté des difficultés de regroupement des floraisons. En effet, certaines accessions étaient un peu plus tardives et cela avait nécessité un retard de quelques jours (5 à 10 jours) dans l'induction du stress afin de leur permettre de fleurir avant de débuter l'étude du stress de façon simultanée pour l'ensemble du panel.

Vu qu'un réel vécu de déficit hydrique post-floral n'est pas toujours garanti avec des expérimentations en saison pluvieuse due aux pluies hors saison, l'une des alternatives pouvant garantir l'obtention d'un stress serait la mise en place d'expérimentations durant la contre saison froide (juste après la saison pluvieuse). Cependant, au regard du fait que nos études s'intéressent

à du matériel photosensible, cette période ne semble pas favorable aux objectifs de l'étude tels que définis plus haut. Seul l'hivernage avec un semis précoce semble garantir les conditions optimales d'un bon développement végétatif avec ce type de matériel. Il serait donc utile pour ce type d'étude de faire au préalable un screening d'un nombre important d'accessions et ce, dans différentes localités, afin de choisir les plus appropriées pour chaque type d'environnement dans le cas des essais multi-locaux. Quoi qu'il en soit, il serait opportun de confirmer les résultats démontrés dans les chapitres 3 et 4 notamment dans un essai avec un meilleur contrôle du déficit hydrique, et si cela se fait sur le même matériel génétique, il faudrait accéder à un site ou espace expérimental plus contrôlé comme des essais en colonnes ou en pots profonds pour avoir une bonne caractérisation de la perte en eau du sol mais le problème qui va demeurer sera la taille des plantes ou des conditions trop contrastées avec celles de l'Afrique de l'ouest.

Il serait aussi opportun de bien raisonner le volume des mesures et le rapprochement des stades de mesures (en cas d'évaluation d'une dynamique) avant de fixer le nombre d'accessions ou de traitements à étudier. Par exemple, pour des mesures à prendre à la floraison et au stage grain laiteux, le délai est très court pour tenir compte d'un grand nombre de traitements pour les paramètres de sucres notamment la jutosité. Cela est valable aussi pour certaines mesures physiologiques qui doivent être callées dans un créneau horaire précis de la journée. Le nombre de génotypes avait donc bien été réduit à 5 pour ces analyses. Mais cela est resté lourd.

5.2. Couleur de la nervure et race botanique : des indicateurs à ne pas négliger dans l'identification des génotypes sucrés

Il est difficile chez le sorgho sucré d'avoir un indicateur visuel ou biochimique précis permettant de l'identifier (Gutjahr, 2012). Ce qui semble être une piste favorable mais pas toujours crédible est la couleur de la nervure. La plupart des génotypes à nervure verte ont montré une bonne performance pour l'accumulation des sucres contrairement aux génotypes à nervure blanche comme l'ont montré bien d'autres études (Burks et al., 2015; Teshome et al., 1997). Cependant, il existe des génotypes à nervure verte peu juteux et peu sucré tandis qu'il y a des génotypes à nervure blanche qui renferment suffisamment de sucre dans la tige, ressortant ainsi l'imprécision de ce caractère. Par exemple dans la présente étude, SS9 présente une nervure verte et est très juteux et sucré tandis que SS1 et SS2 ont des nervures blanches et possèdent une performance

appréciable d'accumulation de sucre et de jus dans la tige. La couleur de la nervure est donc un indicateur pertinent mais ne se suffit pas à lui-même. Il est de plus peu objectif car peut varier selon l'observateur et dans le temps.

De même, dans l'étude des 84 accessions constituant le chapitre 2 dans cette Thèse (Tovignan et al., 2015), la classification tenant compte de la race botanique a identifié certaines races botaniques plus favorables pour la production de sucre. Ainsi, plusieurs accessions sucrées ont été identifiées dans le groupe des Durra et des Caudatum et très peu chez les Guinea. Cette observation vient appuyer Harlan et de Wet (1972) et Bezançon et al. (2009) qui ont observé au sein d'autres collections très peu de génotypes sucrés au sein des Guinea et en ont plus retrouvé au sein des Bicolor. Dans notre étude, il n'y avait qu'un seul Bicolor représenté et qui était d'ailleurs juteux et sucré. Autant que la couleur de la nervure, ce caractère pourrait être aussi un indicateur dans l'identification des génotypes sucrés.

5.3. Hauteur de la plante : un caractère d'intérêt pour le sucre mais complexe à gérer

Une corrélation négative ($r=-0,28$, $P<0,05$) a été obtenue entre la hauteur de la plante et son contenu en sucre sur la collection de 84 accessions traditionnelles du Sénégal évaluée en 2012 notamment pour sa production de sucre (Tovignan et al., 2015). Par contre, sur le panel de 12 accessions sucrées évaluées en 2013, la hauteur de la plante était positivement corrélée ($r=0,41$, $P<0,05$) à la production de sucre (Tovignan et al, accepté dans FCR). La corrélation négative obtenue sur les 84 accessions pourrait s'expliquer par le fait que cette collection est faite en prépondérance d'accessions de grande taille et qui étaient jadis cultivées pour leur grain. Cependant cette évaluation a permis de distinguer des accessions performantes pour la production de sucre. En revanche, les 12 accessions sont plus contrastées dans leur taille et sont toutes sucrées c'est donc l'effet taille de réservoir en sucre représentée par la hauteur de la plante qui rend alors la corrélation positive entre cette dernière et la production de sucre. Plusieurs études ont montré une corrélation significative positive entre la durée de la phase végétative, la hauteur de la plante, la biomasse, le diamètre, le poids du jus et la production du sucre de la tige (Franks et Mayor, 2014; Zou et al., 2011). En clair, la taille est d'un avantage certain pour la production de sucre. Cependant, des auteurs ont rapporté que les plantes de grande taille sont problématiques dans la gestion de l'irrigation et lors des manutentions post-récoltes et suggèrent des plantes de

taille modérée mais très juteuses et très sucrées pour une production industrielle (Erickson et al., 2011).

5.4. Production de sucre : la date de semis est plus décisive que le déficit hydrique post-floral pour un matériel photosensible de grande taille

En 2012 et 2013, les premiers semis ont été établis les 24 et 17 juillet respectivement. Ces semis ont abouti à un bon développement végétatif avec une forte production de biomasse et de sucre (pour les accessions juteuses et sucrées) notamment pour les accessions à cycle long. En revanche, en 2014, au regard du retard dans l'installation de la saison pluvieuse, le premier semis a été effectué le 6 août. Une telle date de semis dans l'environnement de Bambey était tardive pour le matériel photosensible étudié. Cela avait abouti à une baisse du développement végétatif et donc à une réduction en hauteur PH-FLO (-36%), en matière sèche de la tige SDW-FLO (-44%) et en sucre SCT-FLO (-20%) en 2014 comparé à 2013. De même, les deuxièmes dates de semis adoptées pour chaque année résultaient systématiquement à une réduction en développement végétatif et en production comparé à la première date de semis. Ceci a été très marquée en 2012 et 2013 mais beaucoup moins en 2014 du fait du moindre écart de temps entre les deux semis (15j). Par exemple, la réduction engendrée par l'écart entre les 2 dates de semis pour PH-FLO était de -15% vs. -10%, pour SDW-FLO : -37% vs. -11% et pour SCT-FLO : -35% vs. -21%, pour 2013 comparé à 2014. Par ailleurs, l'influence du régime hydrique post-floral (D) a été moindre sur la production de jus et de sucre de la tige que l'effet d'un retard de semis. En 2014, l'effet de D n'était pas significatif sur SDW-MAT, JW-MAT et SCT-MAT contrairement en 2013 où il était significatif ($P<0.05$) avec une réduction de -8%, -15% et -9% respectivement pour variables suscitées. En 2013, pour la matière sèche de la tige, le retard de semis était à l'origine de la perte de -37% vs. -8% due au stress, et pour la production de sucre : -35% vs. -9%. *In fine*, il a été confirmé qu'un semis précoce permet de maximiser l'élaboration du rendement en sucre et biomasse avant la floraison (Gutjahr et al., 2013b). Mais il a surtout été démontré deux résultats originaux :

- un retard de semis est plus décisif que l'effet d'un stress hydrique post-floral sur la production de sucre dans le matériel utilisé dans cette étude ;

- un semis précoce permet non seulement de maximiser l'élaboration du rendement en sucre avant floraison mais aussi de minimiser l'effet d'un déficit hydrique post-floral sur ce rendement et sa compétition avec le remplissage du grain.

5.5. Combinaison de la photosensibilité et du *stay-green* : un atout pour le double-usage sous stress hydrique post-floral

Il a été montré le long de cette étude notamment sur le panel des 84 accessions (Chapitre 2) et des 12 accessions (Chapitre 3) durant les 3 années de terrain, l'effet bénéfique de la sensibilité à la photopériode sur l'élaboration du rendement en biomasse et en sucre à travers un semis précoce. Le *stay-green* a été abordé sur le panel des 12 accessions en 2013 et 2014 et la relation positive entre la dynamique de la sénescence des feuilles et le maintien des réserves de sucres dans la tige ne s'est avéré significative qu'au niveau des traitements stressés (Fig.3-5, chapitre 3). Ainsi, les accessions les plus *stay-green* (SS9 et SS10 très photosensibles) ont accru et maintenu la meilleure production de sucre notamment en conditions de déficit hydrique post-floral. Les accessions SS1, SS2 et SS3 ont montré une double production sucre/grain notamment avec un semis précoce.

Conclusion générale et perspectives

Conclusion générale

Cette étude a permis de confirmer l'avantage du semis précoce dans le développement végétatif des plantes, pour la production de biomasse et surtout du sucre de la tige chez le sorgho sucré photopériodique. Les résultats ont confirmé une accumulation précoce du sucre (avant la floraison) qui continue jusqu'à maturité physiologique, de façon variable selon la date de semis et le statut hydrique post-floral. La dynamique de la surface foliaire verte a montré un effet bénéfique sur l'accumulation pré-florale de sucre de la tige, permettant à la plante de minimiser l'induction par le déficit hydrique post-floral d'une compétition entre l'accumulation de sucre et le remplissage de grain.

