



Épidémiologie des maladies majeures et structuration des microbiomes racinaires : étude comparative entre rizicultures irriguée et de bas fond au Burkina Faso

Mariam Barro

► To cite this version:

Mariam Barro. Épidémiologie des maladies majeures et structuration des microbiomes racinaires : étude comparative entre rizicultures irriguée et de bas fond au Burkina Faso. Sciences agricoles. Université Montpellier; Université Nazi Boni (Bobo-Dioulasso, Burkina Faso), 2021. Français. NNT : 2021MONTG089 . tel-03615341

HAL Id: tel-03615341

<https://theses.hal.science/tel-03615341>

Submitted on 21 Mar 2022

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

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

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Evolution des systèmes infectieux

École doctorale GAIA - Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau

Unité de recherche Plant Health Institute of Montpellier (PHIM)

En partenariat international avec l'Université Nazi BONI, Burkina Faso
Laboratoire de Phytopathologie de l'INERA

Épidémiologie des maladies majeures et structuration des microbiomes racinaires : étude comparative entre rizicultures irriguée et de bas-fond au Burkina Faso

Présentée par Mariam BARRO

Le 13 décembre 2021

Sous la direction de Gilles BENA
et Irénée SOMDA

Devant le jury composé de

M. Diegane DIOUF, Professeur, Université du Sine Saloum, Kaolack, Sénégal

M. Alain SARNIGUET, Directeur de Recherche INRAE, Angers, France

Mme Diana FERNANDEZ, Directrice de Recherches IRD, Montpellier France

M. Fernand SANKARA, Maître de conférences, Université Nazi BONI, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

M. Irénée SOMDA, Professeur, Université Nazi BONI, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

M. Gilles BENA, Directeur de recherche, IRD Montpellier, France

M. Issa WONNI, Maître de recherches, INERA, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

Mme Charlotte TOLLENAERE, Chargée de recherche IRD Montpellier, France

Rapporteur, Président du jury

Rapporteur

Examinatrice

Examineur

Directeur

Directeur

Invité

Invitée



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

Table des matières

TABLE DES MATIERES	II
DEDICACE.....	VI
REMERCIEMENTS	VII
ABSTRACT	XIII
RESUME POUR LE PUBLIC EN FRANÇAIS	XV
RESUME POUR LE PUBLIC EN ANGLAIS	XVI
RESUME POUR LE PUBLIC EN DIOULA	XVII
SIGLES ET ABREVIATIONS	XVIII
LISTE DES TABLEAUX	XX
LISTE DES PLANCHES	XX
LISTE DES ENCADRES	XX
LISTE DES FIGURES	XX
INTRODUCTION GENERALE.....	1
PREMIERE PARTIE : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	4
CHAPITRE I : LES GENERALITES SUR LE RIZ ET LA RIZICULTURE	5
1. LE RIZ.....	5
1.1. Taxonomie et distribution géographique du riz.....	5
1.2. Morphologie et développement du plant de riz cultivé	6
1.3. Génétique et génomique des espèces du genre <i>Oryza</i>	8
1.4. Ecologie du riz.....	10
1.5. Le riz en Asie et en Afrique.....	10
2. LA RIZICULTURE A L’ECHELLE MONDIALE ET EN AFRIQUE	11
3. L’IMPORTANCE ECONOMIQUE DU RIZ AU BURKINA FASO.....	14
3.1 Systèmes de riziculture	16
3.2 Producteurs de riz au Burkina Faso	18
3.3 Variétés de riz cultivées	19
3.4 Principales contraintes liées à la riziculture	20

CHAPITRE II : LES PRINCIPALES MALADIES DU RIZ	24
1. LES MALADIES VIRALES	26
1.1. Panachure jaune du riz.....	26
1.2. Nécrose à rayures du riz	28
2. LES MALADIES BACTERIENNES	29
2.1 Bactériose vasculaire ou BLB.....	29
2.2 Bactériose à stries foliaires translucides ou BLS	30
3. LES MALADIES FONGIQUES	32
3.1 Pyriculariose	32
3.2 Helminthosporiose	33
CHAPITRE III : LE MICROBIOME RACINAIRE DES PLANTES	36
1. LA BIODIVERSITE DU SOL ET LES PARAMETRES INFLUENÇANT LA DIVERSITE.....	36
2. LE LIEN ENTRE LES MICROBIOMES DU SOL ET LES MALADIES FOLIAIRES DES PLANTES	38
3. LE MICROBIOME DU RIZ	40
4. LES TECHNIQUES UTILISEES POUR LA CARACTERISATION DES MICROBIOMES.....	43
4.1 Métagénomique globale.....	43
4.2 Métagénomique ciblée	44
DEUXIEME PARTIE : TRAVAUX DE RECHERCHE REALISES DURANT LA THESE	47
CHAPITRE I : LA METHODOLOGIE GENERALE.....	48
1. LES SITES ETUDIES	48
1.1. Choix des sites d'études.....	48
1.2. Caractéristiques climatiques des zones d'étude	50
2. L'APPROCHE METHODOLOGIQUE : TRAVAIL DE TERRAIN ET DE LABORATOIRE	50
2.1 Choix des parcelles étudiées	50
2.2. Enquêtes auprès des producteurs de riz	51
2.3 Observation des symptômes et diagnostic des principales maladies du riz.....	52
2.4 Caractérisation de la diversité génétique du riz	54
2.5. Analyse des sols et caractérisation des communautés bactériennes et fongiques associées aux racines.....	55
3 ANALYSE DES DONNEES	58
3.1 Analyse des données sur la caractérisation des pratiques agricoles dans chaque site et le suivi épidémiologique des maladies majeures du riz.....	58

3.2 Analyse des données pour la caractérisation de la diversité génétique du riz au Burkina Faso	59
3.3 Analyse des données pour la caractérisation du microbiome racinaire du riz	60
CHAPITRE II : LE SUIVI SPATIO-TEMPOREL DES PRINCIPALES MALADIES DANS DES SYSTEMES DE RIZICULTURE CONTRASTES ET EVALUATION DES NIVEAUX DE CO-OCCURRENCE DANS L'OUEST DU BURKINA FASO	63
1. L'INTRODUCTION	63
2. L'ARTICLE 1: SPATIOTEMPORAL SURVEY OF MULTIPLE RICE DISEASES IN IRRIGATED AREAS COMPARED TO RAINFED LOWLANDS IN WESTERN BURKINA FASO	64
3. LA CONCLUSION	77
CHAPITRE III : LA CARACTERISATION DE LA DIVERSITE GENETIQUE DU RIZ CULTIVE AU BURKINA FASO	79
1. L'INTRODUCTION	79
2. L'ARTICLE 2: GENETIC STRUCTURE AND DIVERSITY OF RICE FROM CERTIFIED CULTIVARS AND FARMER'S FIELDS IN BURKINA FASO	80
3. LA CONCLUSION	93
CHAPITRE IV : LA STRUCTURATION DU MICROBIOME ASSOCIE AUX RACINES DE RIZ DANS DES SYSTEMES DE RIZICULTURES CONTRASTES	95
1. L'INTRODUCTION	95
2. THE IMPACT OF THE RICE GROWING SYSTEM ON THE STRUCTURATION OF ROOT-ASSOCIATED MICROBIOME IN WESTERN BURKINA FASO	96
3. LA CONCLUSION	146
CHAPITRE V : LA DISCUSSION GENERALE	148
1. DES SYSTEMES RIZICOLES CONTRASTES EN TERMES DE PRATIQUES CULTURALES, FREQUENCES DE CERTAINES MALADIES ET MICROBIOME ASSOCIE AUX RACINES	149
1.1 Les pratiques culturelles diffèrent entre riziculture irriguée et de bas-fonds	149
1.2 La bactériose à stries foliaires et la pyriculariose sont plus fréquentes en riziculture irriguée qu'en riziculture de bas-fonds	150
1.3 Les microbiomes associés aux racines de riz se distinguent entre rizicultures irriguées et de bas-fonds	151
2. DES PARTICULARITES PROPRES A CERTAINS SITES ET NON AU SYSTEME DE RIZICULTURE	152

2.1 Le site de Tengrela se distingue de tous les autres sites étudiés	152
2.2 La panachure jaune du riz est particulièrement fréquente sur le périmètre irrigué de Banzon	153
3. DES RESULTATS AYANT DES APPLICATIONS CONCRETES POUR LES RIZICULTEURS	153
3.1 Une congruence partielle entre les variétés nommées par les producteurs et les résultats de l'analyse génétique.....	153
3.2 Une carte sanitaire utile pour le déploiement des stratégies de lutte	154
3.3 Des micro-organismes associés aux racines de riz identifiés comme potentiellement prometteurs pour de nouvelles voies d'intensification durable	155
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	157
1. CONCLUSION GENERALE	157
2. PERSPECTIVES	158
2.1 Des études complémentaires afin de comprendre la dynamique de l'helminthosporiose	158
2.2 L'extension de cette étude à la riziculture pluviale stricte et/ou à d'autres régions du Burkina Faso	159
2.3 Des études complémentaires nécessaires pour mieux comprendre les facteurs gouvernant la dynamique du microbiome du riz et le lien entre microbiome et maladie	160
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	161
ANNEXES	A

Dédicace

Je dédie ce travail à :

- *Feu mon père, Bakary BARRO, qui malheureusement n'a pas eu la joie d'assister à l'accomplissement de cette thèse. Ta fille chérie, Mariam ;*
- *Ma mère, Kadidia BARRY, une femme battante, qui a toujours été là pour nous soutenir avec sa source inépuisable d'amour, de bienfaits et des prières ;*
- *Mon cher époux Moulaye SANOU et notre miracle Sita Sakina Soumaye SANOU.*

Remerciements

Cette thèse est le fruit d'un travail d'équipe et nous voudrions exprimer notre reconnaissance à l'endroit de toutes ces bonnes volontés qui, d'une manière ou d'une autre, ont contribué au bon déroulement et à l'aboutissement de notre travail.

La thèse est conjointement réalisée entre l'Université de Montpellier et l'Université Nazi BONI grâce à l'accord des deux présidents respectifs Pr Philippe AUGÉ et Pr Samdpawinde Macaire OUEDRAOGO. Qu'ils trouvent ici nos sincères remerciements.

C'est aussi le fruit de longues années de collaboration entre l'INERA et l'IRD Montpellier. Nous disons merci respectivement à Dr Hamidou TRAORE pour l'accueil au sein de son institut et à Dr Valérie VERDIER, Présidente Directrice de l'IRD, auparavant Directrice de l'UMR IPME, pour toute son aide et soutien inestimables durant toute cette thèse.

Nous remercions également M. Vincent DAO, Directeur Régional de la Direction Régionale de Recherches Environnementales et Agricoles de l'Ouest, par l'accueil au sein de la station de Farako-Bâ et qui n'a ménagé aucun effort pour mettre à notre disposition les moyens nécessaires pour nos travaux.

Nous exprimons notre profonde reconnaissance au Pr Irénée SOMDA et Dr Gilles BENA, nos co-directeurs de thèse. Vous avez accepté d'être les garants scientifiques de cette thèse malgré vos multiples occupations et vous avez su trouver le temps nécessaire pour suivre et orienter ce travail. Pr. Irénée SOMDA, en plus de m'avoir enseigné la phytopathologie à l'université, a initié mes premiers pas à la recherche et a été mon encadreur durant tout mon parcours universitaire depuis le stage de première année de licence jusqu'à la thèse. Merci pour tout.

Nous remercions Pr Diegane DIOUF, Dr Alain SARNIGUET, Dr Diana FERNANDEZ et Dr Fernand SANKARA pour avoir accepté d'être membres de notre jury de thèse et d'évaluer notre travail. Nous espérons que vous prendrez plaisir à lire ce manuscrit.

Nous tenons particulièrement à témoigner toute notre gratitude à nos encadrateurs Dr Issa WONNI et Dr Charlotte TOLLENAERE. Merci pour vos disponibilités, vos soutiens multiformes à travers vos conseils. Vous nous avez accompagné d'abord à notre ingénierat,

puis le master et enfin cette thèse. Nous n'oublierons jamais le jour où vous nous avez accueilli au sein de votre équipe Dr WONNI Issa. C'est grâce à vous que nous avons pu rencontrer Dr Charlotte TOLLENAERE qui nous a offerte l'opportunité de faire la thèse. Que dire de vous Charlotte ? Vous avez placé votre confiance en nous et vous avez aussi forgé en nous une rigueur scientifique et professionnelle. Votre implication personnelle a permis la réalisation des travaux sur le terrain et au laboratoire, en se privant souvent de repos et vous avez su veiller à ce que nous soyons dans les meilleures conditions durant nos séjours à Montpellier. Je vous prie de trouver en ces lignes, l'expression de notre profonde reconnaissance.