Les accessions SS9 et SS10 très photosensibles qui sont de races caudatum-bicolor et caudatum respectivement ont atteint les meilleures productions de sucre (9,4 et 7,4 t/ha respectivement pour le semis de Juillet 2013 à maturité physiologique). L'effet du déficit hydrique post-floral n'a été faiblement significatif sur la production de sucre qu'en 2013. Il a été globalement moins négatif que celui d'un retard de semis très hostile pour la production de biomasse et du sucre.

Bien que cela ne soit pas significatif en conditions irriguées, il a été noté une sollicitation des réserves glucidiques caulinaires au profit du remplissage de la panicule indépendamment du régime hydrique post-floral. Cependant, le déficit hydrique post-floral a accentué cette sollicitation. Les hydrates de carbone remobilisés ont été notamment le sucrose et l'amidon au niveau des entrenœuds proches de la panicule pour le sucrose. Cependant, cette remobilisation a été moindre au niveau des accessions qui ont montré la meilleure aptitude au *stay-green* (SS9 et SS10) en condition de déficit hydrique post-floral. Au sein du panel des 12, les accessions SS1, SS2 et SS3 ont montré une double production sucre/grain notamment avec un semis précoce. Ces accessions ont un rendement en sucre de 7,6, 8,6 et 4,4t/ha et en grain de 3,1, 3,2 et 3,7t/ha respectivement pour le semis de juillet 2013. Les accessions SS8 et SS12 ont présentées des grains de bonnes caractéristiques en termes de couleur et ont été d'ailleurs les plus victimes de la pression aviaire.

Perspectives

A l'issue de cette Thèse, il serait intéressant d'envisager une autre expérimentation du même genre sur le même site et l'élargir à d'autres sites à pluviométrie contrastée afin de mieux appréhender la capacité d'adaptation de ces accessions notamment dans des environnements plus secs et de pouvoir étudier l'interaction GxE sur les caractères *stay-green*, juteux et sucré de la tige (jutosité et sucrosité), la taille de la panicule et le remplissage des grains. Il serait intéressant d'envisager à moyen terme, une étude de détection de QTL des caractères juteux et sucré à travers une approche de développement de populations en ségrégation pour créer de déséquilibre de liaison ou à travers une sélection assistée par exploration du génome entier (GWS *: Genome Wide Selection*) sur une large diversité.

Il serait utile d'envisager à travers des expérimentations en milieu contrôlé, d'investir dans les mesures physiologiques sur un panel réduit pour évaluer les mécanismes physiologiques sous-jacents à leur tolérance au déficit hydrique.

De même, il serait utile d'envisager le dosage de certains marqueurs biochimiques de stress (ABA par exemple) dans les grains et dans les feuilles pour investiguer les mécanismes biochimiques que la plante met en branle pour s'adapter au stress hydrique.

En lien avec l'aptitude multi-usage pour la valorisation de la biomasse dans l'alimentation du bétail, il serait utile d'envisager le dosage NIRS (*Near-Infrared Spectroscopy*) des sucres structuraux (lignine, cellulose et hémicellulose) de la tige.

Enfin, il est envisagé à court terme l'utilisation des données acquises dans cette Thèse pour tester les modèles de croissance du sorgho dans leur capacité à modéliser et à prédire des génotypes sucrés, double usage, de cycle long dans les conditions environnementales étudiées (dates de semis, déficit hydrique post-floral). Il s'agira notamment, dans le cas du modèle de croissance de la plante en peuplement Ecomeristem (Luquet et al., 2012), d'évaluer la pertinence de sa description à l'échelle de l'organe élémentaire de la dynamique de mise en place de la source (surface foliaire : apparition, croissance, sénescence des feuilles individuelles) et du puits en carbone (entrenœuds: croissance puis stockage/remobilisation et panicule : formation, remplissage). Une fois éprouvé voire amélioré le modèle, celui-ci pourra être utilisé pour explorer *in silico* des combinaisons

optimales de caractères constituant ces relations source-puits vers la conception d'idéotypes de sorgho double usage en fonction de la date de semis ou des conditions hydriques.

Références

Abd El-Razek, A.M., Besheit, Y., 2009. Potential of some sweet sorghum (Sorghum bicolor L . Moench) varieties for syrup and ethanol production in Egypt. Sugar Tech 11, 239–245.

Abdel-Motagally, F.M.F., 2010. Evaluation of water use efficiency under different water regimes in grain sorghum (Sorghum bicolor, L. Moench). World J. Agric. Sci. 6, 499–505.

Ali, M.L., Rajewski, J.F., Baenziger, P.S., Gill, K.S., Eskridge, K.M., Dweikat, I., 2007. Assessment of genetic diversity and relationship among a collection of US sweet sorghum germplasm by SSR markers. Mol. Breed. 21, 497–509. doi:10.1007/s11032-007-9149-z

Almodares, A., Darany, S.M.M., 2006. Effects of planting date and time of nitrogen application on yield and sugar content of sweet sorghum. J. Environ. Biol. 27, 601–605.

Almodares, A., Hadi, M.R., 2009. Production of bioethanol from sweet sorghum: A review. African J. Agric. Res. 4, 772–780.

Almodares, A., Hotjatabady, R.H., Mirniam, E., 2013. Effects of drought stress on biomass and carbohydrate contents of two sweet sorghum cultivars. J. Environ. Biol. 34, 585–589.

Almodares, A., Taheri, R., Adeli, S., 2007. Inter-relationship between growth analysis and carbohydrate contents of sweet sorghum cultivars and lines. J. Environ. Biol. 28, 527–531.

Amelework, B., Shimelis, H., Tongoona, P., Laing, M., 2015. Physiological mechanisms of drought tolerance in sorghum, genetic basis and breeding methods: A review. African J. Agric. Res. 10, 3029–3040. doi:10.5897/AJAR2015.9595

Anami, S.E., Zhang, L.-M., Xia, Y., Zhang, Y.-M., Liu, Z.-Q., Jing, H.-C., 2015. Sweet sorghum ideotypes: genetic improvement of stress tolerance. Food Energy Secur. 4, 3–24. doi:10.1002/fes3.54

ANSD, 2014. Bulletin mensuel des statistiques économiques 105.

Assefa, Y., Staggenborg, S.A., Prasad, V.P. V, 2010. Grain Sorghum Water Requirement and Responses to Drought Stress: A Review. Crop Manag. 9. doi:10.1094/CM-2010-1109-01-RV

Barry, C.S., 2009. Plant Science The stay-green revolution: Recent progress in deciphering the mechanisms of chlorophyll degradation in higher plants. Plant Sci. 176, 325–333. doi:10.1016/j.plantsci.2008.12.013

Beheshti, A.R., Behboodi Fard, B., 2010. Dry matter accumulation and remobilization in grain sorghum genotypes (Sorghum bicolor L . Moench) under drought stress 4, 185–189.

Belton, P.S., Taylor, J.R.N., 2004. Sorghum and millets: protein sources for Africa. Trends Food Sci. Technol. 15, 94–98. doi:10.1016/j.tifs.2003.09.002

Bezançon, G., Pham, J.-L., Deu, M., Vigouroux, Y., Sagnard, F., Mariac, C., Kapran, I., Mamadou, A., Gérard, B., Ndjeunga, J., Chantereau, J., 2009. Changes in the diversity and geographic distribution of cultivated millet (Pennisetum glaucum (L.) R. Br.) and sorghum (Sorghum bicolor (L.) Moench) varieties in Niger between 1976 and 2003. Genet. Resour. Crop Evol. 56, 223–236.

Blum, A., Golan, G., Mayer, J., Sinmena, B., 1997. The effect of dwarfing genes on sorghum grain filling from remobilized stem reserves , under stress. F. Crop. Res. 52, 43–54.

Borrell, A.K., Hammer, G.L., Douglas, A.C.L., 2000a. Does Maintaining Green Leaf Area in Sorghum Improve Yield under Drought? I . Leaf Growth and Senescence. Crop Sci 40, 1026–1037.

Borrell, A.K., Hammer, G.L., Henzell, R.G., 2000b. Does Maintaining Green Leaf Area in Sorghum Improve Yield under Drought? II . Dry Matter Production and Yield. Crop Sci 40, 1037–1048.

Borrell, A.K., van Oosterom, E.J., Mullet, J.E., George-Jaeggli, B., Jordan, D.R., Klein, P.E., Hammer, G.L., 2014. Stay-green alleles individually enhance grain yield in sorghum under drought by modifying canopy development and water uptake patterns. New Phytol. 203, 817–830. doi:10.1111/nph.12869

Borrell, B.A., Hammer, G., van Oosterom, E., 2001. Stay-green: A consequence of the balance between supply and demand for nitrogen during grain filling? Ann. appl. Biol. 138, 91–95.

Burks, P.S., Kaiser, C.M., Hawkins, E.M., Brown, P.J., 2015. Genomewide Association for Sugar Yield in Sweet Sorghum. Crop Sci. 55, 2138. doi:10.2135/cropsci2015.01.0057

Callo-Concha, D., Gaiser, T., Webber, H., Tischbein, B., Müller, M., Ewert, F., 2013. Farming in the West African Sudan Savanna: Insights in the context of climate change. African J. Agric. Res. 8, 4693–4705. doi:10.5897/AJAR2013.7153

Calviño, M., Messing, J., 2012. Sweet sorghum as a model system for bioenergy crops. Curr. Opin. Biotechnol. 23, 323–329. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.copbio.2011.12.002

Cameron, R., Keppler, J.H., 2010. Security of energy supply and the contribution of nuclear energy. NEA News 28, 4–8.

Chepng'etich, E., Bett, E.K., Nyamwaro, S.O., Kizito, K., 2014. Analysis of Technical Efficiency of Sorghum Production in Lower Eastern Kenya: A Data Envelopment Analysis (DEA) approach. 5, 58–65.

Cifuentes, R., Bressani, R., Rolz, C., 2014. The potential of sweet sorghum as a source of ethanol and protein. Energy Sustain. Dev. 21, 13–19. doi:10.1016/j.esd.2014.04.002

Clerget, B., 2004. Le rôle du photopériodisme dans l'élaboration du rendement de trois variétés de sorgho cultivées en Afrique de l'Ouest. Institut National Agronomique Paris-Grignon.

Clerget, B., Dingkuhn, M., Gozé, E., Rattunde, H.F.W., Ney, B., 2008. Variability of phyllochron, plastochron and rate of increase in height in photoperiod-sensitive Sorghum varieties. Ann. Bot. 101, 579–594. doi:10.1093/aob/mcm327

Codesido, V., Vacas, R., Macarulla, B., Gracia, M.P., Igartua, E., 2013. Agronomic and digital phenotyping evaluation of sweet sorghum public varieties and F1 hybrids with potential for ethanol production in Spain. Maydica 58, 42–53.

Comas, J., Connor, D., Isselmou, E.M.M., Mateos, L., Gómez-macpherson, H., 2012. Why has small-scale irrigation not responded to expectations with traditional subsistence farmers along the Senegal River in Mauritania? Agric. Syst. 110, 152–161. doi:10.1016/j.agsy.2012.04.002

Craufurd, P.Q., Peacock, J.M., 1993. Effect of Heat and Drought Stress on Sorghum (*Sorghum Bicolor*). II. Grain Yield. Exp. Agric. 29, 77–86.

Dahlberg, J., Berenji, J., Sikora, V., Latković, D., 2011. Assessing sorghum [Sorghum bicolor (L) Moench] germplasm for new traits: Food, fuels & unique uses. Maydica 56, 85–92.

Datta Mazumdar, S., Poshadri, A., Srinivasa Rao, P., Ravinder Reddy, C.H., Reddy, B.V.S., 2012. Innovative use of sweet sorghum juice in the beverage industry. Int. Food Res. J. 19, 1361–1366.

de Souza, A.P., Cocuron, J.-C., Garcia, A.C., Alonso, A.P., Buckeridge, M.S., 2015. Changes in Whole-Plant Metabolism During Grain-Filling Stage in Sorghum Bicolor L. (Moench) Grown Under Elevated CO2 and Drought. Plant Physiol. 169, 1755–1765.

doi:10.1104/pp.15.01054
Duku, M.H., Gu, S., Hagan, E. Ben, 2011. A comprehensive review of biomass resources and biofuels potential in Ghana. Renew. Sustain. Energy Rev. 15, 404–415. doi:10.1016/j.rser.2010.09.033
Erickson, J., Woodard, K., Sollenberger, L., 2012. Optimizing Sweet Sorghum Production for Biofuel in the Southeastern USA Through Nitrogen Fertilization and Top Removal. BioEnergy Res. 5, 86–94. doi:10.1007/s12155-011-9129-3
Erickson, J.E., Helsel, Z.R., Woodard, K.R., Vendramini, J.M.B., Wang, Y., Sollenberger, L.E., Gilbert, R.A., 2011. Planting date affects biomass and Brix of sweet sorghum grown for biofuel across Florida. Agron. J. 103, 1827–1833.
Escobar, J.C., Lora, E.S., Venturini, O.J., Yáñez, E.E., Castillo, E.F., Almazan, O., 2009. Biofuels: Environment, technology and food security. Renew. Sustain. Energy Rev. 13, 1275–1287. doi:10.1016/j.rser.2008.08.014
Espinosa-Ramírez, J., Pérez-Carrillo, E., Serna-Saldívar, S.O., 2014. Maltose and glucose utilization during fermentation of barley and sorghum lager beers as affected by β-amylase or amyloglucosidase addition. J. Cereal Sci. 60, 602–609. doi:10.1016/j.jcs.2014.07.008
FAOSTAT, 2012. Trade data base, Production data, http://faostat.fao.org.
Fisher, K., Wilson, G., 1971. Studies of grain production in Sorghum bicolor (L. Moench). I. The contribution of pre-flowering photosynthesis to grain yield. Aust. J. Agric. Res. 22, 33–37.
Franks, C., Mayor, M., 2014. Genetics, Genomics and Breeding of Sorghum, in: Wang, Y.-H., Upadhyaya, H.D., Kole, C. (Eds.), Genetics, Genomics and Breeding of Crop Plants. CRC Press, p. 366.
Gangaiah, B., 2006. Sorghum (Jowar) Pearl Millet (Bajra) Finger Millet, in: Agronomy-Kharif Crops.
Garg, P., 2012. Energy Scenario and Vision 2020 in India. J. Sustain. Energy Environ. 3, 7–17.
Gençer, A., Şahin, M., 2015. Identifying the Conditions Required for the NaOH Method for Producing Pulp and Paper from Sorghum Grown In Turkey. BioResources 10, 2850–2858. doi:10.15376/biores.10.2.2850-2858
Gupta, B., Huang, B., 2014. Mechanism of Salinity Tolerance in Plants: Physiological , Biochemical, and Molecular Characterization 2014, 1–19.
Gutjahr, S., 2012. Analyse des caractères d'intérêt morphogénétiques et biochimiques pour le développement de sorghos sucrés à double usage «grain-bioalcool». Université de Montpellier II.
Gutjahr, S., Clément-vidal, A., Soutiras, A., Sonderegger, N., Braconnier, S., Dingkuhn, M., Luquet, D., 2013a. Grain , sugar and biomass accumulation in photoperiod- sensitive sorghums . II . Biochemical processes at internode level and interaction with phenology. Funct. Plant Biol. 355–368.
Gutjahr, S., Vaksmann, M., Dingkuhn, M., Thera, K., Trouche, G., Braconnier, S., Luquet, D., 2013b. Grain, sugar and biomass accumulation in tropical sorghums. I. Trade-offs and effects of phenological plasticity. Funct. Plant Biol. 40, 342–354.
Habindavyi, E., 2009. Morphological characterization of sorghum diversity in Burundi diversity. Uppsala Universiity.
Han, K.J., Pitman, W.D., Alison, M.W., Harrell, D.L., Viator, H.P., McCormick, M.E., Gravois, K.A., Kim, M., Day, D.F., 2012. Agronomic Considerations for Sweet Sorghum Biofuel Production in the South-Central USA. BioEnergy Res. 5, 748–758. doi:10.1007/s12155-

012-9185-3
Harlan, J.R., de Wet, J.M.J., 1972. A simplified classification of cultivated sorghum. Crop Sci. 12, 172–176.
Harris, K., Subudhi, P., Borrell, A., Jordan, D., Rosenow, D., Nguyen, H., Klein, P., Klein, R., Mullet, J., 2007. Sorghum stay-green QTL individually reduce post-flowering drought-induced leaf senescence. J. Exp. Bot. 58, 327–338.
Harvey, M., Pilgrim, S., 2011. The new competition for land: Food, energy, and climate change. Food Policy 36, S40–S51. doi:10.1016/j.foodpol.2010.11.009
Holou, R.A.Y., Stevens, G., 2012. Juice, sugar, and bagasse response of sweet sorghum (Sorghum bicolor (L.) Moench cv. M81E) to N fertilization and soil type. GCB Bioenergy 4, 302–310. doi:10.1111/j.1757-1707.2011.01126.x
Holou, R.A.Y., Stevens, W., Rhine, M., Heiser, J., Shannon, G., Kindomihou, V., Sinsin, B., 2014. Sweet Sorghum [Sorghum bicolor (L.) Moench] Biomass Production for Biofuel and the Effects of Soil Types and Nitrogen Fertilization. Commun. Soil Sci. Plant Anal. 45, 2778–2793. doi:10.1080/00103624.2014.950424
House, L.R., 1987. Manuel pour la sélection du sorgho. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT), Patancheru, Inde.
Hussein, M.M., Alva, A.K., 2014. Growth , Yield and Water Use Effeciency of Forage Sorghum as Affected by Npk Fertilizer and Deficit Irrigation 2134–2140.
Iskandar, H.M., Casu, R.E., Fletcher, A.T., Schmidt, S., Xu, J., Maclean, D.J., Manners, J.M., Bonnett, G.D., 2011. Identification of drought-response genes and a study of their expression during sucrose accumulation and water deficit in sugarcane culms. BMC Plant Biol. 11, 1–14. doi:10.1186/1471-2229-11-12
Jain, M., Chourey, P.S., Boote, K.J., Allen, L.H., 2010. Short-term high temperature growth conditions during vegetative-to-reproductive phase transition irreversibly compromise cell wall invertase-mediated sucrose catalysis and microspore meiosis in grain sorghum (Sorghum bicolor). J. Plant Physiol. 167, 578–82. doi:10.1016/j.jplph.2009.11.007
Kalpande, H. V, Chavan, S.K., More, A.W., Patil, V.S., Unche, P.B., 2014. Character association, genetic variability and component analysis in sweet sorghum [Sorghum bicolor (L. Moench)]. J. Crop Weed 10, 108–110.
Kapanigowda, M.H., Perumal, R., Djanaguiraman, M., Aiken, R.M., Tesso, T., Prasad, P.V., Little, C.R., 2013. Genotypic variation in sorghum [Sorghum bicolor (L.) Moench] exotic germplasm collections for drought and disease tolerance. Springerplus 2, 1–13.
Kassahun, B., Bidinger, F.R., Hash, C.T., Kuruvinashetti, M.S., 2010. Stay-green expression in early generation sorghum [Sorghum bicolor (L.) Moench] QTL introgression lines. Euphytica 172, 351–362. doi:10.1007/s10681-009-0108-0
Kawahigashi, H., Kasuga, S., Okuizumi, H., Hiradate, S., Yonemaru, J., 2013. Evaluation of Brix and sugar content in stem juice from sorghum varieties. Grassl. Sci. 59, 11–19.
Kayodé, A.P.P., Deh, D.C., Baba-moussa, L., Kotchoni, S.O., Hounhouigan, J.D., 2012. Stabilization and preservation of probiotic properties of the traditional starter of African opaque sorghum beers. African J. Biotechnol. 11, 7725–7730. doi:10.5897/AJB11.3231
Khanna-Chopra, R., 1982. Photosynthesis, photosynthetic enzymes and leaf area development in relation to hybrid vigour in Sorghum vulgare L. Photosynth. Res. 3, 113–122. doi:10.1007/BF00040709
Kim, H.K., van Oosterom, E., Dingkuhn, M., Luquet, D., Hammer, G., 2010. Regulation of