Nous remercions tous les membres de notre comité de thèse pour leurs analyses critiques et constructives tout au long de ma thèse. Vous avez joué un rôle fondamental dans la réalisation de cette thèse.

Nous remercions également le Programme Riz et Riziculture de l'INERA Farako-Bâ. L'actuel chef Dr Thio BOUMA et plus particulièrement l'ancien chef Dr Issa WONNI qui nous a accueilli et n'a ménagé aucun effort pour mettre à notre disposition les moyens nécessaires pour nos travaux.

Au Dr. Lionel MOULIN, Dr Christophe BRUGIDOU et Dr Eugénie HEBRARD qui ont accepté de nous accueillir dans leurs équipes à Montpellier.

Nous remercions aussi Dr S. Léonard OUEDRAOGO, ancien responsable du laboratoire de phytopathologie/bactériologie de l'INERA Farako-Bâ, pour son accueil et ses multiples conseils et encouragement.

Nous remercions Dr Didier THARREAU et Dr Drissa SEREME pour avoir participé à la rédaction et à la correction de notre premier article sur le suivi épidémiologique des maladies majeures du riz.

Nous remercions Dr Philippe CUBRY pour son accompagnement dans les analyses de données SNP avec les autres chercheurs de l'UMR DIADE de l'IRD Montpellier et les sélectionneurs du programme riz de l'INERA Farako-Bâ.

A Caroline BRUNEL et Marie SIMONIN. Vous nous avez accompagné dans l'analyse bio-informatique de nos données de microbiome et vous avez également suivi ce travail avec beaucoup d'attention, à travers vos critiques et orientations.

Nous tenons également à remercier chaleureusement Dr Agnieszka KLONOWSKA, pour son aide, sa disponibilité, son soutien et surtout pour ses qualités humaines.

Merci aussi au Dr Abalo Itolou KASSANKOGNO. Vous nous avez accompagné durant nos activités de terrain et vous avez participé à la correction de ce manuscrit.

Nos remerciements vont également :

- à Mme Isabelle RIMBAULT, Mme Cécile GERDY, Mme Agnès PINEL, Mme Martine BANGRATZ, Mlle Anne Sophie MASSON, Mr Pierre CZERNIC, Mr Nils POULICARD, Mr Eoghan KING et Mr Adrian WALLNER pour leur accueil chaleureux à Montpellier ;

- aux chercheurs, doctorants et technicien du laboratoire SyNAIE : Pr Mipro HIEN, Dr Schemaëza BONZI, M. René YAOVI, Mme Assita TIENDREBEOGO et M. Ollo PALLE pour vos soutiens multiformes ;

- aux chercheurs et techniciens de l'INERA Farako-Bâ et plus particulièrement : Dr Cyrille ZOMBRE, Dr Oumarou TRAORE, Dr Oumarou DIANDA, M. Manaka DOUANIO, M. Paul ILBOUDO et M. Fousseni BORO ;

- aux braves producteurs de la région des Hauts-Bassins et des Cascades pour leur accueil, leur disponibilité, leur convivialité et pour la qualité des informations qu'ils nous ont fourni ;

- à nos camarades doctorants : Mme Aïchatou Nadia Christelle DAO, Mme Florence YAMEOGO, M. Sylvain ZOUNGRANA, M. Hilaire KABORE, M. Etienne SODRE, M. Moussa SONDO, M. Kader GUIGMA, M. Kevin Ben Fabrice ZERBO et M. Amadou DIALLO pour le parcours que nous avons fait ensemble dans la convivialité ; et à tous les masters et stagiaires des différents laboratoires particulièrement M. Yacouba KONE et M. Edouard KABORE.

La présente thèse a été réalisée grâce à l'accompagnement technique et financier de nombreuses institutions et projet à qui nous tenons à adresser nos remerciements :

- Le gouvernement burkinabé à travers le CIOSPB pour l'octroi de la bourse nationale ;
- Le gouvernement français à travers la bourse de l'ambassade de France (SCAC) pour le financement de nos voyages et frais de séjour à Montpellier ;
- L'institut de recherche pour le développement IRD à travers d'une part la bourse ARTS pour le financement de la thèse au Burkina Faso, des voyages et frais de séjour à Montpellier et d'autre part le service de la communication avec Mme Bérénice

OUATTARA comme responsable qui nous a donné l'opportunité de tourner un film scientifique sur nos activités mais aussi de participer à la journée scientifique organisée par l'IRD Ouagadougou;

- Le projet étandard E-Space, financé par la fondation Agropolis, coordonné par Claire NEEMA, ainsi que Christian VERNIERE, Philippe ROUMAGNAC et Charlotte TOLLENAERE (co-responsables du WP3). Ce projet, en plus d'avoir financé cette thèse, a aussi contribué à financer nos frais de voyages et séjours pour participer à différents événements scientifiques ;
- Le LMI PathoBios co-dirigé par Dr James NEYA et Dr Charlotte TOLLENAERE.

Nous ne saurions terminer sans remercier :

- nos chers et tendres parents, Feu papa Bakary, et maman Kadidia. Ils ont su nous apprendre, avec beaucoup d'amour et d'affection, les valeurs essentielles. Ils nous couvrent toujours de leurs prières et bénédictions. Ils ont toujours su nous donner la force d'avancer à travers leurs conseils et encouragements. A toi Maman, merci d'avoir veillé sur notre fille durant nos longs moments d'absence. A toi papa, qui rêvait de voir ce moment mais qui malheureusement nous a quitté trois mois avant, nous venons te rendre hommage avec cette thèse. Puisse Allah t'accorder un repos éternel ;

- nos beaux-parents, papa Dramane SANOU et maman Kadidia SANOU pour leur amour, leur compréhension, leurs encouragements et leurs bénédictions qui nous ont donné la force d'aller jusqu'au bout. Merci aussi pour la garde de notre fille !

- Notre très cher tendre époux Moulaye SANOU, qui a toujours su nous donner les forces nécessaires à travers sa grande attention, ses encouragements à ne pas baisser les bras, son esprit critique, ses paroles réconfortantes, son soutien permanent et sa patience tout au long de cette thèse. Nous remercions aussi notre petite miracle, Sakina, d'avoir été compréhensive et patiente pendant cette thèse, surtout lors de nos nombreuses absences. A deux, vous avez consenti beaucoup de sacrifices durant nos longues périodes d'absence. Nous en sommes profondément touchée.

- nos frère et sœurs Mohamed BARRO, Fatoumata BARRO et Oumou BARRO pour vos soutiens moraux et votre amour. Nous n'oublions pas nos beaux-frères, belles sœurs et tous nos amis pour tout le soutien moral.

Merci à vous pour la confiance !

Résumé

Le riz constitue l'aliment de base de plus de la moitié de la population mondiale et sa consommation est en forte augmentation en Afrique de l'Ouest. De multiples contraintes affectent sa production, limitant ainsi les rendements rizicoles mondiaux, particulièrement au Burkina Faso où la production rizicole couvre à peine 47% des besoins des populations. Cela s'explique en partie par les dégâts causés par les agents pathogènes viraux, bactériens et fongiques. La compréhension de la dynamique spatiotemporelle des maladies et l'identification des facteurs de risque sont d'une importance capitale pour guider le déploiement de moyens de lutte efficaces car l'infection d'un hôte dépend de l'agent pathogène considéré mais aussi de la plante, en termes de génotype et de son environnement biotique et abiotique. L'environnement biotique de la plante comprend les micro-organismes associés aux racines qui peuvent maintenant être appréhendés grâce aux techniques récentes de séquençage haut débit. Nous avons mené la présente étude entre 2016 et 2019 à l'ouest du Burkina Faso dans trois zones géographiques, comprenant chacune un périmètre irrigué et un bas-fonds situé à proximité, soit un total de six sites. Tout d'abord, des entretiens ont été réalisés avec les agriculteurs pour caractériser les pratiques culturales utilisées dans chacun des sites. Ils confirment que les deux systèmes de riziculture diffèrent en termes de pratiques culturales, avec notamment le repiquage, les deux saisons de culture de riz, et une plus forte fertilisation minérale en riziculture irriguée. En outre, nous avons réalisé un génotypage de 77 échantillons de riz du Burkina Faso sur des milliers de marqueurs SNP et analysé les données obtenues dans le cadre de la diversité génétique mondiale de *Oryza sativa*. Tous les échantillons collectés au champ étaient assignés à *Oryza sativa indica*, sauf un correspondant au groupe *Aus*. Nous n'avons pas obtenu de différences entre la génétique des échantillons de riz des zones irriguées et celle des bas-fonds, à l'exception du site de Tengrela qui diffère de tous les autres sites, avec la présence de l'échantillon *Aus* et une différenciation génétique forte par rapport aux cinq autres sites. De plus, nous avons visité annuellement des parcelles de riz et observé les symptômes foliaires afin de comparer les niveaux des quatre principales maladies du riz : la panachure jaune, la bactériose à stries foliaires, la pyriculariose et l'helminthosporiose entre deux systèmes rizicoles. Globalement la fréquence des symptômes (quatre maladies confondues) est plus élevée en riziculture irriguée que dans les bas-fonds. C'est aussi le cas spécifiquement pour la bactériose à stries foliaires et la pyriculariose. En revanche, la panachure jaune du riz est présente avec de fortes fréquence et incidence dans certains sites ('hotspots'), tandis que l'helminthosporiose est fréquente dans tous les sites. Les fréquences de co-occurrence sont plus élevées dans les

périmètres irrigués que dans les bas-fonds. Enfin, nous avons caractérisé la diversité microbienne associée aux racines du riz par une approche de metabarcoding, c'est-à-dire un séquençage haut-débit des loci 16S pour les communautés bactériennes et ITS pour les communautés fongiques. Les principaux facteurs structurant ces communautés microbiennes sont le type de riziculture, la zone géographique, le site et le compartiment racinaire. Nous avons obtenu plus de diversité de procaryotes dans la rhizosphère en riziculture irriguée, avec des réseaux plus complexes, que dans les bas-fonds. Nous avons aussi identifié des phylotypes clés dans les communautés de chaque type de riziculture. Notre approche intégrative, qui s'inscrit dans le concept de 'phytobiome', contribue à une meilleure compréhension de la santé de la plante au sens large, dans le but de contrôler les bioagresseurs des cultures tout en protégeant la santé humaine et environnementale.

Mots clés: Riz, riziculture irriguée, bas-fonds, maladies, diversité génétique, microbiome, Burkina Faso

Abstract

Rice is a staple food for more than half of the world's population and its consumption is increasing in West Africa. Multiple constraints affect its production, limiting global rice yields, particularly in Burkina Faso, where rice production covers barely 47% of the population's needs. This is partly due to damage caused by viral, bacterial and fungal pathogens. Understanding the spatiotemporal dynamics of diseases and identifying risk factors is of paramount importance in guiding the deployment of effective control measures, as host infection depends on the considered pathogen, but also on the plant, in terms of genotype, as well as its biotic and abiotic environment. This biotic environment of the plant includes the microorganisms associated with the roots, which can now be deciphered using recent high-throughput sequencing technologies.

We conducted the present study between 2016 and 2019 in western Burkina Faso in three geographical areas, each of which included one irrigated perimeter, and a nearby lowland, resulting in six sites. First, interviews were conducted with farmers to better characterize farming practices in each site. They confirmed that the two rice-growing systems differ in terms of cultural practices, including transplanting, two rice seasons, and higher mineral fertilization in irrigated rice.

In addition, we genotyped 77 rice samples from Burkina Faso on thousands of SNP markers and analyzed the resulting data in the context of global *Oryza sativa* genetic diversity. All samples collected in the field were assigned to *Oryza sativa indica*, except one corresponding to the *Aus* group. No differences were found between the genetics of the irrigated and lowland rice samples, with the exception of Tengrela, which differed from all other sites, with the presence of the *Aus* sample and a strong differentiation from the other five sites.

In addition, we visited rice plots annually and observed leaf symptoms to compare the levels of the four major rice diseases: yellow mottle disease, bacterial leaf streak (BLS) disease, rice blast and brown spot between two rice systems. Our results show that overall the frequency of symptoms (all four diseases combined) is higher in irrigated rice than in lowland rice. This is also the case specifically for BLS and for rice blast. In contrast, rice yellow mottle disease is present at high frequency and incidence in some specific ('hotspots') sites, while brown spot is common in all sites. Co-occurrence are higher in irrigated areas than in lowland areas.