tillering in sorghum: environmental effects. Ann. Bot. 106, 57–67. doi:10.1093/aob/mcq079
Kouressy, M., Traoré, S., Vaksmann, M., Grum, M., Soumaré, M., Traoré, P.S., Bazile, D., Dingkuhn, M., Sidibé, A., 2008. Adaptation des sorghos du Mali à la variabilité climatique. Cah. Agric. 17, 95–100.
Kulathunga, M.R.D.L., 2013. Traits Associated For Adaptation To Water Limited Environment Of Cereal Crops A Review Of Literature. Int. J. Sci. Technol. Res. 2, 73–81.
Lafarge, T.A., Broad, I.J., Hammer, G.L., 2002. Tillering in Grain Sorghum over a Wide Range of Population Densities: Identification of a Common Hierarchy for Tiller Emergence, Leaf Area Development and Fertility. Ann. Bot. 90, 87–98. doi:10.1093/aob/mcf152
Lekgari, A., Dweikat, I., 2014. Assessment of Genetic Variability of 142 Sweet Sorghum Germplasm of Diverse Origin with Molecular and Morphological Markers. Open J. Ecol. 04, 371–393. doi:10.4236/oje.2014.47034
Li, Y., Mao, X., Yu, X., Zhang, Y., Ma, L., Li, X., Ma, C., Hao, L., 2014. Development of A High Sugar Trait - Related SCAR Marker in Sweet Sorghum. Int. J. Agric. Biol. 16, 668–670.
Lopes, M.S., Araus, J.L., van Heerden, P.D.R., Foyer, C.H., 2011. Enhancing drought tolerance in C4 crops. J. Exp. Bot. 62, 3135–3153. doi:10.1093/jxb/err105
Luquet, D., Soulié, J.C., Rebolledo, M.C., Rouan, L., Clément-Vidal, A., Dingkuhn, M., 2012. Developmental Dynamics and Early Growth Vigour in Rice 2. Modelling Genetic Diversity Using Ecomeristem. J. Agron. Crop Sci. 198, 385–398. doi:10.1111/j.1439-037X.2012.00527.x
Lyumugabe, F., Gros, J., Nzungize, J., Bajyana, E., Thonart, P., 2012. Characteristics of African traditional beers brewed with sorghum malt: a review. Biotechnol. Agron. Soc. Env. 16, 509–530.
Mace, E.S., Tai, S., Gilding, E.K., Li, Y., Prentis, P.J., Bian, L., Campbell, B.C., Hu, W., Innes, D.J., Han, X., Cruickshank, A., Dai, C., Frère, C., Zhang, H., Hunt, C.H., Wang, X., Shatte, T., Wang, M., Su, Z., Li, J., Lin, X., Godwin, I.D., Jordan, D.R., Wang, J., 2013. Whole-genome sequencing reveals untapped genetic potential in Africa's indigenous cereal crop sorghum. Nat. Commun. 4, 1–9. doi:10.1038/ncomms3320
Massacci, A., Battistelli, A., Loreto, F., 1996. Effect of Drought Stress on Photosynthetic Characteristics, Growth and Sugar Accumulation of Field-Grown Sweet Sorghum. Funct. Plant Biol. 23, 331–340.
Mekbib, F., 2007. Infra-specific folk taxonomy in sorghum (Sorghum bicolor (L.) Moench) in Ethiopia: folk nomenclature, classification, and criteria. J. Ethnobiol. Ethnomed. 3, 38. doi:10.1186/1746-4269-3-38
Moench, C., 1794. Methodus Plantas Horti Botanici et Agri Marburgensis: a staminum situ describendi 207.
Muggeo, V.M.R., 2008. Segmented: an R Package to fit regression models with broken-line relationships. R News 8, 20–25.
Mullet, J., Morishige, D., McCormick, R., Truong, S., Hilley, J., McKinley, B., Anderson, R., Olson, S.N., Rooney, W., 2014. Energy sorghum-a genetic model for the design of C4 grass bioenergy crops. J. Exp. Bot. 65, 3479–89. doi:10.1093/jxb/eru229
Murray, S.C., Rooney, W.L., Hamblin, M.T., Mitchell, S.E., Kresovich, S., 2009. Sweet Sorghum Genetic Diversity and Association Mapping for Brix and Height. Plant Genome 2, 48–62.

Murray, S.C., Sharma, A., Rooney, W.L., Klein, P.E., Mullet, J.E., Mitchell, S.E., Kresovich, S., 2008. Genetic improvement of sorghum as a biofuel feedstock: I. QTL for stem sugar and grain nonstructural carbohydrates. Crop Sci. 48, 2165–2179.

Nakamichi, N., 2014. Adaptation to the local environment by modifications of the photoperiod response in crops. Plant Cell Physiol. 56, 594–604. doi:10.1093/pcp/pcu181

Nebie, B., Nanema, R.K., Kando, P.B., Traore, E.R., Labeyrie, V., Sawadogo, N., Sawadogo, M., Zong, J., 2013. Variation de caractères agromorphologiques et du Brix d'une collection de sorghos à tige sucrée du Burkina Faso. Int. J. Biol. Chem. Sci. 7, 1919–1928.

Nicholson, S.E., Webster, P.J., 2007. A physical basis for the interannual variability of rainfall in the Sahel. Q. J. R. Meteorol. Soc. 133, 2065–2084. doi:10.1002/qj.104

Nnamchi, C.I., Okolo, B.N., Moneke, A.N., 2014. Grain and malt quality properties of some improved Nigerian sorghum varieties. J. Inst. Brew. 120, 353–359. doi:10.1002/jib.164

Ocheltree, T.W., Nippert, J.B., Kirkham, M.B., Prasad, P.V. V, 2013. Partitioning hydraulic resistance in Sorghum bicolor leaves reveals unique correlations with stomatal conductance during drought. Funct. Plant Biol. 41, 25–36. doi:10.1071/FP12316

Okiyo, T., Gudu, S., Kiplagat, O., Owuoche, J., Campus, C., 2010. Combining drought and aluminium toxicity tolerance to improve sorghum productivity. African Crop Sci. J. 18, 147–154.

Olson, S.N., Ritter, K., Rooney, W., Kemanian, A., McCarl, B.A., Zhang, Y., Hall, S., Packer, D., Mullet, J., 2012. High biomass yield energy sorghum: developing a genetic model for C4 grass bioenergy. Biofuels, Bioprod. Biorefining 6, 640–655. doi:10.1002/bbb

Pale, S., Taonda, S.J.-B., Bougouma, B., Mason, S.C., 2010. Sorghum Malt and Traditional Beer (Dolo) Quality Assessment in Burkina Faso. Ecol. Food Nutr. 49, 129–141.

Paterson, A.H., Bowers, J.E., Bruggmann, R., Dubchak, I., Grimwood, J., Gundlach, H., Haberer, G., Hellsten, U., Mitros, T., Poliakov, A., Schmutz, J., Spannagl, M., Tang, H., Wang, X., Wicker, T., Bharti, A.K., Chapman, J., Feltus, F.A., Gowik, U., Grigoriev, I. V., Lyons, E., Maher, C.A., Martis, M., Narechania, A., Otillar, R.P., Penning, B.W., Salamov, A.A., Wang, Y., Zhang, L., Carpita, N.C., Freeling, M., Gingle, A.R., Hash, C.T., Keller, B., Klein, P., Kresovich, S., McCann, M.C., Ming, R., Peterson, D.G., Mehboob-ur-Rahman, Ware, D., Westhoff, P., Mayer, K.F.X., Messing, J., Rokhsar, D.S., 2009. The Sorghum bicolor genome and the diversification of grasses. Nature 457, 551–556. doi:10.1038/nature07723

Peloewetse E., 2012. Agro-industrial potential of sweet sorghum accessions grown under semi-arid conditions. African J. Biotechnol. 11, 10970–10975. doi:10.5897/AJB11.2968

Philp, T., Harris, G., 2008. Irrigated sorghum-best practice guide, in: WaterPak (Ed.), A Guide for Irrigation Management in Cotton and Grain Farming Systems. Queensland, Australia, pp. 298–304.

Popp, J., Lakner, Z., Harangi-Rákos, M., Fári, M., 2014. The effect of bioenergy expansion: Food, energy, and environment. Renew. Sustain. Energy Rev. 32, 559–578. doi:10.1016/j.rser.2014.01.056

Prakasham, R.S., Nagaiah, D., Vinutha, K.S., Uma, A., Chiranjeevi, T., Umakanth, A. V, Rao, P.S., Yan, N., 2014. Sorghum biomass: a novel renewable carbon source for industrial bioproducts. Biofuels 5, 159–174. doi:10.4155/bfs.13.74

Prasad, S., Kumar, A., Ks, M., 2013. Assessment of ethanol yield associated characters in sweet sorghum. Maydica 58.

Prasad, S., Singh, A., Jain, N., Joshi., H.C., 2007. Ethanol produc- tion from sweet sorghum syrup for utilization as automotive fuel in India. Energy Fuels 21, 2415–2420. doi:10.1021/ef060328z

Price, H.J., Dillon, S.L., G, H., L, R.W., Ross, L., Johnston, J.S., 2005. Genome Evolution in the Genus Sorghum (Poaceae). Ann. Bot. 95, 219–227. doi:10.1093/aob/mci015

Promkhambut, A., Polthanee, A., Akkasaeng, C., Younger, A., 2011. A flood-free period combined with early planting is required to sustain yield of pre-rice sweet sorghum (Sorghum bicolor L. Moench). Acta Agric. Scand. Sect. B-Soil Plant Sci. 61, 345–355. doi:10.1080/09064710.2010.490538

Qazi, H.A., Rao, P.S., Kashikar, A., Suprasanna, P., Bhargava, S., 2014. Alterations in stem sugar content and metabolism in sorghum genotypes subjected to drought stress. Funct. Plant Biol. 41, 954–962.

Reddi, S.G., Janawade, A.D., Palled, Y.B., 2013. Influence of sowing dates on growth, grain and ethanol yield and economics. Int. J. Agric. Sci. Vet. Med. 1, 12–17.

Rolz, C., León, R., Montenegro, A.L.M., Cifuentes, R., 2014. Ethanol from sweet sorghum in a year-round production cycle. Biomass Convers. Biorefinery 4, 341–350. doi:10.1007/s13399-014-0118-6

Rose, R.M., 2015. the Impact of Climate Change on Human Security in South Africa. Donnish J. African Stud. Dev. 1, 9–14.

Salas Fernandez, M.G., Becraft, P.W., Yin, Y., Lubberstedt, T., 2009. From dwarves to giants? Plant height manipulation for biomass yield. Trends Plant Sci. 14, 454–461.

Sanchez, A.C., Subudhi, P.K., Rosenow, D.T., Nguyen, H.T., 2002. Mapping QTLs associated with drought resistance in sorghum (Sorghum bicolor L. Moench). Plant Mol. Biol. 48, 713–726. doi:10.1023/A:1014894130270

Sanon, M., Hoogenboom, G., Traoré, S.B., Sarr, B., Garcia, A.G. y, Somé, L., Roncoli, C., 2014. Photoperiod sensitivity of local millet and sorghum varieties in West Africa. NJAS - Wageningen J. Life Sci. 68, 29–39. doi:10.1016/j.njas.2013.11.004

Schnitzenbaumer, B., Kaspar, J., Titze, J., Arendt, E., 2014. Implementation of commercial oat and sorghum flours in brewing. Eur. Food Res. Technol. 238, 515–525. doi:10.1007/s00217-013-2129-0

Seleem, H.A., Omran, A.A., 2014. Evaluation Quality of One Layer Flat Bread Supplemented with Beans and Sorghum Baked on Hot Metal Surface 2246–2256.

Shenkut, A., Tesfaye, K., Abegaz, F., 2013. Determination of Water Requirement and Crop Coefficient for Sorghum (Sorghum bicolor L .) at Melkassa, Ethiopia. Sci. Technol. Arts Res. J. 2, 16–24.

Shinde, M.S., Mutkule, B.R., Gaikwad, A.R., Dalvi, U.S., Gadakh, S.R., 2013a. Photoperiod sensitivity studies in sweet sorghum. J. Acad. Indus. Res. 1, 696–699.

Shinde, M.S., Repe, S.S., Gaikwad, A.R., Dalvi, U.S., Gadakh, S.R., 2013b. Physio-biochemical assessment of sweet sorghum genotypes during post rainy season 1, 501–507.

Shiringani, A.L., Frisch, M., Friedt, W., 2010. Genetic mapping of QTLs for sugar-related traits in a RIL population of Sorghum bicolor L . Moench. Theor. Appl. Genet. 121, 323–336. doi:10.1007/s00122-010-1312-y

Slewinski, T.L., 2012. Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production. J. Exp. Bot. doi:10.1093/jxb/ers124

Snowden, J., 1936. The cultivated races of sorghum, Adlard, UK. ed.
Spano, G., Di Fonzo, N., Perrotta, C., Platani, C., Ronga, G., Lawlor, D.W., Napier, J.A., Shewry, P.R., 2003. Physiological characterization of "stay green" mutants in durum wheat. J. Exp. Bot. 54, 1415–1420. doi:10.1093/jxb/erg150
Teetor, V.H., Duclos, D. V, Wittenberg, E.T., Young, K.M., Chawhuaymak, J., Riley, M.R., Ray, D.T., 2011. Effects of planting date on sugar and ethanol yield of sweet sorghum grown in Arizona. Ind. Crops Prod. 34, 1293–1300. doi:10.1016/j.indcrop.2010.09.010
Teshome, A., Baum, B.R., Fahrig, L., Torrance, J.K., Arnason, T.J., Lambert, J.D., 1997. Sorghum [Sorghum bicolor (L.) Moench] landrace variation and classification in north shewa and south welo, ethiopia. Euphytica 97, 255–263. doi:10.1023/A:1003074008785
Thomas, H., Howarth, C.J., 2000. Five ways to stay green. J. Exp. Bot. 51, 329–337.
Tolk, J.A., Howell, T.A., 2003. Water use efficiencies of grain sorghum in three USA southern Great Plains soils. Agric. Syst. 56, 97–111.
Tolk, J.A., Howell, T.A., Miller, F.R., 2013. Yield component analysis of grain sorghum grown under water stress. F. Crop. Res. 145, 44–51. doi:10.1016/j.fcr.2013.02.006
Tovignan, T.K., Luquet, D., Fonceka, D., Ndoye, I., Trouche, G., Cisse, N., 2015. Assessment of the variability of Senegalese landraces for phenology and sugar yield components to broaden the genetic pool of multi-purpose sorghum. Plant Genet. Resour. 1–11. doi:10.1017/S1479262115000155
Traore, S.B., Reyniers, F.-N., Vaksmann, M., Kone, B., Sidibe, A., Yorote, A., Yattara, K., Kouressy, M., 2000. Adaptation à la sécheresse des écotypes locaux de sorghos du Mali. Sécheresse 11, 227–37.
Traoré, S.B., Reyniers, F.-N., Vaksmann, M., Kone, B., Sidibe, A., Yorote, A., Yattara, K., Kouressy, M., 2000. Adaptation à la sécheresse des écotypes locaux de sorghos du Mali. Sécheresse 11, 227–237.
Trouche, G., Aguirre Acuña, S., Castro Briones, B., Gutiérrez Palacios, N., Lançon, J., 2011. Comparing decentralized participatory breeding with on-station conventional sorghum breeding in Nicaragua: I. Agronomic performance. F. Crop. Res. 121, 19–28. doi:10.1016/j.fcr.2010.11.016
Tsuchihashi, N., Goto, Y., 2005. Internode Characteristics of Sweet Sorghum (Sorghum bicolor (L.) Moench) during Dry and Rainy Seasons in Indonesia. Plant Prod. Sci. 8, 601–607. doi:10.1626/pps.8.601
Vaksmann, M., Clément-Vidal, A., Chantereau, J., 2008. Potential contribution of dwarf and leaf longevity traits to yield improvement in photoperiod sensitive sorghum. Eur. J. Agron. 28, 195–209. doi:10.1016/j.eja.2007.07.008
Vaksmann, M., Traoré, S., Niangado, O., 1996. Le photopériodisme des sorghos africains. Agric. Dev. 9, 13–18.
Valentine, J., Clifton-Brown, J., Hastings, A., Robson, P., Allison, G., Smith, P., 2012. Food vs. fuel: the use of land for lignocellulosic "next generation" energy crops that minimize competition with primary food production. GCB Bioenergy 4, 1–19. doi:10.1111/j.1757-1707.2011.01111.x
van Oosterom, E.J., Borrell, A.K., Chapman, S.C., Broad, I.J., Hammer, G.L., 2010. Functional dynamics of the nitrogen balance of sorghum: I. N demand of vegetative plant parts. F. Crop. Res. 115, 19–28.
van Oosterom, E.J., Borrell, A.K., Deifel, K.S., Hammer, G.L., 2011. Does Increased Leaf

Appearance Rate Enhance Adaptation to Postanthesis Drought Stress in Sorghum? Crop Sci. 51, 2728–2740. doi:10.2135/cropsci2011.01.0031

Velázquez, N., Sánchez, H., Osella, C., Santiago, L.G., 2012. Using white sorghum flour for gluten-free breadmaking. Int. J. Food Sci. Nutr. 63, 491–7. doi:10.3109/09637486.2011.636734

Voigt, J., Botha, P.R., Gerber, H.S., 2008. The effect of planting date on the dry matter production of annual forage sorghum hybrids and hybrid millet cultivars. Grassroots Newsl. Grassl. Soc. South. Africa 8, 18–24.

Waclawovsky, A.J., Sato, P.M., Lembke, C.G., Moore, P.H., Souza, G.M., 2010. Sugarcane for bioenergy production: an assessment of yield and regulation of sucrose content. Plant Biotechnol. J. 8, 263–276. doi:10.1111/j.1467-7652.2009.00491.x

Wang, M., Han, J., Dunn, J.B., Cai, H., Elgowainy, A., 2012. Well-to-wheels energy use and greenhouse gas emissions of ethanol from corn, sugarcane and cellulosic biomass for US use. Environ. Res. Lett. 7, 045905. doi:10.1088/1748-9326/7/4/045905

Westengen, O.T., Okongo, M.A., Onek, L., Berg, T., Upadhyaya, H., Birkeland, S., Kaur Khalsa, S.D., Ring, K.H., Stenseth, N.C., Brysting, A.K., 2014. Ethnolinguistic structuring of sorghum genetic diversity in Africa and the role of local seed systems. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 111, 14100–5. doi:10.1073/pnas.1401646111

Wu, E., Lenderts, B., Glassman, K., Berezowska-Kaniewska, M., Christensen, H., Asmus, T., Zhen, S., Chu, U., Cho, M.J., Zhao, Z.Y., 2014. Optimized Agrobacterium-mediated sorghum transformation protocol and molecular data of transgenic sorghum plants. Vitr. Cell. Dev. Biol. - Plant 50, 9–18. doi:10.1007/s11627-013-9583-z

Wu, X., Staggenborg, S., Propheter, J.L., Rooney, W.L., Yu, J., Wang, D., 2010. Features of sweet sorghum juice and their performance in ethanol fermentation. Ind. Crops Prod. 31, 164–170. doi:10.1016/j.indcrop.2009.10.006

Xie, T., Su, P., Shan, L., Ma, J., 2012. Yield , quality and irrigation water use efficiency of sweet sorghum [Sorghum bicolor (Linn.) Moench] under different land types in arid regions. Aust. J. Crop Sci. 6, 10–16.

Yang, S., Weers, B.D., Morishige, D.T., Mullet, J.E., 2014. CONSTANS is a photoperiod regulated activator of flowering in sorghum. BMC Plant Biol. 14, 148. doi:10.1186/1471-2229-14-148

Zhao, Y.L., Dolat, A., Steinberger, Y., Wang, X., Osman, A., Xie, G.H., 2009. Biomass yield and changes in chemical composition of sweet sorghum cultivars grown for biofuel. F. Crop. Res. 111, 55–64. doi:10.1016/j.fcr.2008.10.006

Zou, G., Yan, S., Zhai, G., Zhang, Z., Zou, J., Tao, Y., 2011. Genetic variability and correlation of stalk yield-related traits and sugar concentration of stalk juice in a sweet sorghum (Sorghum bicolor L. Moench) population. Aust. J. Crop Sci. 5, 1232–1238.