Finally, we characterized the microbial diversity associated with rice roots using a metabarcoding approach, *i.e.* high-throughput sequencing of 16S loci for bacterial communities and ITS for fungal communities. The main factors structuring these microbial communities are the rice growing system, the geographical zone, the specific site and the root compartment. We found more prokaryotic diversity in the rhizosphere in irrigated rice, as well as more complex networks, compared to rainfed lowlands. We also identified key phylotypes in the communities of each type of rice cultivation.

Our integrative approach, inspired by the 'phytobiome' concept, contributes to a better understanding of plant health in the broadest sense, with the aim of controlling crop pests while protecting human and environmental health.

Keywords: Rice, irrigated rice, lowland rice, diseases, genetic diversity, pathogens, roots, microbiome, Burkina Faso

Résumé pour le public en français

La consommation du riz au Burkina Faso est en augmentation importante, mais la production reste nettement inférieure aux besoins, ce qui est en partie dû aux maladies majeures du riz. Les types de riziculture principaux sont la riziculture irriguée, qui représente l'essentiel de la production, et la riziculture de bas-fonds, majoritaire en termes de surfaces cultivées. Le présent travail a comparé ces deux types de riziculture, en termes de symptômes des maladies majeures, mais aussi des facteurs contribuant à gouverner leur répartition : la génétique de la plante hôte, les pratiques culturales et les communautés microbiennes associées aux racines du riz. Nos résultats montrent que les zones irriguées se caractérisent par des pratiques culturales distinctes, présentent plus de maladies et abritent dans leurs racines plus de diversité bactérienne que dans les bas-fonds, tandis que les variétés de riz se distinguent peu entre les deux types de riziculture (sauf dans un site particulier). Notre approche intégrative a permis d'obtenir des données importantes, rares sur le continent africain, pour améliorer la santé des cultures et donc la sécurité alimentaire.

Mots clés: Riziculture irriguée, riziculture de bas-fond, maladies, génétique, pathogènes, micro-organismes racinaires, Burkina Faso

Résumé pour le public en anglais

Rice consumption in Burkina Faso is increasing significantly, but production is still under needs, partly due to major rice diseases. The two major types of rice production systems are irrigated rice, which accounts for most of the production, and lowland rice, which accounts for most cultivated areas. The present work compares these two types of rice growing systems, in terms of the symptoms of major diseases, but also of the factors that contribute to drive their distribution: host plant genetics, agricultural practices and microbial communities associated with rice roots. Our results show that irrigated areas are characterized by distinct cropping practices, have more diseases and harbor more bacterial diversity in their roots than lowland areas, while rice varieties differ little between the two types of rice cultivation (except at one particular site). Our integrative approach has yielded important data, rare on the African continent, for improving crop health and thus food security.

Keywords: Irrigated rice, lowland rice, diseases, genetic diversity, microbiome, Burkina Faso

Résumé pour le public en Dioula

Malo dumu bi caya ra ka ta Burkina Faso maraw la, nga, an ka sɔrɔ ka dɔgɔ dɔɔnin ni an makow ye, ko sabuya fanba ke, malo banaw koson. Malo sene cogo baba minw b'an fe yan, o ye kenema malo, min sɔrɔ ka ca kossobe, ani lee konon malo, ale bi sene forokene babaw kan ka teme kenema malo kan. An ka baara yi o malo sene cogo fla nunu suma ka taga malo banaw fanfe, ani fana, fen minw bi se ka do fara o bana nunuw ka jensen ni kan : falenfenw ka cipenama kalan, seneke cogow ani nimafen missin jugu minw bi sɔrɔ malo liliw ra. An ka kalan ya yira ka fo, ko yoro minw ti lee ye, o ka seneke cogo bo ni lo jongon na kossobe, bana ka ca o yoro maraw ra kossobe fana, ani, malo liliw fa ni be nimafen missin juguw ra ka teme lee konon malo kan. Ka ta malo kisse yere fan fe, malo sene cogo ti se ka o faranfasya panama. An ka bara cogoya y'an deme ka fen caama famouya, fen minw lonni ni te panama en ka bangu kan, o lonniyaw bi na an deme ka malo banaw kele ani ka dumu ka fa sɔrɔ an ka djamana denw be ye.

Kumadenjonjon : Kenema malo sene, lee konon malo sene, banaw, cipenama kalan, liliw ka nimafen misenw juguw, Burkina Faso

Sigles et Abréviations

ADN	:	Acide désoxyribonucléique
ADRAO	:	Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest
ARICA	:	Advanced Rice Varieties for Africa
ASV	:	Amplicon Sequence Variant ou phylotype dans les données de metabarcoding
BF	:	Bas-fond
BLB	:	Bacterial Leaf Blight
BLS	:	Bacterial Leaf Streak
CABI	:	Centre for Agriculture and Biosciences International
CEC	:	Capacité d'Echange Cationique
CRP Rice	:	CGIAR Research Program on Rice
DGPER	:	Direction Générale de la Promotion de l'Economie Rurale
ELISA	:	Enzyme Linked ImmunoSorbent Assay
FAO	:	Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'Agriculture
FEWS NET:	:	Famine Early Warning Systems Network
GBS	:	Genotyping-by-Sequencing
INERA	:	Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles
IR	:	Irrigué
IRD	:	Institut de recherche pour le développement
IRRI	:	International Rice Research Institut
Is	:	Indice spécifique

LMI	: Laboratoire Mixte International
LPGA	: Levure Peptone Glucose Agar
MAH	: Ministère de l’Agriculture et de l’Hydraulique
MAHRH	: Ministère de l’Agriculture, de l’Hydraulique et des Ressources Halieutiques
NERICA	: New Rice for Africa
PBS-T	: Tampon phosphate salin-Tween
PCR	: Polymerase Chain Reaction
Pv	: Pathovar
RSNV	: <i>Rice Stripe Necrosis Virus</i>
RYMV	: <i>Rice Yellow Mottle Virus</i>
SAPAA	: Suivi et analyse des politiques agricoles et alimentaires
SBE	: Somme des Bases Echangeables
SD	: Seuil de Détection
SNP	: Single Nucleotide Polymorphism
TAE	: Tris-Acétate-EDTA
UNPRB	: Union National des Producteurs de Riz du Burkina Faso
UNPR-B	: Union Nationale des Producteurs de Riz du Burkina
UV	: Ultra-Violet
WARDA	: West African Rice Development Association
<i>Xo</i>	: <i>Xanthomonas oryzae</i>
<i>Xoc</i>	: <i>Xanthomonas oryzae</i> pathovar <i>oryzicola</i>
<i>Xoo</i>	: <i>Xanthomonas oryzae</i> pathovar <i>oryzae</i>

Liste des tableaux

TABLEAU I : QUELQUES VARIETES DE RIZ RECOMMANDEES AU BURKINA FASO EN FONCTION DU TYPE DE RIZICULTURE ET LE RENDEMENT POTENTIEL.....	20
TABLEAU II : QUELQUES MALADIES DU RIZ INVENTORIEES EN AFRIQUE.....	25
TABLEAU III : SYNTHÈSE D'UNE SÉLECTION DE TRAVAUX MAJEURS SUR LE MICROBIOME DU RIZ	42
TABLEAU IV : NOMBRE DE PARCELLES ENQUETÉES PAR SITE ET PAR AN.....	51
TABLEAU V : PARCELLES DE RIZ ETUDIÉES POUR L'ANALYSE DES COMMUNAUTÉS MICROBIENNES DES RACINES	56

Liste des planches

PLANCHE 1 : SYMPTÔMES FOLIAIRES TYPQUES DES PRINCIPALES MALADIES DU RIZ ETUDIÉES DANS CETTE THÈSE.....	35
--	----

Liste des encadrés

ENCADRE 1 : LES PRINCIPAUX INDICES DE DIVERSITÉ UTILISÉS POUR CARACTÉRISER LE MICROBIOME	37
ENCADRE 2 : LES NOTIONS DE COMMUNAUTÉ, DE MICROBIOTE ET DE MICROBIOME	39
ENCADRE 3 : LES DIFFÉRENTS COMPARTIMENTS D'UNE RACINE DE RIZ.....	40

Liste des figures

FIGURE 1 : DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DE LA PLUPART DES ESPÈCES DU GENRE <i>ORYZA</i> DANS LE MONDE (INSPIRÉE DE KIM <i>ET AL.</i> , 2020).....	6
FIGURE 2 : LES DIFFÉRENTES PHASES DE DÉVELOPPEMENT DU RIZ AU COURS DES TROIS STADES DE CROISSANCE DE LA PLANTE (SOURCE : WOPEREIS <i>ET AL.</i> , 2008)	8
FIGURE 3 : GROUPES D' <i>ORYZA SATIVA</i> IDENTIFIÉS DANS LA DIVERSITÉ MONDIALE DU RIZ ASIATIQUE CULTIVÉ (SOURCE : WANG <i>ET AL.</i> , 2014A)..	9
FIGURE 4 : ÉVOLUTION DE LA PRODUCTION ET DE LA SUPERFICIE MONDIALES DE RIZ PADDY ...	12

FIGURE 5 : EVOLUTION DE LA SUPERFICIE (A), DE LA PRODUCTION (B) ET DU RENDEMENT RIZICOLE (C) EN AFRIQUE DE L'OUEST.....	13
FIGURE 6 : EVOLUTION DE LA SUPERFICIE (A) ET DE LA PRODUCTION DU RIZ (B) AU BURKINA FASO DE 2010 A 2017.....	15
FIGURE 7 : PRINCIPALES ZONES DE PRODUCTION DU RIZ AU BURKINA FASO AVEC LE PRIX MOYEN DE VENTE AU KG DU RIZ LOCAL	16
FIGURE 8 : SYSTEMES DE RIZICULTURE RENCONTRES EN AFRIQUE (SOURCE : BEZANÇON, 1995)	17
FIGURE 9 : STRUCTURATION DE LA RIZICULTURE SELON LES SYSTEMES DE PRODUCTION AU BURKINA FASO DE 2013 A 2016 (SOURCE : MAAH, 2017)	17
FIGURE 10 : SCHEMATISATION D'UN BAS-FOND (INSPIREE DE RAUNET, 1995).....	18
FIGURE 11 : DISTRIBUTION DE LA PANACHURE JAUNE DU RIZ EN AFRIQUE SOURCE : AFRICARICE (2014).....	27
FIGURE 12 : CARTE DE DISTRIBUTION DE <i>XANTHOMONAS ORYZAE</i> PV <i>ORYZAE</i> (POINTS JAUNES) DANS LE MONDE	30
FIGURE 13 : CARTE DE DISTRIBUTION DE <i>XANTHOMONNAS ORYZAE</i> PV <i>ORYZICOLA</i> (POINTS JAUNES) DANS LE MONDE	31
FIGURE 14 : CARTE DE DISTRIBUTION MONDIALE DE <i>MAGNAPORTHE GRISEA</i> (ZONES COLOREES EN MARRON)	33
FIGURE 15 : CARTE DE DISTRIBUTION DE <i>BIPOLARIS ORYZAE</i> DANS LE MONDE (ZONES COLOREES EN MARRON)	34
FIGURE 16 : REPRESENTATION SCHEMATIQUE DES LIENS ENTRE MICROBIOTE DES PLANTES, CONTRAINTES BIOTIQUES ET ABIOTIQUES, SANTE ET FONCTIONNEMENT DE LA PLANTE DANS SON ENVIRONNEMENT	39
FIGURE 17 : PRINCIPALES ETAPES DE LA METAGENOMIQUE	45
FIGURE 18 : LES ETAPES DE L'OBTENTION ET L'ANALYSE DE DONNEES DE METABARCODING ...	46
FIGURE 19 : LOCALISATION DES SIX SITES D'ETUDE AU BURKINA FASO	49
FIGURE 20 : DISPOSITIF D'ECHANTILLONNAGE ET D'OBSERVATION DES SYMPTOMES DANS CHACUNE DES PARCELLES DE RIZ ETUDIEES.	53
FIGURE 21 : METHODE D'ECHANTILLONNAGE ET DE CARACTERISATION DE LA DIVERSITE GENETIQUE DU RIZ CULTIVE AU BURKINA FASO.....	55
FIGURE 22 : METHODE D'ECHANTILLONNAGE DE RACINES DE RIZ ET DE SOL DE RIZIERE	58

Introduction générale

Les principales maladies sur le riz constituent un frein au développement de la riziculture dans le monde en général et au Burkina Faso en particulier. Au Burkina Faso, beaucoup d'études ont été réalisées sur les agents pathogènes mais elles ont surtout porté sur l'étude de la diversité génétique et pathogénique d'agents pathogènes spécifiques en vue de mettre au point des résistances génétiques (Wonni, 2013 ; Traoré *et al.*, 2015a et Kassankogno, 2016). En revanche, les niveaux d'incidences des principales maladies du riz au Burkina Faso, leur répartition spatiale et évolution temporelle restent relativement moins documentées. Ces informations sont cependant cruciales pour étudier les facteurs qui gouvernent les probabilités d'infection.