Annexes

1 Résumé de :

Tovignan, T.K., Luquet, D., Fonceka, D., Ndoye, I., Trouche, G., Cisse, N., 2015. Assessment of the variability of Senegalese landraces for phenology and sugar yield components to broaden the genetic pool of multi-purpose sorghum. Plant Genet. Resour. 1–11. doi:10.1017/S1479262115000155.

© NIAB 2015
ISSN 1479-2621
Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization; 1–11
doi:10.1017/S1479262115000155

Assessment of the variability of Senegalese landraces for phenology and sugar yield components to broaden the genetic pool of multi-purpose sorghum

Thierry Klanvi Tovignan[1]*, Delphine Luquet[2], Daniel Fonceka[1,2], Ibrahima Ndoye[3], Gilles Trouche[2] and Ndiaga Cisse[1]

[1]*Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS), BP 3320, Route de Khombole, Thiès, Sénégal,* [2]*CIRAD, UMR AGAP, F-34398 Montpellier, France and* [3]*Département de Biologie Végétale, Université Cheikh Anta Diop de Dakar, BP 5005, Dakar, Sénégal*

Received 6 October 2014; Revised 3 February 2015; Accepted 30 March 2015

Abstract

Sweet sorghum is highly coveted to contribute and take up food and energy challenges. A collection of 84 West Africa landraces mostly from Senegal and four control cultivars were screened to identify relevant accessions and trait combination for multi-purpose (sugar/grain/biomass). The implication of photoperiod sensitivity was particularly addressed. A total of 20 traits related to phenology, morphology, grain and sugar production were assessed in two sowing dates (July and August) at CNRA Bambey in Senegal. Late sowing resulted in shortened vegetative phase and a significant decrease in traits related to plant size, stem sugar, biomass and grain productions. Broad-sense heritability was moderate to high for most of the phenology, morphology, grain and sugar-related traits, suggesting their interest for breeding. All the traits related to plant size were positively correlated with plant sugar production except plant height. A cluster analysis identified three groups contrasting in their ability to combine sugar, grain or fodder production based on 18 traits measured for the early sowing. Clusters I and III were suitable for one purpose: grain and sugar, respectively. Cluster II was the most suitable for multi-purpose, showing the best trade-off among grain, sugar and vegetative biomass production. The best accessions for stem sugar yield belonged to durra, caudatum and their intermediate types. The relationship between internode size and sweetness should be further studied, in particular exploring their relationship with internode tissue anatomy. Further studies are also needed to evaluate the role that stay-green can play in sugar yield maintenance under post-flowering drought.

Keywords: African landraces; multi-purpose ability; photoperiod sensitivity; sorghum; stem sugar accumulation

Introduction

The increase in worldwide population results in fast-growing demand for food, feed and fuel, creating significant economic and environmental issues. For solving these issues, it is essential to diversify the sources of energy (Cameron and Keppler, 2010), and, in that respect, biomass takes a prominent position. The tropical agroforestry resources strongly desired for biofuel production are sugarcane, grain and sweet sorghum, maize and cassava for producing bioethanol of first generation, and oil palm, cashew, soybean, coconut, sunflower and *Jatropha* for biodiesel (Duku *et al.*, 2011).

* Corresponding author. E-mail: thierryt525@gmail.com

2 Reproduction du poster:

Tovignan, T.K., Luquet, D., Fonceka, D., Ndoye, I., Trouche, G., Cisse, N., 2014. Identification of Morphological and Phenological Traits Underlying Sorghum Sweetness Variability and Its Aptitude for Multi-purpose (Grain, Sugar, Fodder) in West Africa: Role of Photoperiod Sensitivity, Plant Biology Europe FESPB/EPSO Congress, June 22-26, in The Convention Centre Dublin, Ireland.

Plant Biology Europe FESPB/EPSO Congress 2014 June 22-26, in The Convention Centre Dublin, Ireland.

Morphological and phenological traits underlying sorghum sweetness variability and its aptitude for multipurpose (grain, sugar, fodder) in West Africa: role of photoperiod sensitivity

T. K. Tovignan[1*], D. Luquet[3], D. Fonceka[1], G. Trouche[3], I. Ndoye[2], N. Cissé[1]

[1]CERAAS, P.O. Box 3320, Thies, Senegal; [2]Plant Biology Department, Cheikh Anta DIOP University, Dakar, Senegal; [3]CIRAD, UMR AGAP, F-34398 Montpellier, France; *E-mail: thierryt525@gmail.com

Background

Sweet sorghum is highly coveted to contribute and take up food and energy production challenges, particularly in West Africa. Breeding for combined grain and stem sugar productions in semi-arid, drought prone areas, is needed.

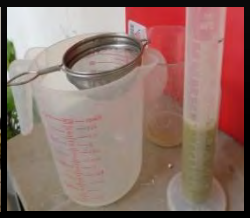
Objectives

Explore genotypes and trait combination of interest for biomass, sugar and grain production in African, cultivated grain sorghums. In particular, explore the impact of photoperiod (PP) sensitivity.

Experiment

- ✓ Alpha lattice design
- ✓ 2 sowing dates: July 24th and August 21st, 2012.
- ✓ 88 sorghum landraces from West Africa mainly Senegal

Stem crushing

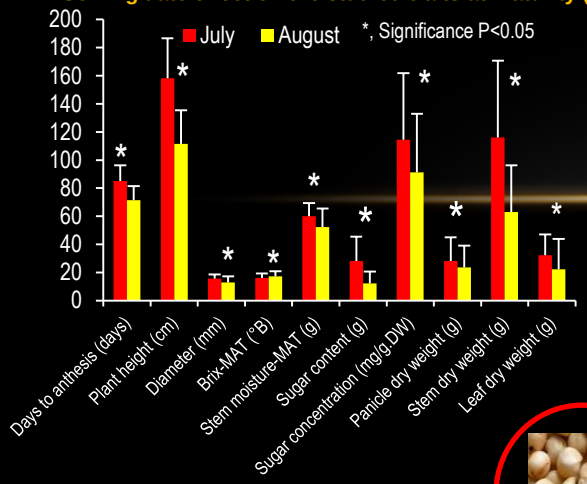


Juice quantification

Brix measurement (refractometer)

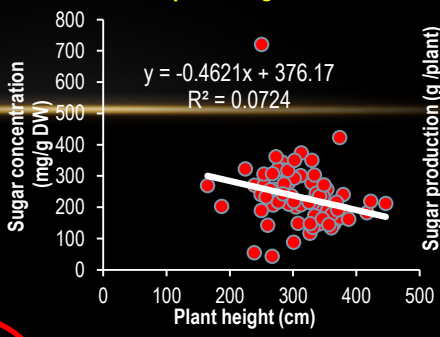
Results

❑ **Sowing date effect on the studied traits at maturity (MAT)**

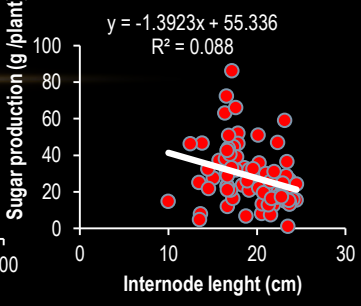


❑ **Which traits should be considered when breeding for stem sugar ?**

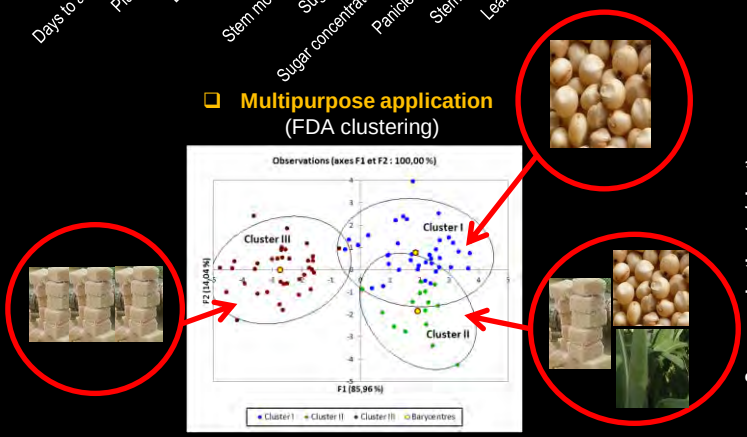
(1) Sugar concentration *vs.* plant height



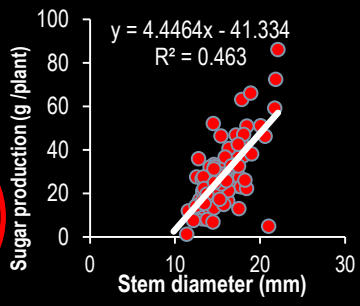
(2) Internode lenght *vs.* sugar production



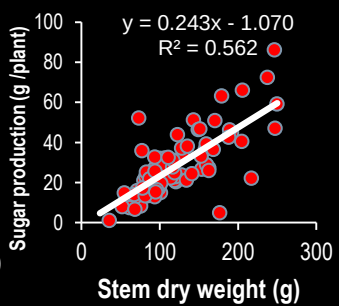
❑ **Multipurpose application**
(FDA clustering)



(3) Sugar content *vs.* stem diameter



(4) Sugar content *vs.* stem dry weight



Synthesis

- ✓ Early sowing has increased the performance of PP-sensitive genotypes, corroborating Gutjahr et al. (2013) in Mali conditions.
- ✓ Plant height **(1)** contributed to stem biomass but not necessarily to stem sugar production as high genotypes with longest internodes **(2)** were less juicy & sweet.
- ✓ Stem diameter **(3)** & biomass **(4)** highly contributed to sugar production.
- ✓ Cluster II was the most suitable for multipurpose with mainly Guinea, whereas Cluster III, the highest in sugar production was mostly Durra, Caudatum & hybrids (Bezançon et al., 2009).

Future work

Studing post-flowering drought tolerance in these genotypes to test stay-green role in multipurpose yield maintenance.

References

Bezançon G, Pham J-L, Deu M, et al. (2009) Changes in the diversity and geographic distribution of cultivated millet (Pennisetum glaucum (L.) R. Br.) and sorghum (Sorghum bicolor (L.) Moench) varieties in Niger between 1976 and 2003. Gen Res Crop Evol 56:223–236.

Gutjahr S, Vaksmann M, Dingkuhn M, et al. (2013) Grain, sugar and biomass accumulation in tropical sorghums. I. Trade-offs and effects of phenological plasticity. Funct Plant Biol 40:342–354.

3 Reproduction du poster:

Tovignan, T.K., Fonceka, D., Ndoye, I., Cisse, N., Luquet, D. 2015. Impact of green leaf area dynamics on stem sugar production in sorghum: sowing date and post-flowering water status influence, DROPS – EUCARPIA Conference, Recent progress in drought tolerance from genetics to modelling, 8-9 June, Le Corum, Montpellier, FR.

DROPS – EUCARPIA Conference, Recent progress in drought tolerance from genetics to modelling, 8-9 June 2015, Le Corum, Montpellier, FR.

Impact of green leaf area dynamics on stem sugar production in sorghum: sowing date and post-flowering water status influence

T. K. Tovignan[1*], D. Fonceka[1,3], I. Ndoye[2], N. Cissé[1], D. Luquet[3]

*thierryt525@gmail.com

[1]CERAAS, P.O. Box 3320, Thies, Senegal;
[2]Plant Biology Department, Cheikh Anta DIOP University, Dakar, Senegal;
[3]CIRAD, UMR AGAP, F-34398 Montpellier, France.

Background

Sorghum offers the opportunity to combine grain and stem sugar production for food and industrial purposes. However, dual purpose (grain, sugar) could be compromised by post-anthesis water deficit as met in West African drought prone areas (Gutjahr *et al.*, 2013).

Objectives

This study investigated to which extent plant green leaf area dynamics and its regulation by sowing date and post-flowering water availability influences sugar accumulation in photoperiod-sensitive sweet sorghum as suggested by van Oosterom *et al.* (2011).

Experiment

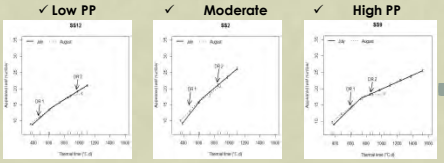
- ✓ Field trial was undertaken in the station of CNRA Bambey (Senegal)
- ✓ 2 sowing dates: July 17 and August 12, 2013.
- ✓ 12 sweet sorghum genotypes with similar phenology but contrasted in morphology, sugar and grain production and photoperiodism.
- ✓ 2 post-anthesis water regimes. Dry down was induced after the last rain occurred on October 10.
- ✓ Phenology, morphology, biomass, sugar production, grain and stay green parameters were collected.

Results

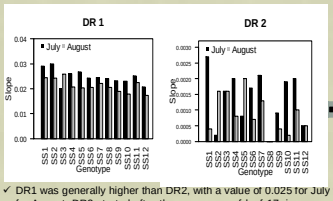
❑ Sowing date effect on plant leaf development in 3 contrasted genotypes for Photoperiod-sensitivity (PP)

❖ Leaf development rate : DR = Slope

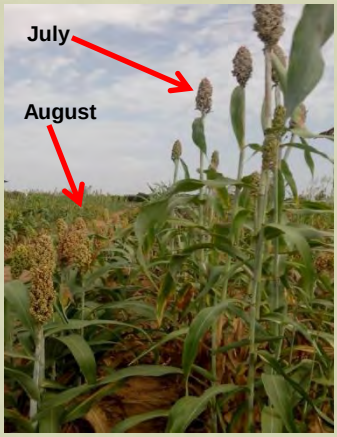
✓ Low PP ✓ Moderate ✓ High PP



- ✓ Whatever the sowing date, most of the PP-sensitive genotypes developed more rapidly
- ✓ A bilinear development was observed for most of genotypes and mainly in July.

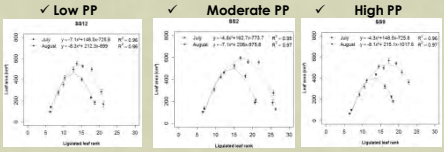


- ✓ DR1 was generally higher than DR2, with a value of 0.025 for July *vs* 0.021 for August. DR2 started after the apparence of leaf 17, in average in both sowing dates. By contrast with DR1, DR2 was higher for August (0.0014) than July (0.0009). Genotypes with only one linear phase of development

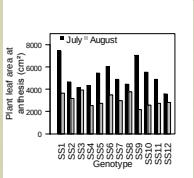


❖ Leaf area dynamics

✓ Low PP ✓ Moderate PP ✓ High PP



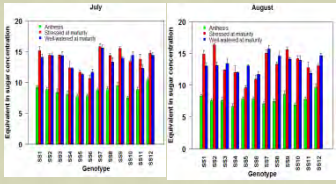
- ✓ The leaf area profile was he same until leaf 11 in average in both sowing dates
- ✓ Leaf 17 was the largest in July while it was leaf 14 in August
- ✓ The PP-sensitive genotypes maintained larger leaves until the last one (flag leaf)
- ✓ The PP-sensitive genotypes observed larger differences in leaf area profile between sowing dates.



- ✓ Plant green leaf area was computed considering individual leaf area and senescence. Accordingly, it was almost doubled at flowering for July sowing (5212.9 cm² *vs* 3049.3 cm²) compared to August in the case of PP-sensitive genotypes.

❑ Plant green leaf relation with stem sugar dynamics under post-anthesis droug

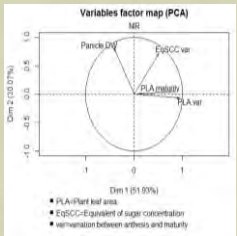
❖Equivalent in sugar concentration (EqSSC) variability among treatments



$$EqSSC = \frac{Brix \times Stem\ moisture}{100}$$

- ✓ **EqSCC increased from anthesis to maturity. Water regime, sowing date and genotype effects was significant on this traits.**

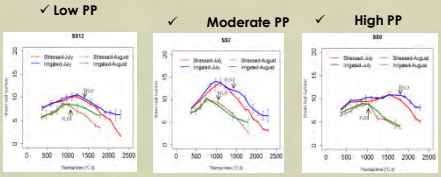
❖Relationship between plant EqSCC, grain dry weight and green leaf area after flowering



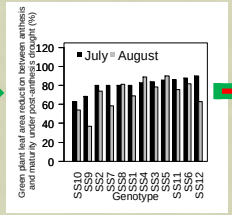
- ✓ **The maintenance of green leaf area after flowering under drought seems to favor sugar accumulation in the stem.**
- ✓ **Panicle dry weight seemed to be less dependent on stay-green in such tall, sweet genetic material.**

❑Sowing date and post-anthesis drought effects on plant green leaf number dynamics

✓ Low PP ✓ Moderate PP ✓ High PP



- ✓ Green leaf number started decreasing before flowering for low PP sensitivity genotypes and at flowering for high PP sensitivity genotypes.
- ✓ After anthesis, senescence rate was higher for stressed plants in both sowing: 76% *vs* 43% for control plants
- ✓ A slightly lower senescence rate could be observed for high PP sensitivity genotypes after anthesis.



a- Post-anthesis dry down b- Well-watered

Synthesis

Plant growth

Plant green leaf area until flowering was the result of genotype development rate and leaf size variability, and their regulation by the sowing date depending on their PP- sensitivity (Clerget *et al.*, 2008). Sowing date affected DR and individual leaf area profile.
Accordingly green plant leaf area at anthesis was almost doubled for PP- sensitive genotypes for an early sowing (July).

Stay green contribution to stem sugar

Post-anthesis leaf senescence rate was stronger for water stressed genotypes and seemed slightly reduced for PP-sensitive genotypes.
The development of a large plant leaf area up to anthesis combined with a reduced post-anthesis leaf senescence would be useful to optimize sugar accumulation in the stem while maintaining grain production under post-anthesis drought conditions.

References

Gutjahr S, Vaksmann M, Dingkuhn M, Thera K, Trouche G, Braconnier S, Luquet D . 2013. Grain, sugar and biomass accumulation in tropical sorghums. I. Trade-offs and effects of phenological plasticity. *Functional Plant Biology* 40:342–354.
van Oosterom, E J, Borrell, A K, Deifel, K S, Hammer, G L. 2011. Does Increased Leaf Appearance Rate Enhance Adaptation to Postanthesis Drought Stress in Sorghum? *Crop Science* 51 :2728-2740.
Clerget B, Dingkuhn M, Gozé E, Rattunde HFW, Ney B. 2008. Variability of phyllochron, plastochron and rate of increase in height in photoperiod-sensitive Sorghum varieties. *Annals of Botany* 101:579–594.

4 Reproduction du dispositif expérimental du chapitre 2:

Dispositif expérimental: alpha lattice utilisé dans l'expérimentation du chapitre 2.