Les facteurs principaux classiquement reconnus comme gouvernant les maladies des plantes sont l'hôte, l'agent pathogène et son environnement. Ainsi, pour qu'il y ait l'infection, il faut que l'agent pathogène soit virulent, que la plante soit sensible à l'agent pathogène et que l'environnement soit favorable au développement de la maladie. Les génotypes de l'agent pathogène et de la plante hôte sont donc des aspects fondamentaux du développement de la maladie (Alonso, 2020). En outre, des recherches récentes précisent que l'environnement ne comprend pas seulement la composante abiotique (climat par exemple, pratiques culturales dans le cas des plantes cultivées), mais aussi la communauté microbienne du phytobiome, c'est-à-dire l'ensemble de la communauté d'êtres vivants dans et sur la plante (APS, 2016). Parallèlement, le concept récent de pathobiome (Vayssier-Taussat *et al.*, 2014 ; Bass *et al.*, 2019 ; Roman-Reyna *et al.*, 2020) insiste sur l'importance d'intégrer l'étude d'un agent pathogène en incluant son environnement biotique, en caractérisant l'ensemble des micro-organismes présents à l'intérieur ou dans l'environnement immédiat de l'hôte, l'effet des micro-organismes sur la pathogénie, ainsi que la compréhension des causes et conséquences de l'interaction entre l'agent pathogène et les autres micro-organismes hébergés.

Dans le cas où cet environnement biotique comprend d'autres agents pathogènes, on parle de co-infection (ou infection multiple). Celle-ci influence la probabilité d'infection (Telfer, 2010), le déroulement de l'infection en termes de symptômes et de multiplication intra-hôtes (Le May, 2009 ; Gil-Salas, 2012), l'épidémiologie (Susi, 2015), ou encore l'évolution des populations (Alizon, 2013). Ainsi, nos travaux réalisés en 2017 ont montré des co-infections fréquentes et des interactions réciproques entre *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* (Xoc), agent responsable de la bactériose à stries foliaires, et le virus de la panachure jaune du riz (RYMV) au Burkina Faso (Tollenaere *et al.*, 2017; Barro, 2018). Cet exemple montre l'intérêt d'une étude conjointe

de plusieurs maladies des plantes, afin de documenter les niveaux de co-infection ; une telle coexistence de plusieurs agents pathogènes dans l'agrosystème étant un préalable pour des interactions entre agents pathogènes au sein de la plante.

Les microbiomes associés aux racines du riz ont un impact important sur le fonctionnement et la santé du plant de riz, et sont l'objet de nombreuses études mais rarement réalisée en Afrique jusqu'alors à notre connaissance (Krishanti *et al.*, 2015; Roman-Reyna *et al.*, 2020 ; Kanasugi *et al.*, 2020 ; Tian *et al.*, 2021 ; Bez, 2021 et Ngalimat *et al.*, 2021). Les facteurs gouvernant les communautés microbiennes de la plante restent donc inexplorés dans le cas spécifique de la riziculture pratiquée sur le continent africain.

Cette présente étude a pour objectif global la gestion intégrée des maladies pour une amélioration de la production du riz au Burkina Faso en comparant deux types de riziculture contrastés : les périmètres irrigués et les bas-fonds rizicoles non aménagés. Pour cela, un suivi spatio-temporel des maladies majeures du riz au Burkina Faso que sont la panachure jaune du riz (due à *Rice yellow mottle virus*), les bactérioses dues à *Xanthomonas oryzae* et les maladies fongiques, notamment la pyriculariose (due à *Magnaporthe grisea*) et l'helminthosporiose (due à *Bipolaris oryzae*), a été entrepris. En parallèle, a été réalisé un examen de facteurs susceptibles d'influencer la prévalence de ces maladies, c'est-à-dire les pratiques culturales, la diversité génétique du riz et la diversité microbienne associée aux racines de la plante.

De façon plus spécifique, il s'agit de :

1. Caractériser les différences de pratiques culturales en riziculture irriguée et en riziculture de bas-fonds à travers des enquêtes auprès des producteurs. Pour cela, nous évaluons deux hypothèses : (1) des différences de pratiques culturales existent entre la riziculture irriguée et la riziculture de bas-fond et (2) la riziculture irriguée est plus intensive par rapport à la riziculture de bas-fonds.
2. Estimer la diversité génétique du riz dans chacun des sites étudiés à travers les informations basées sur les enquêtes auprès des producteurs et la caractérisation génétique des principales variétés homologuées par l'INERA. Nous faisons l'hypothèse qu'il existe une différence entre les variétés certifiées, l'assignation génétique des échantillons de terrain et les noms de cultivars tels que connus par les paysans.
3. Comparer l'épidémiologie des maladies majeures du riz dans ces deux types de riziculture à travers un suivi spatio-temporel des symptômes foliaires. L'hypothèse dans ce cas est que l'incidence et la prévalence des maladies seraient plus élevées dans la

riziculture irriguée par rapport à la riziculture de bas-fond, en conséquence de pratiques plus intensives.

4. Déterminer les facteurs de structuration des communautés de micro-organismes associées aux racines du riz, caractérisés par une approche metabarcoding. Sur la base de la littérature, nous faisons l'hypothèse que le compartiment racinaire (endosphère / rhizosphère) et la zone géographique sont des facteurs importants structurant les communautés microbiennes associées aux racines du riz. En outre, une autre l'hypothèse est que le type de riziculture a un impact sur les communautés de micro-organismes racinaires du riz.

Ainsi, la présente thèse vise une meilleure compréhension des facteurs gouvernant la répartition des principales maladies du riz ; ce qui est indispensable au déploiement de moyens de lutte efficaces.

La thèse s'articule autour de deux grandes parties suivies en commençant par une introduction générale et en terminant par une conclusion générale assortie des perspectives et terminant par des références bibliographiques structurées comme suit :

- Une première partie présentant la revue bibliographique organisée en trois (03) chapitres : 1) les généralités sur le riz et la riziculture ; 2) les principales maladies du riz et 3) le microbiome racinaire des plantes et ;
- Une seconde partie portant sur les travaux de recherches réalisés organisée en cinq (05) chapitres : 1) la méthodologie générale ; 2) le suivi spatio-temporel des principales maladies dans des systèmes de riziculture contrastés et évaluation des niveaux de co-occurrence dans l'Ouest du Burkina Faso ; 3) la caractérisation de la diversité génétique du riz cultivé au Burkina Faso ; 4) la structure du microbiome associé aux racines de riz dans des systèmes de riziculture contrastés et 5) la discussion générale.

Première partie : Synthèse bibliographique

Chapitre I : Les généralités sur le riz et la riziculture

1. Le riz

1.1. Taxonomie et distribution géographique du riz

Le riz est une plante monocotylédone de la famille des Poaceae. Une classification phylogénétique de ces Poaceae en 2017 montre 12 sous-familles divisées en deux clades : PACMAD (Panicoideae, Aristidoideae, Chloridoideae, Micrairoideae, Arundinoideae, et Danthonioideae.) et BOP (Bambusoideae, Oryzoidea, Pooideae) qui contient le riz (Soreng *et al.*, 2017). Le riz est hiérarchiquement classé dans la sous-famille des Oryzoideae, la tribu des Oryzeae et la sous-tribu des Oryzinae (Soreng *et al.*, 2015).

Le genre *Oryza* compte 23 espèces qui comportent 9 types génomiques différents, dont 6 diploïdes (AA, BB, CC, DD, EE, FF et GG) et 3 allotétraploïdes (BBCC, CCDD, HHJJ) (Khush, 1987 ; Vaughan *et al.*, 2003). Il y a cinq complexes dans le genre *Oryza*, à savoir le complexe *O. sativa* de riz sauvage, le complexe *O. sativa* de riz domestiqué (où se trouve le riz *O. glaberrima*), le complexe *O. meyeriana*, le complexe *O. ridleyi*, et le complexe *O. latifolia* (Kim *et al.*, 2020). Au sein du genre *Oryza*, deux espèces sont cultivées : *Oryza sativa* Linné et *Oryza glaberrima* Steudel (Vaughan *et al.*, 2003 ; Huang *et al.*, 2012). L'espèce *O. sativa* est largement cultivée et représente 95 % de la surface mondiale de riziculture. L'espèce *O. glaberrima* quant à elle n'est cultivée qu'en Afrique de l'Ouest et représente 5 % de la surface mondiale de riziculture. Par ailleurs, on trouve en Afrique deux espèces de riz sauvage : *Oryza longistaminata* (espèce pérenne à rhizome) et *Oryza barthii* (ancêtre de *O. glaberrima*). La distribution géographique de ces espèces sur la cartographie mondiale est visualisée dans la Figure 1.

Complexe d'espèces

- Complexe *Oryza sativa* (riz sauvage)
- Complexe *Oryza sativa* (riz domestiqué)
- *O. Officinalis* / complexe *O. latifolia*
- Complexe *O. meyeriana*
- Complexe *O. ridleyi*
- Non classifié

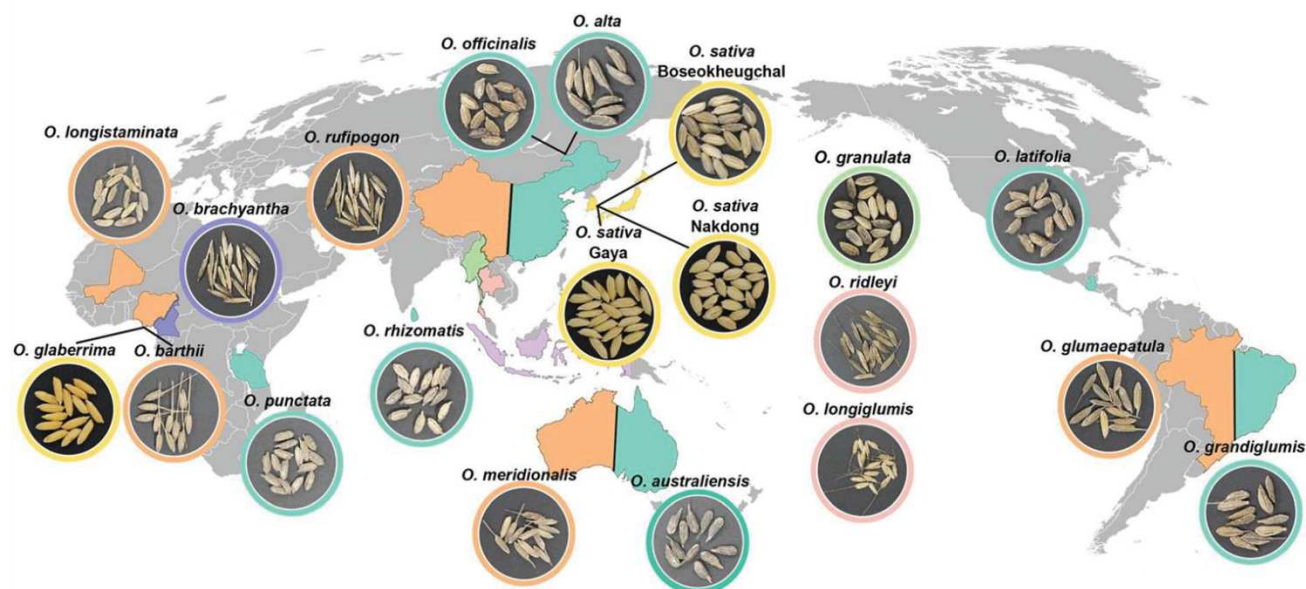


Figure 1 : Distribution géographique de la plupart des espèces du genre *Oryza* dans le monde (inspirée de Kim *et al.*, 2020)

1.2. Morphologie et développement du plant de riz cultivé

Du point de vue morphologique, la partie aérienne d'un plant de riz en phase de maturité est composée d'un ensemble de tiges portant des feuilles sessiles plates en forme de lame et une panicule terminale constituée d'un groupe d'épillets qui portent les grains. La tige est constituée d'un certain nombre de nœuds et d'inter nœuds dans un ordre successif à partir desquels prennent naissance des feuilles qui sont elles-mêmes constituées de la gaine foliaire et du limbe foliaire (Maclean *et al.*, 2002).

La partie souterraine est constituée d'un système racinaire fasciculé et fibreux qui est composé de quatre types de racines ramifiées (Coudert *et al.*, 2010) : la radicule ou racine primaire, les racines coronaires, et les racines latérales petites et grandes (Rebouillat *et al.*, 2009). La racine primaire, qui croît à partir de la semence au moment de la germination, ne vit qu'un court moment. Chacune de ces racines assurent l'absorption de l'eau et des nutriments à travers leurs poils absorbant. Il faut noter aussi qu'il existe des différences dans le système racinaire en fonction des variétés. Les variétés de riz pluvial auraient tendance à avoir un système plus

profond afin de pouvoir chercher l'eau et les éléments nutritifs en profondeur contrairement aux variétés de riz inondés (Reyniers *et al.*, 1979).

Les espèces de riz cultivées sont toutes des plantes annuelles à la différence de trois espèces sauvages qui sont pérennes (*O. rufipogon*, *O. longistaminata* et *O. glumaepatula*) (Vaughan *et al.*, 2008). Ainsi le cycle de développement varie de trois à six mois selon la variété, les pratiques culturales ou encore les conditions climatiques (Yoshida, 1981), voire huit mois pour les variétés de riz flottant. En général, on résume le cycle de développement d'un plant de riz en trois phases, qui sont illustrées en Figure 2: la phase végétative, la phase reproductive et la phase de maturation. La première phase est celle qui détermine la durée du développement d'une variété de riz. Ainsi, il y a des variétés de riz précoce ou cycle court (90 à 120 jours) et des variétés à cycle moyen (120 à 150 jours) et des variétés à cycle long (plus de 150 jours).

- la phase végétative va de la germination au tallage jusqu'à l'initiation paniculaire: elle dure de 43 à 84 jours (Wopereis *et al.*, 2008). Elle est aussi définie comme la période comprise entre l'apparition de la 5ème feuille et celle de la première talle (nouvelle tige se formant au niveau du collet) (Sie *et al.*, 2009). L'accroissement numérique des talles se poursuit jusqu'au tallage maximum. On assiste ensuite à une dégénérescence de certaines talles et à une stabilisation de leur nombre (Sie *et al.*, 2009) puis une élongation du chaume. C'est aussi durant ce stade où la majorité des maladies du riz se manifestent ;
- la phase reproductive (du développement des panicules à la floraison) : sa durée est comprise entre 30 et 35 jours (Wopereis *et al.*, 2008) et elle correspond à la sortie de la panicule, de la gaine et de la feuille paniculaire et à la mise en place de la panicule ;
- la phase de maturité (de la floraison à la maturité complète) : elle a une durée comprise entre 30 et 65 jours (Wopereis *et al.*, 2008). C'est au cours de cette phase qu'on observe une migration importante des éléments nutritifs de la plante vers les grains.

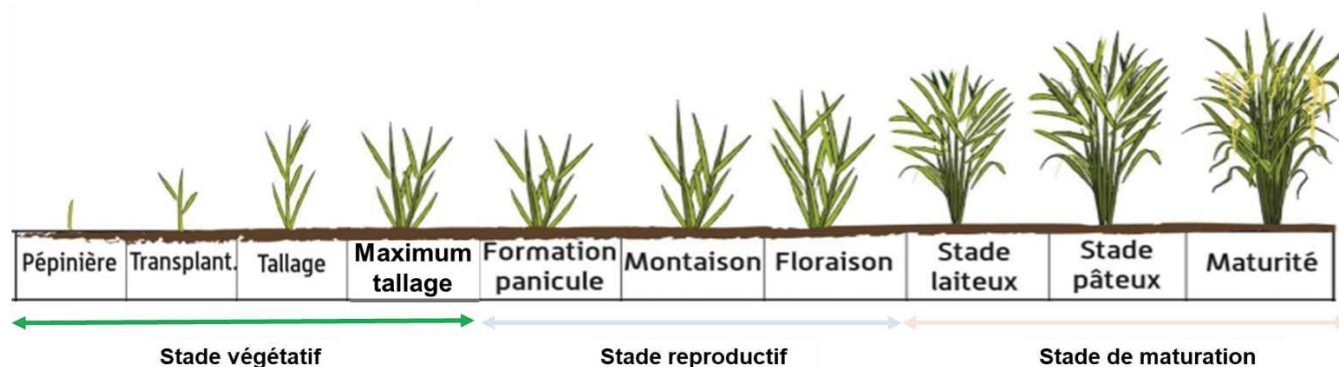


Figure 2 : Les différentes phases de développement du riz au cours des trois stades de croissance de la plante (Source : Wopereis *et al.*, 2008)

1.3. Génétique et génomique des espèces du genre *Oryza*

Au niveau génétique, l'espèce *O. sativa* (génomés A à K, $2n=24$ ou 48) est autogame (moins de 1% d'allogamie). De nombreuses variétés de riz issues de *O. sativa* sont cultivées partout dans le monde. À travers de nombreuses études réalisées sur la base de l'écologie et la génétique, l'espèce *O. sativa* est subdivisée en deux sous-espèces (*indica* et *japonica*) dont cinq (05) sous-groupes : *japonica* tropical, *japonica* tempéré, *indica*, *aus* et riz aromatique (Courtois, 2007 ; Civián *et al.*, 2015) (Figure 3). En fonction des caractéristiques agro morphologiques et de l'origine géographique, le groupe *japonica* se distingue du groupe *indica* (Wang *et al.*, 2014a). Le croisement entre *indica* ou *japonica* ou encore entre *japonica* avec *aus* ou bien *indica* avec *aus* donne des individus peu fertiles (Harushima *et al.*, 2002).

Sur le plan de la génomique, les études sur le riz sont les plus avancées chez les plantes monocotylédones du fait de la petitesse de la taille de son génome (environ 400 Mpb chez *O. sativa*) et de la conservation de l'ordre des gènes au sein de la même espèce ou d'espèces différentes (Delseny *et al.*, 2013). Le génome du riz a d'abord été séquencé chez deux sous-espèces de *O. sativa*, à savoir *O. sativa* spp. *indica* cv. 93-11 et *O. sativa* spp. *japonica* cv. Nipponbare (Goff, 2002; Yu, 2002). Le génome de ces variétés était de qualité médiocre, tout comme celui des autres variétés produites plus tard, IR64 (Schatz *et al.*, 2014), HR12 (Mahesh *et al.*, 2016) et Kasalath (Sakai *et al.*, 2014), de la variété *aus* DJ123 (Schatz *et al.*, 2014) et de la variété *japonica* Koshihikari (Kawahara *et al.*, 2013). En 2005, l'International Rice Genome Sequencing Project a assemblé pour la première fois un génome de qualité pour la variété *japonica* Nipponbare de l'espèce *O. sativa* (430Mp) qui demeure le plus abouti à ce jour (IRGSP, 2005). Pour l'espèce *O. glaberrima*, Wang *et al.* (2014b) ont séquencé un génome de

référence sur l'accension CG14. Les projets de séquençage ont été accompagnés de la génération de ressources génétiques par l'étude des variations génomiques intra-spécifiques, en l'occurrence les SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) et Indels (Insertion-deletions) (Yonemaru *et al.*, 2014). Ces ressources génomiques existent dans des bases de données telles que HapRice (<http://qtaro.abr.affrc.go.jp/index.html>) et RiceVarMap (<http://rizvarmap.ncpgr.cn>) (Yonemaru *et al.*, 2014; Zhao *et al.*, 2015). L'espèce cultivée *O. sativa* est apparentée à l'espèce sauvage *O. rufipogon* et *O. nivara* (Chandraratna, 1964). Quant à l'espèce *O. glaberrima*, elle est apparentée à l'espèce sauvage *O. barthii* (Wang *et al.*, 2014b). Les travaux de Wang *et al.* (2014b) ont été pionniers pour le séquençage du génome du riz africain et ont permis de structurer la population *O. barthii* en cinq (05) sous-groupes génétiques (OB-I, OB-II, OB-III, OB-IV et OB-V). Huang *et al.* (2012) ont séquencé 446 accessions diverses d'*O. rufipogon*, comprenant des espèces pérennes et annuelles (*O. nivara*) d'Asie et d'Océanie, et 1083 variétés indica et japonica. Les résultats obtenus ont permis d'identifier un total de 7 970 359 non-singleton SNPs. Les travaux de Li *et al.* (2018) ont abouti à la mise en disponibilité publique du génome de référence de japonica. En effet, ils ont réalisé l'assemblage *de novo* d'un génome de haute qualité de SN265, un cultivar qui est largement utilisé comme parent japonica de base dans le nord de la Chine.

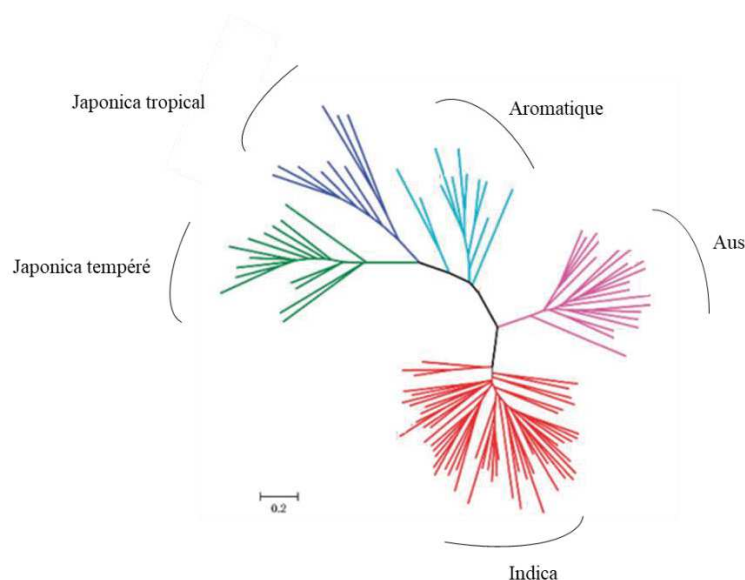


Figure 3 : Groupes d'*Oryza sativa* identifiés dans la diversité mondiale du riz asiatique cultivé (Source : Wang *et al.*, 2014a). NB : La distance génétique a été calculée en utilisant la distance LogSharedAllele, DLS et la reconstruction phylogénétique a été basée sur la méthode de voisinage (NJ) implémentée dans PowerMarker en utilisant les données SNP combinées de *O. glaberrima* et *O. barthii* (8 174 678 SNP).

1.4. Ecologie du riz

Le riz est cultivé dans les régions tropicales, subtropicales et tempérées chaudes pour ses grains riches en amidon. Il peut être cultivé sur presque tous les sols, de sableux à fortement argileux, à des pH de moins quatre (-4) jusqu'à plus huit (+8) avec des textures très fines ou grossières. Les systèmes de production adaptés à la pluviométrie et à la topographie sont détaillés dans le paragraphe 3.1. De façon spécifique, l'espèce asiatique *O. sativa* pousse sur un sol sec ou inondé et sa température moyenne pendant la phase de croissance varie de 20 à 38 ° C (Bezançon et Diallo, 2006). Le riz africain *O. glaberrima* pousse bien au-dessus de 30 ° C, mais au-dessus de 35 ° C, la fertilité des épillets diminue considérablement. Les températures inférieures à 25 ° C réduisent la croissance et le rendement. Ce riz africain est généralement une plante de jours courts, mais sa photosensibilité varie selon les écotypes, depuis les plantes non sensibles jusqu'aux plantes très sensibles (Bezançon et Diallo, 2006).

1.5. Le riz en Asie et en Afrique

Il existe 21 espèces sauvages apparentées dans le genre *Oryza* et de nombreuses études ont porté sur l'origine de l'espèce *O. sativa*. L'espèce proviendrait de trois domestications différentes en Asie à partir de plusieurs formes annuelles de l'espèce *Oryza rufipogon* il y a environ 8000 à 10000 ans (Huang *et al.*, 2012 ; Cíván *et al.*, 2015). Quant à l'espèce *O. glaberrima*, les données scientifiques ont montré qu'elle a été domestiquée il y a 3 000 ans dans le delta intérieur du fleuve Niger, au nord du Mali (Wang *et al.*, 2014a ; Cubry *et al.*, 2018). À la différence de l'espèce *O. sativa*, l'espèce *O. glaberrima* présente des résistances aux agents pathogènes responsable de la panachure jaune du riz (RYMV), de la pyriculariose (*Magnaporthe grisea*), de la bactériose vasculaire (*Xanthomonas oryzae*) ou encore vis-à-vis de certains nématodes endoparasitaires (*Heterodera sacchari*, *Meloidogyne graminicola*, *M. incognita*) mais demeure très peu productive (Pidon, 2016).