88 traitements
11 blocs
8 traitements/bloc
3 répétitions

Bloc

Semis 1

	REP I								REP II								REP III							
B1	25	50	7	66	10	43	28	15	B1	34	11	81	80	66	46	31	62	B1	65	31	41	58	5	18	56	71
B2	29	23	62	37	68	58	60	82	B2	25	57	73	69	18	32	4	87	B2	72	63	1	69	43	23	39	61
B3	65	49	77	84	30	14	35	8	B3	9	82	20	59	6	70	50	84	B3	11	52	67	14	12	25	74	51
B4	36	46	61	40	79	19	86	3	B4	60	55	14	41	40	13	75	33	B4	30	36	6	24	75	66	16	83
B5	26	69	53	56	64	70	11	13	B5	58	26	22	12	43	36	38	88	B5	82	26	73	76	79	15	81	77
B6	72	51	20	2	4	75	31	76	B6	51	10	68	17	1	85	77	19	B6	35	20	48	19	37	87	34	21
B7	9	78	12	71	1	32	21	24	B7	52	61	49	54	37	24	2	53	B7	64	2	59	60	85	80	45	7
B8	34	52	57	83	5	88	27	59	B8	72	21	86	42	7	44	8	56	B8	33	47	50	49	32	22	62	86
B9	22	87	74	44	6	39	80	55	B9	45	79	83	23	78	74	47	65	B9	46	28	88	68	9	13	54	42
B10	16	81	18	17	45	33	63	42	B10	3	76	5	39	35	67	28	16	B10	57	29	3	8	55	10	70	78
B11	54	73	67	85	48	47	41	38	B11	71	29	64	27	30	15	48	63	B11	17	84	38	44	27	53	40	4

Bordure dure dure dure | Bordure Bordure Bordure Bordure | Bordure Bordure Bordure Bordure | Bordure Bordure Bordure Bordure | Bordure Bordure Bordure Bordure | Bordure Bordure Bordure Bordure

Semis 2

B1	25	50	7	66	10	43	28	15	B1	34	11	81	80	66	46	31	62	B1	65	31	41	58	5	18	56	71
B2	29	23	62	37	68	58	60	82	B2	25	57	73	69	18	32	4	87	B2	72	63	1	69	43	23	39	61
B3	65	49	77	84	30	14	35	8	B3	9	82	20	59	6	70	50	84	B3	11	52	67	14	12	25	74	51
B4	36	46	61	40	79	19	86	3	B4	60	55	14	41	40	13	75	33	B4	30	36	6	24	75	66	16	83
B5	26	69	53	56	64	70	11	13	B5	58	26	22	12	43	36	38	88	B5	82	26	73	76	79	15	81	77
B6	72	51	20	2	4	75	31	76	B6	51	10	68	17	1	85	77	19	B6	35	20	48	19	37	87	34	21
B7	9	78	12	71	1	32	21	24	B7	52	61	49	54	37	24	2	53	B7	64	2	59	60	85	80	45	7
B8	34	52	57	83	5	88	27	59	B8	72	21	86	42	7	44	8	56	B8	33	47	50	49	32	22	62	86
B9	22	87	74	44	6	39	80	55	B9	45	79	83	23	78	74	47	65	B9	46	28	88	68	9	13	54	42
B10	16	81	18	17	45	33	63	42	B10	3	76	5	39	35	67	28	16	B10	57	29	3	8	55	10	70	78
B11	54	73	67	85	48	47	41	38	B11	71	29	64	27	30	15	48	63	B11	17	84	38	44	27	53	40	4

Accession

5 Reproduction du dispositif expérimental du chapitre 3 et 4:

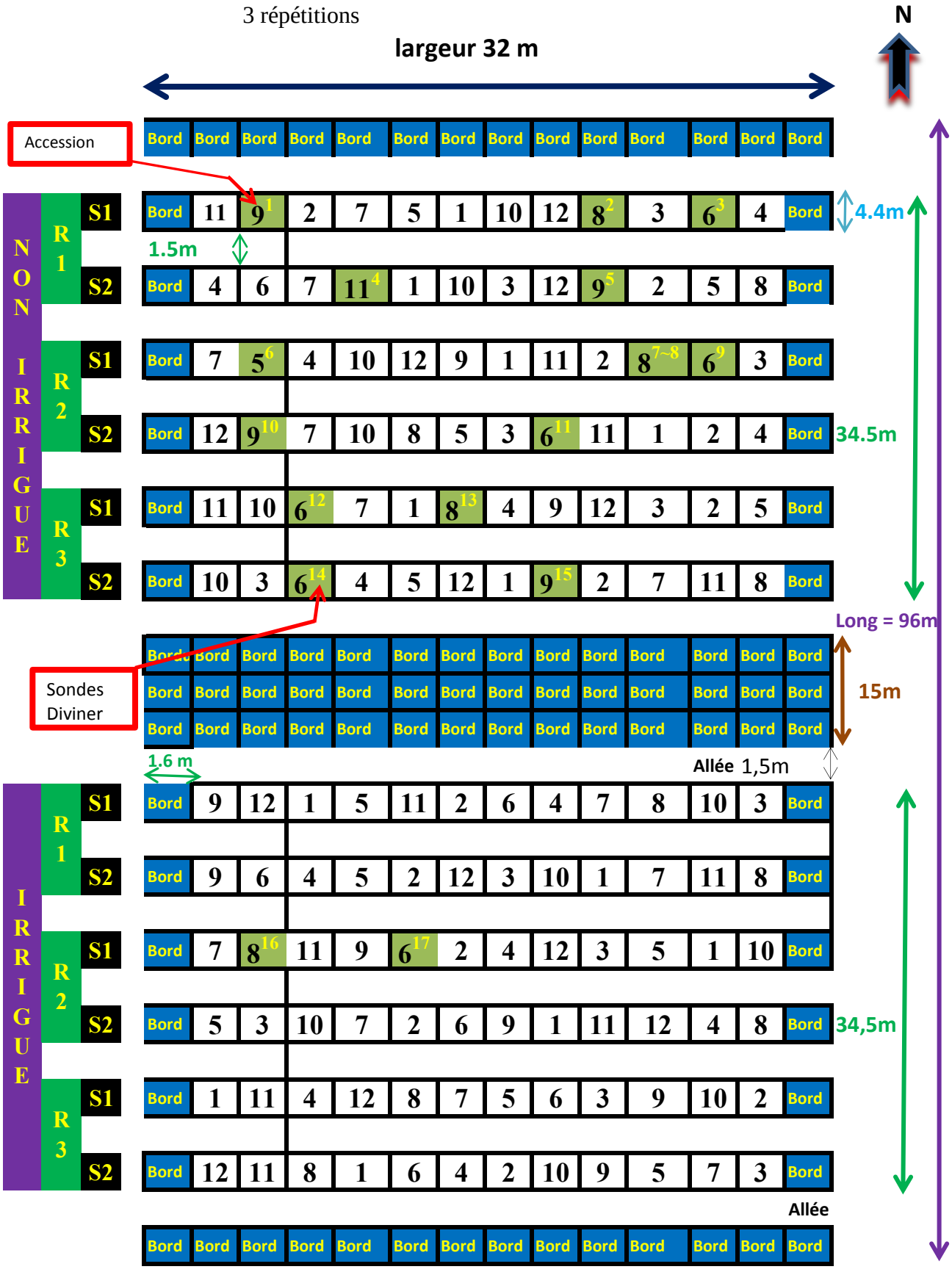
Dispositif expérimental: split split plot utilisé dans l'expérimentation des chapitres 3 et 4.

Régime hydrique: Irrigué (IR) et non-irrigué (NIR)

Date de semis: Semis 1 et semis 2

Accession: 1 à 12

3 répétitions



Auteur : Thierry Klanvi TOVIGNAN

Résumé

Si l'adaptation au déficit hydrique post-floral du sorgho-grain a largement été étudiée, ce n'est pas le cas du sorgho photopériodique (PP) sucré à vocation d'un double rendement grain-sucre en Afrique de l'ouest. Pour aborder cette question, la diversité des caractères relatifs au photopériodisme, à la production de grain et du sucre a été évaluée dans une collection ouest-africaine de 84 accessions traditionnelles. Un panel plus restreint de 12 accessions africaines représentatives a alors été choisi pour mieux comprendre l'influence de la date de semis et du régime hydrique post-floral sur le double rendement (sucre, grain). La production de biomasse et du sucre de la tige s'est avérée fortement avantagée par un semis précoce dans ce matériel PP. La dynamique de la surface foliaire verte a avantagé l'accumulation du sucre dans la tige avant floraison. Elle n'a contribué au maintien d'un double rendement (sucre, grain) qu'en condition de déficit hydrique post-floral. Une étude plus fine sur 5 de ces accessions, de la dynamique post-florale des sucres dans le jus de la tige et de leur distribution dans les organes le long de la tige, a mis en évidence une compétition entre remplissage du grain et accumulation des sucres dans la tige entre les stades grain laiteux et pâteux. Durant cette période, le déficit hydrique a réduit, de façon variable entre accessions, la jutosité de la tige et la teneur en saccharose de ses entrenœuds les plus hauts. L'accession la moins affectée par le déficit hydrique était celle avec le meilleur maintien de la surface foliaire verte post-florale. Cette étude a démontré l'adaptation générale du sorgho photopériodique sucré à des conditions de déficit hydrique post-floral. Cependant, l'enjeu d'optimiser la dynamique de la surface foliaire verte pour maximiser et stabiliser l'élaboration d'une double production de grain et du sucre. Ces résultats pourront contribuer à orienter l'amélioration du sorgho double usage pour des environnements sujets à des épisodes de sécheresse.

Mots clés : Sorgho sucré, Accumulation de sucre, Photopériodisme, Phénologie, Stress hydrique post-floral, *Stay green*, Double- usage.

Sowing date and post-anthesis drought effects on sugar and grain yield in West-African photoperiodic sorghum: ecophysiological and biochemical characterization of contrasted accessions.

Abstract

Whereas grain sorghum adaptation to post-anthesis drought has been extensively studied this is not the case of dual purpose (sugar, grain), photoperiodic (PP) sorghum for West Africa. This question was first addressed by exploring the diversity of phenological and production traits in a panel of 84 West-African sorghum landraces. On this basis a representative panel of 12 accessions was studied to better understand sowing date and post-anthesis drought impact on stem sugar production and its combination with grain production. Stem biomass and sugar production were strongly advantaged by early sowing due to PP sensitivity. Green leaf area dynamics contributed to maximize sugar accumulation before anthesis and to maintain a combined production of grain and sugar only under a post-anthesis drought. Five of the 12 accessions were used to perform a finer study of the post-anthesis dynamics of sugar content in stem juice and partitioning in organs along the stem. A competition between grain filling and stem sugar accumulation could be highlighted between milky and dough grain stage during which a drought event reduced, to a variable extent depending on the accession, stem juiciness and the sucrose content of top internodes only. Accession with the best post-flowering stay-green was the less affected during this phase. These results provide further insight to the way photoperiodic sweet sorghum can be improved for a dual purpose in drought prone environments.

Keywords: Sweet sorghum, Stem sugar accumulation, Photoperiod sensitivity, Phenology, Post-anthesis drought, Stay-green, Dual-purpose.

Spécialité: Biotechnologies Végétale et Microbienne et Amélioration des Plantes
CERAAS, Km 7,5 Route de Khombole. BP 3320 Thiès Escale, Sénégal.