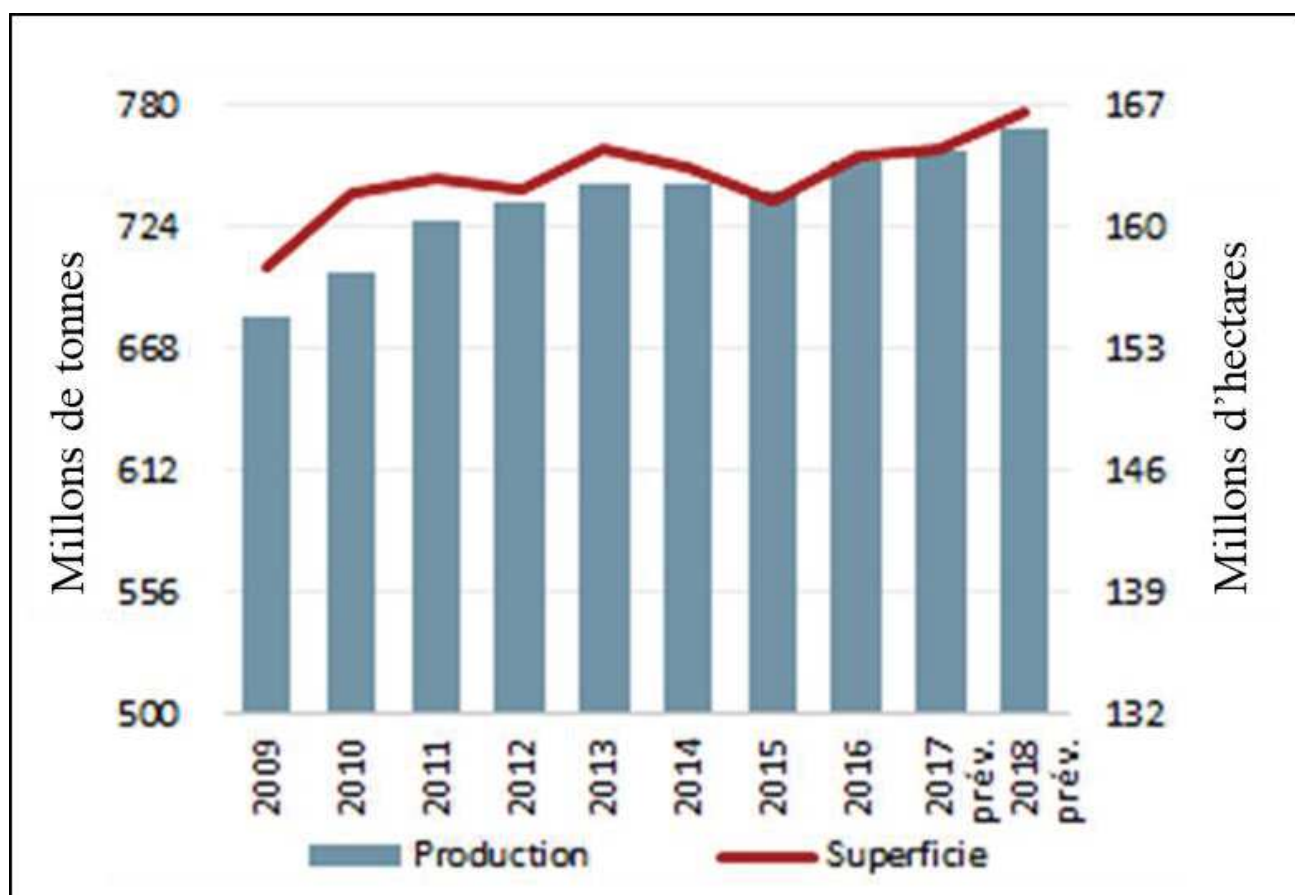
Le riz a fait l'objet de nombreux projets d'amélioration variétale comme le développement du 'nouveau riz pour l'Afrique'. Pour acquérir des caractéristiques agronomiques souhaitables, des croisements ont été réalisés entre *O. glaberrima* et *O. sativa* par des sélectionneurs de l'Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest (ADRAO) qui ont permis de produire une série de variétés très appréciées des paysans, les "NEw RICE for Africa" (NERICA) (Jones *et al.*, 1997). Ces NERICA existent sous deux formes à savoir les NERICA-L (pour les variétés de bas-fonds) et NERICA de plateau (pluvial strict). La sous-espèce *indica* de *O. sativa* a été utilisée dans les croisements pour le développement des NERICA-L et la

sous-espèce *japonica* de *O. sativa* a été utilisée pour le développement des NERICA de plateau. Ces derniers ont un cycle précoce qui varie de 75 à 100 jours et ils sont relativement tolérants aux stress biotiques et abiotiques (AfricaRice, 2020).

2. La riziculture à l'échelle mondiale et en Afrique

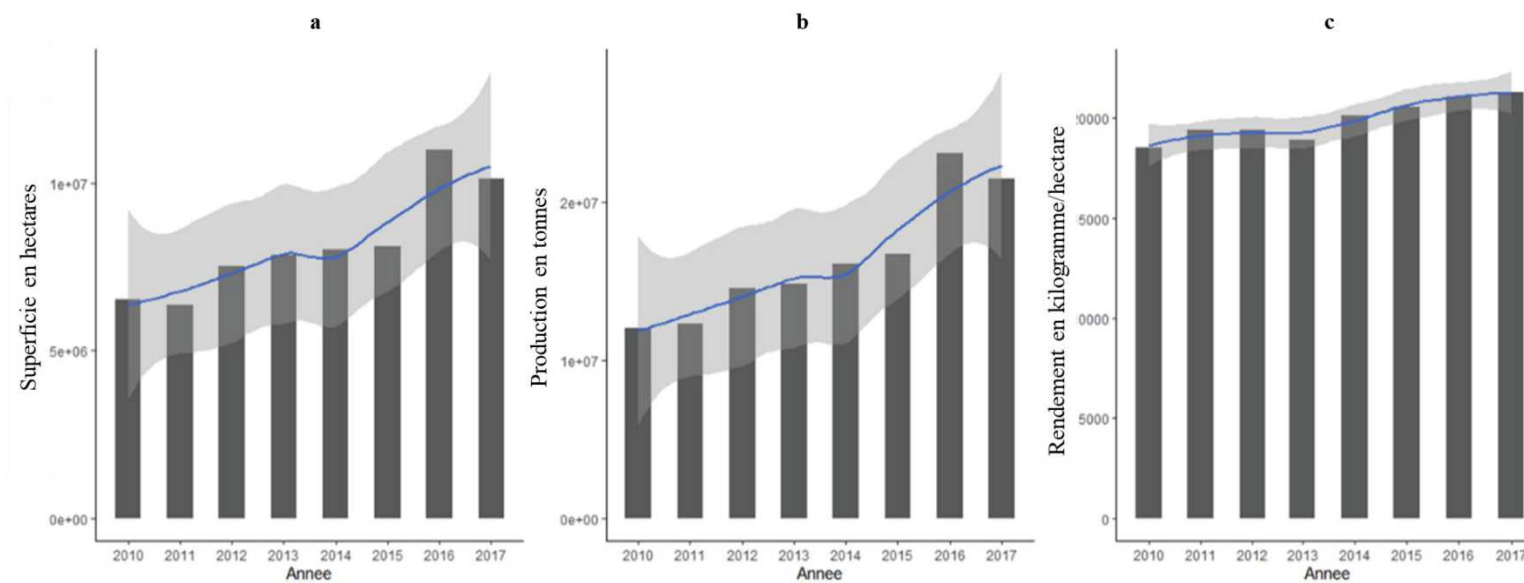
Deuxième céréale produite dans le monde, le riz constitue l'aliment de base de plus de la moitié de la population mondiale (FAOstat, 2014). En 2020, la production mondiale du riz paddy était de 756 743 722 tonnes (FAOStat, 2022). La production mondiale a connu une hausse modeste associée à une augmentation des superficies (Figure 4). La production et la consommation mondiales sont dominées par le continent asiatique, avec la Chine, l'Inde et l'Indonésie qui concentrent à eux seuls plus de 90% à l'échelle mondiale (Chalmin et Jégourel, 2020).

En Afrique subsaharienne, le riz est cultivé et consommé dans 38 pays (Moinina *et al.*, 2018). En Afrique, le riz paddy récolté en 2020 concernait 17 174 644 d'hectares (Faostat, 2022). En effet, le riz représente une denrée incontournable pour les ménages africains. Sa consommation moyenne est de 45 kg/ habitant en l'Afrique de l'Ouest, soit le double de la consommation moyenne de l'ensemble de l'Afrique subsaharienne et sensiblement égale à la consommation mondiale (Mendez Del Villar, 2017). Principal marché du riz africain, l'Afrique de l'Ouest a connu une forte hausse de la consommation de riz au cours des 20 dernières années (4,6 % d'augmentation chaque année) (MAAH, 2017 ; Mendez Del Villar et Bauer, 2013). Cette augmentation de la consommation est accompagnée par une hausse de la production qui reste insuffisante pour répondre aux besoins sans cesse croissants. Ainsi, les importations en Afrique de l'Ouest sont passées de moins de 2 millions de tonnes à près de 8 millions au cours des deux décennies (Gnacadia *et al.*, 2018). Pourtant, la consommation, du fait de la croissance démographique et de la consommation par tête, progresse de 5 à 6% par an. En outre, la production augmente essentiellement par extension des surfaces, alors que les rendements progressent aussi, mais deux fois moins vite (Figure 5). En effet, dans certains pays comme le Burkina Faso, le Sénégal, le Cameroun et le Mozambique, plus de la moitié du riz consommé est importée (Faostat, 2017). Au Burkina Faso, avec l'accroissement du taux d'urbanisation qui est passé de 22,7% en 2006 et pourrait atteindre 35% en 2026 (MAAH, 2017), la production nationale de riz couvre à peine 43,5% des besoins de la population (USDA, 2019).



Source : FAO (2018)

Figure 4 : Evolution de la production et de la superficie mondiales de riz paddy



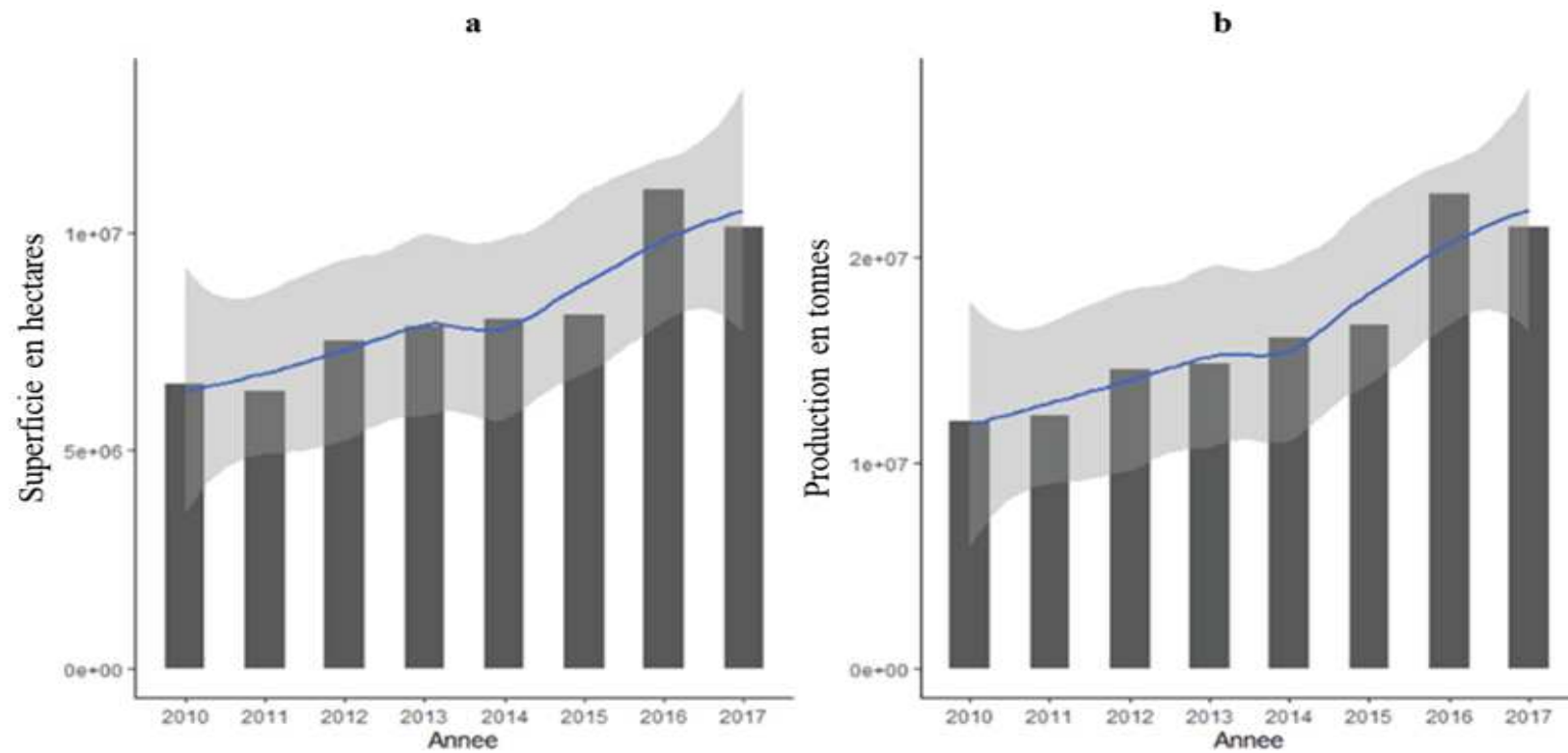
Source : FAO (2018)

Figure 5 : Evolution de la superficie (a), de la production (b) et du rendement rizicole (c) en Afrique de l'Ouest

3. L'importance économique du riz au Burkina Faso

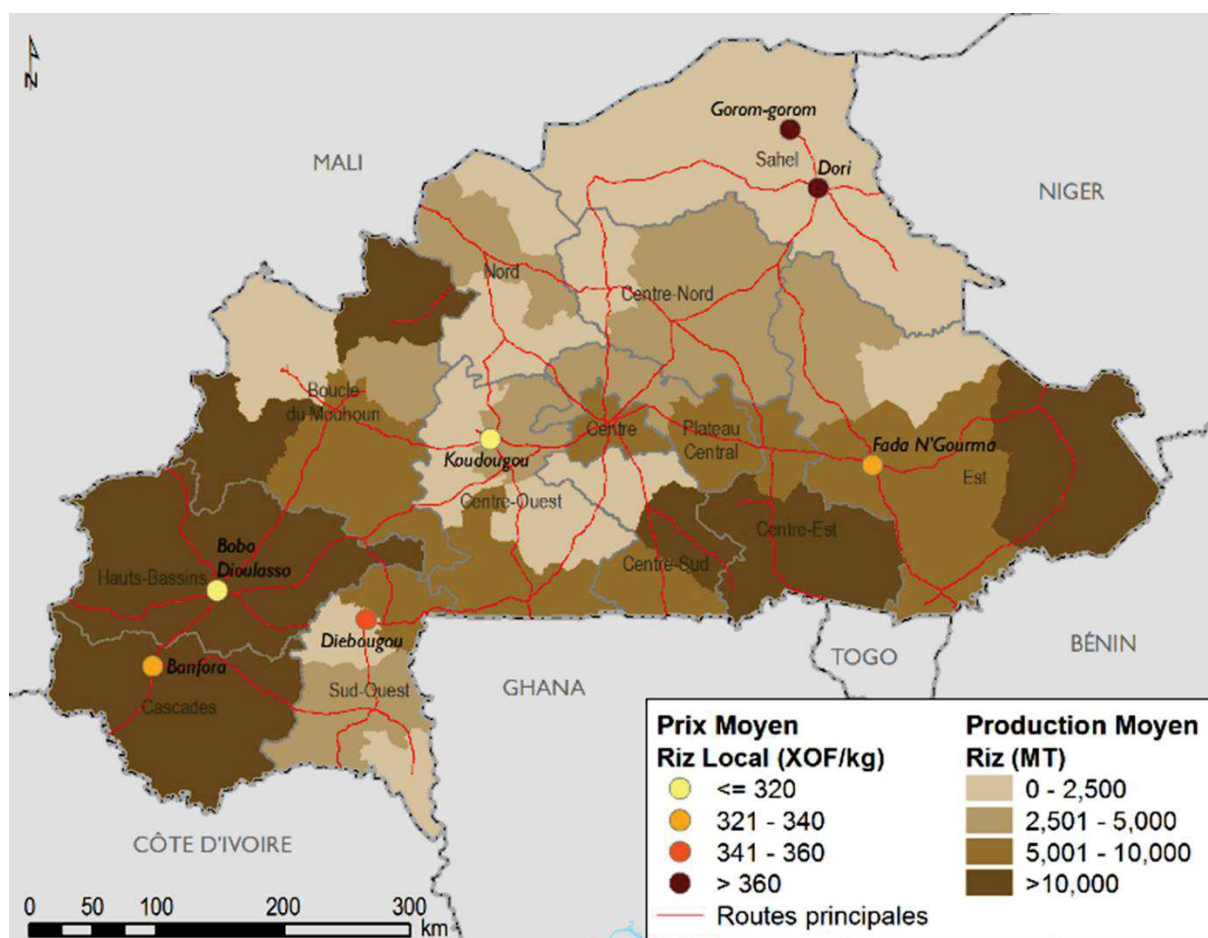
Au Burkina Faso, le riz occupe la quatrième place parmi les céréales cultivées après le sorgho, le mil et le maïs et représente 8% de la production totale de céréales avec 5% des superficies totales cultivées (UNPR, 2011). D'une manière générale, le riz local est connu des consommateurs qui l'apprécient pour sa qualité et son goût. Sa production est en forte augmentation, notamment en conséquence de l'aménagement de nouvelles surfaces rizicoles suite à la crise alimentaire de 2008 (Figure 6). En effet, la superficie et la production ont évoluées respectivement de 86.106 ha et 195.102 tonnes à 170.158 ha et 350.392 tonnes au cours de la période 2008-2018 (MAAH, communication personnelle).

Suite à cette crise et dans le but de faire face à la demande croissante, la production de riz est en forte augmentation (MAAH, 2021). Cette production se fait sur l'ensemble des 13 régions (FAO, 2012), mais l'essentiel de la production rizicole est assuré par les grands périmètres irrigués qui produisent à eux seuls plus de 60 % de la production nationale du riz. Il s'agit de la Vallée du Sourou dans la région de la Boucle du Mouhoun, de Bagré dans la région du Centre-Est, de la Vallée du Kou et Banzon dans la région des Hauts-bassins et enfin de Douna et Karfiguela dans la région des Cascades (FEWS NET, 2017) (Figure 7). Par ailleurs, à l'intérieur d'une même région ou d'un même site de production, il existe une grande diversité.



Source : FAO (2018)

Figure 6 : Evolution de la superficie (a) et de la production du riz (b) au Burkina Faso de 2010 à 2017



Source FEWS NET (2017)

Figure 7 : Principales zones de production du riz au Burkina Faso avec le prix moyen de vente au kg du riz local

3.1 Systèmes de riziculture

Le système de culture en Afrique est essentiellement lié aux possibilités d'inondation donc à la pluviométrie et à la topographie (Bezançon, 1995), ce qui permet de classer les types de riziculture en trois grandes catégories: la riziculture pluviale sans aucune submersion, la riziculture sur sols hydromorphes, la riziculture inondée (avec submersion plus ou moins importante) (Figure 8).

Les systèmes de production rizicole au Burkina Faso sont ainsi de trois types : la riziculture irriguée, la riziculture de bas-fond non aménagé et la riziculture pluviale stricte. Selon MAAH (2017), en considérant la production totale du riz, les plaines et bas-fonds aménagés contribuent en moyenne pour 57% sur la période 2013-2016 contre 39% pour les bas-fonds non aménagés et 4% pour les hautes terres (pluvial strict) (Figure 9).

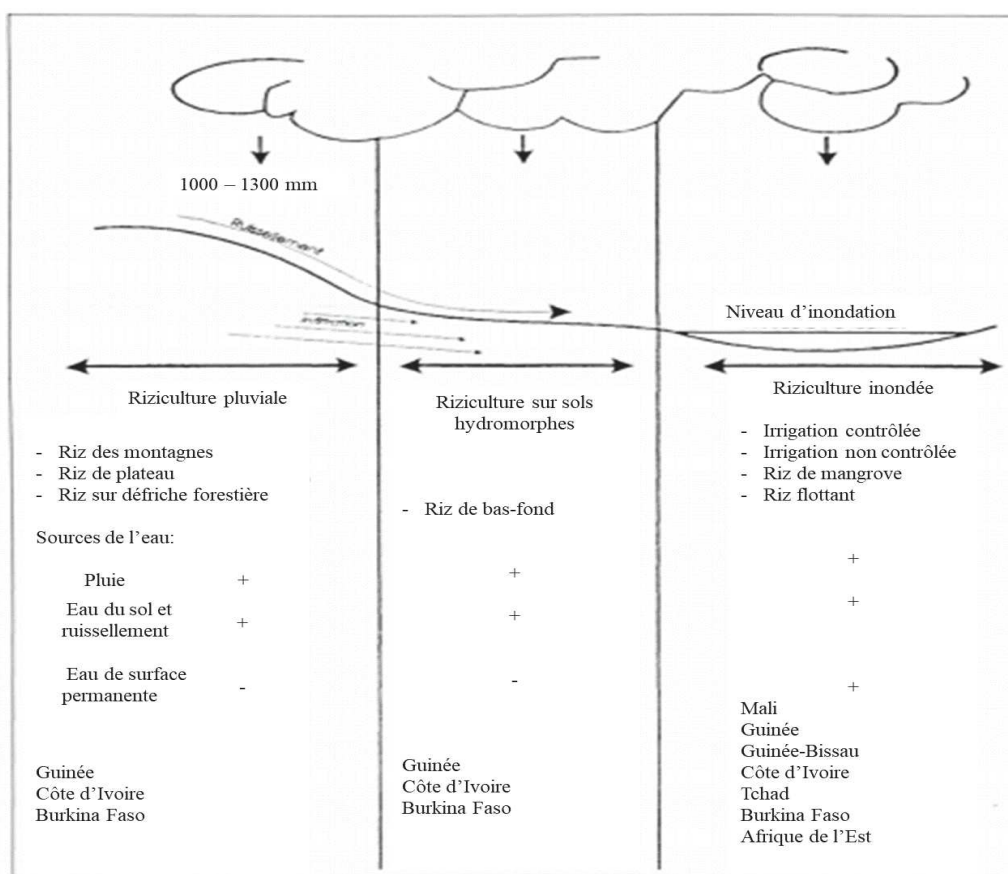


Figure 8 : Systèmes de riziculture rencontrés en Afrique (Source : Bezançon, 1995)

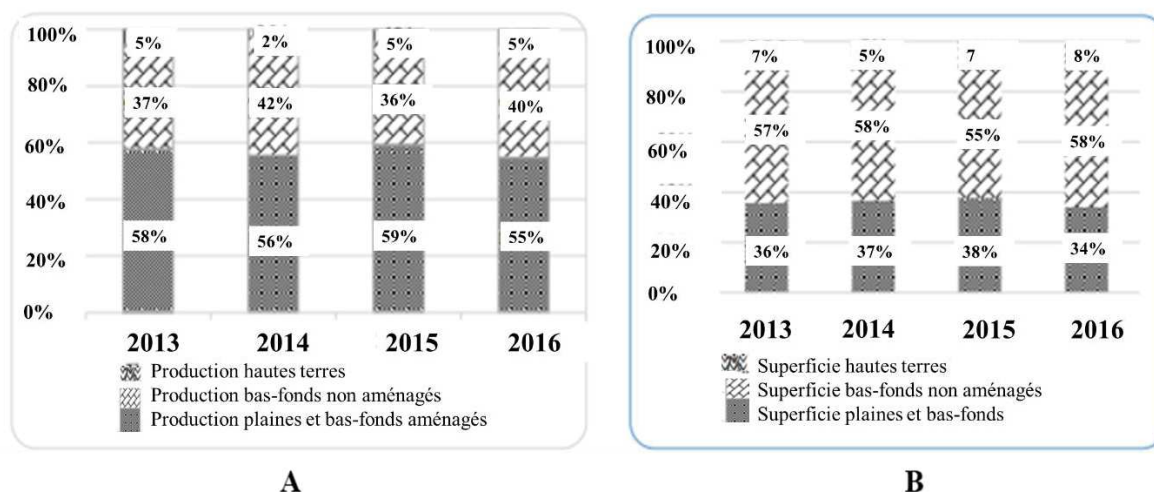


Figure 9 : Structuration de la riziculture selon les systèmes de production au Burkina Faso de 2013 à 2016 (Source : MAAH, 2017) . A: répartition de la production annuelle par système; B: répartition des superficies de riziculture par système.

La riziculture irriguée au Burkina concerne les plaines et bas-fonds aménagés. On distingue les périmètres par déviation au fil de l'eau (cas de Bama -Vallée du Kou et de Banzon), en aval de barrage (cas de Karfiguela). Introduite dans les années 60 au Burkina Faso, la riziculture irriguée constitue le mode le plus performant de production de riz dans le pays. En plus, en raison de la maîtrise totale de l'eau, le système permet une double campagne annuelle de culture.

La riziculture pluviale stricte est tributaire de la quantité et de la répartition des pluies, ce type de riziculture n'est adapté qu'aux régions humides avec un niveau de pluviométrie allant de 800 à 1200 mm par an. Les bas-fonds se définissent en général comme des fonds de vallons et des petites vallées (Figure 10). Ils constituent les grands axes de drainage des eaux. Les eaux de ruissellement s'y écoulent, les nappes phréatiques s'y concentrent. Ils subissent donc l'influence directe des versants et des sommets essentiellement par le biais des transports liquides et solides (Raunet, 1985). Dans un système de bas-fond où la terre est engorgée voire inondée pendant la saison des pluies, la seule culture possible est le riz. Avec de faibles rendements (moins d'une tonne par hectare), ce type de riziculture, dans les bas-fonds non aménagés sans maîtrise de l'eau, est la forme traditionnelle de riziculture la plus pratiquée au Burkina Faso.

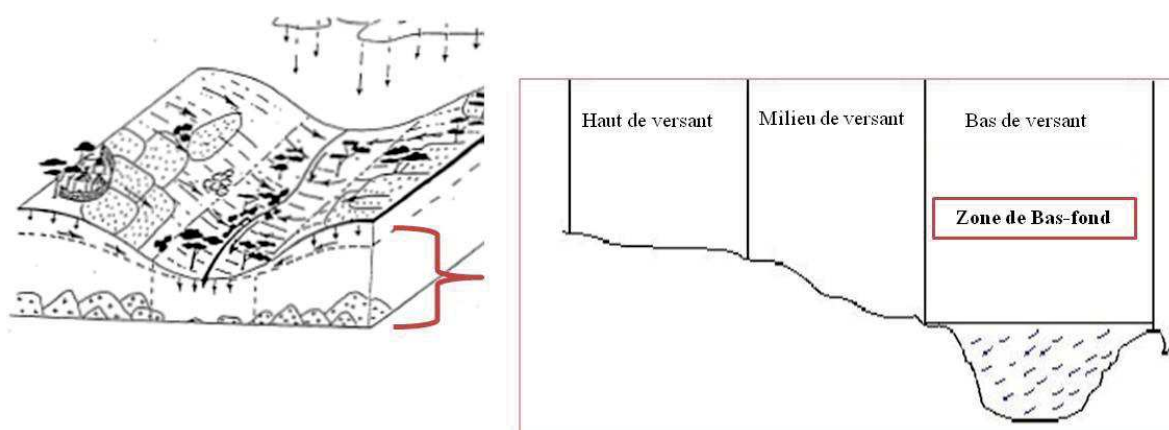


Figure 10 : Schématisation d'un bas-fond (inspirée de Raunet, 1995)

3.2 Producteurs de riz au Burkina Faso

La population totale du Burkina Faso était de 21 706 163 personnes en 2019 selon le Recensement général de la population et de l'habitation (RGPH) alors que le nombre total des producteurs agricoles était de 5 558 300 producteurs en 2018 (MAAH, 2021). La production

rizicole implique 1 592 800 ménages agricoles en 2018 et se pratique sur des petites superficies dont la moyenne est inférieure de 0,3 ha par ménage rizicole (MAAH, 2021). L'activité de production rizicole est pratiquée en saison pluvieuse par 19,8% des ménages agricoles et en contre saison, par seulement 0,6% des ménages agricoles (DGPER, 2010). Ainsi, la production du riz au Burkina est portée par les petites exploitations familiales. Ces riziculteurs se sont organisés autour de groupements ou coopératives. On note trois principales formes d'organisation des producteurs de la filière riz. La première forme est une structuration à deux niveaux. A la base, il y a des coopératives ou les groupements de producteurs. Ces groupements et ces coopératives de base se réunissent pour former au niveau de la zone géographique (la plaine ou la localité) une union de coopératives. C'est le cas pour la Vallée du Kou, le Sourou, Bagré et Karfiguéla (Badini *et al.*, 2008). Ces unions de coopératives sont coiffées par l'union nationale des producteurs de riz du Burkina Faso (UNPRB). La seconde forme d'organisation est le regroupement dans une seule structure de base (une coopérative). C'est le cas dans la plaine de Banzon et de Mogtédou (Badini *et al.*, 2010). Enfin, il y a le comité de gestion mis en place par les services en charge de l'agriculture. Le comité de gestion bénéficie d'un encadrement et compte environ 150 organisations paysannes.

3.3 Variétés de riz cultivées

Le tableau I présente les différentes variétés de riz cultivées au Burkina Faso avec leur rendement potentiel. Les noms des variétés comportant la lettre N sont des NERICA (voir paragraphe 1.5). Introduites au Burkina en 1999 (Dembélé *et al.*, 2006), les variétés NERICA résistent à la sécheresse et leur période de croissance est courte (en moyenne 95 jours), caractéristique très importante en Afrique subsaharienne, car les agriculteurs peuvent ainsi planifier les semis et la récolte pour tirer parti de la brève saison des pluies dans les zones exposées à la sécheresse.

La variété TS2 (aussi appelé FKR64), la variété FKR62N et la variété Orylux 6 sont les principales variétés cultivées sur l'ensemble des zones de riziculture avec quelques spécificités par zone. C'est le cas de l'Ouest du pays, en l'occurrence Banzon, où les variétés FKR18 et FKR34 sont fréquentes (Traoré *et al.* 2015b, Barro, 2018).

Le nom FKR est une abréviation de Farakô-Ba Riz indiquant les variétés enregistrées par le programme riz de l'INERA.

Tableau I : Quelques variétés de riz recommandées au Burkina Faso en fonction du type de riziculture et le rendement potentiel

Type de riziculture	Nom de la variété	Groupe génétique	Rendement potentiel en tonnes/hectare
Riziculture irriguée	FKR56N	Nerica	5-7
	FKR60N	Nerica	5-7
	FKR62N	Nerica	5-7
Riziculture pluviale	FKR45N	Nerica	3-4
	FKR47N	Nerica	3-4
	FKR49N	Nerica	3-4
	FKR43	Japonica	4-5
	FKR33	Japonica	4-5
	FKR21	Japonica	3-4
Riziculture de bas-fonds	FKR60N	Nerica	5-7
	FKR62N	Nerica	5-7
Riziculture irriguée et de bas-fonds	FKR64 (TS2)	Indica	7-8
	FKR56N	Nerica	5-7
	FKR54	Indica	5-6
	FRK14	Indica	4-7
	FKR28	Japonica	5-7
	FKR19	Japonica	5-6
	FKR52	Indica	6-7
	FKR 84 Orylux 6	Indica	5-7

Inspirée de : Sié *et al.* (2008); DEP (2009) et Wonni (2013)

FKR: Farakô-Ba Riz; NERICA: NEw RICE for Africa

3.4 Principales contraintes liées à la riziculture

En général, de nombreuses avancées technologiques mises en place dans les pays africains à travers des variétés résistantes et plus productives ont permis d'améliorer de façon significative la production du riz dans de nombreux pays ouest africains. Malheureusement, certains problèmes continuent à impacter sur la production. Au nombre de ses contraintes, il y a la salinité et l'appauvrissement des sols suite à un épuisement en certains éléments nutritifs (azote, phosphore, magnésium par exemple) (Bationo *et al.*, 2004), à la toxicité ferreuse des sols, à la sécheresse ou encore au faible niveau d'organisation des exploitants (FAO, 2013 ; Séré, 1994). Ces problèmes d'ordre abiotique peuvent être regroupés en contraintes agropédoclimatique, socio-économique et industrielle. En outre, des facteurs biotiques tels que les insectes

ravageurs, les nématodes endoparasites, les plantes adventices, les maladies virales, bactériennes et fongiques affectent significativement les rendements agricoles.

3.4.1 Les contraintes agro-pédo-climatiques

De façon générale, les sols du Burkina ont une faible teneur en éléments fertilisants, notamment en phosphore et azote. Leur profondeur est généralement limitée par une cuirasse qui affleure même en surface en certains endroits (Dembélé et Somé, 1991). Près de 55% des sols sont constitués de moins de 1% de matière organique et seulement 16% ont une teneur supérieure à 2% (Svakumar et Gnoumou, 1987).

En considérant par site, les sols de Karfiguela par exemple sont des sols ferrugineux tropicaux lessivés dont la texture est à dominance sableuse ou sablo-argileuse contrairement aux sols du Sourou où les sols hydromorphes vertiques dominent.

La carence en certains nutriments du sol dont Zinc, Magnésium, Soufre, Calcium, Bore, Cuivre et Aluminium engendre des baisses de rendements. Aussi, l'érosion du sol a surtout un effet sur la culture pluviale. En effet, lorsque la culture du riz pluvial est pratiquée sur des pentes, il y a des problèmes d'érosion. Par ailleurs, les facteurs climatiques et pluviométriques que sont l'eau, la température, le rayonnement solaire et le vent influencent le rendement rizicole à travers leurs effets sur la croissance de la plante et les processus de formation des grains. Le vent de façon générale peut occasionner des blessures à la surface des plantes qui sont des portes d'entrée pour les agents pathogènes.

3.4.2 Les contraintes socioéconomiques et institutionnelles

Au nombre de ces contraintes, il y a l'absence, l'insuffisance ou le retard à l'obtention des intrants qui affectent la mise en place ou le rendement des cultures. Cela est surtout lié aux difficultés de fonctionnement des organisations paysannes et à l'absence d'un mécanisme de financement adapté à la filière riz (MAAH, 2017). En effet, le manque de moyen financier des producteurs les contraint à emprunter les intrants, via les coopératives ou les groupements de producteurs. À cela s'ajoute le manque de main d'œuvre qui affecte grandement la production. En outre, la faible adoption de nouvelles technologies due à des facteurs socio-économiques (niveau d'instruction des producteurs par exemple) freine le développement de la riziculture. En effet, la plupart des programmes de développement de nouvelles variétés de riz n'ont pas pris en compte l'implication des producteurs (Traoré *et al.*, 2015b) car l'adoption des variétés de riz par les agriculteurs est tributaire des caractéristiques du riz à la consommation ou encore

à la tolérance à la sécheresse (Traoré *et al.*, 2015b). Par ailleurs, l'accessibilité des paysans aux marchés entraînent des problèmes d'écoulement du riz local qui sont souvent liés au non-respect des contrats par les acheteurs et aux prix d'achat du paddy non rémunérateur.

3.4.3 Les contraintes biotiques

Elles comprennent les ravageurs, les maladies virales, bactériennes et fongiques.

- Les insectes ravageurs

Les insectes causent des dégâts directs et/ou indirects par la transmission des maladies. Les insectes ravageurs du riz au Burkina Faso varient d'une région à l'autre, mais les plus importants sont les lépidoptères foreurs de tige (Pyrales et Noctuelles, causant les cœurs morts et panicules blanches), les diptères foreurs (Diopsides et Cecidomyies, causant des feuilles d'oignons (Brénière, 1983 ; Ba *et al.*, 2008).

Les termites aussi causent des pertes de récoltes mais il existe peu de données sur les termites ravageurs du riz en Afrique (Brénière, 1983). Une étude réalisée par Akpessé *et al.* (2008) en Côte d'Ivoire a permis d'identifier sept (07) espèces de termites dans les champs de riz des paysans, dont la majorité était aussi présente dans le milieu naturel (savane arbusive). Les champignonnistes (*Microtermes sp.*, *Ancistrotermes sp.*, *Pseudacanthotermes sp.* et *Macrotermes sp.*) et les xylophages (*Amitermes sp.*) étaient les plus fréquents. Les autres espèces appartenaient aux groupes des humivores (*Cubitermes sp.*) et les fourrageurs (*Trinervitermes sp.*).

- Les nématodes

Les nématodes sont des vers microscopiques parasites des plantes pouvant causer des pertes importantes de rendements. Ces pertes sont estimées en général sur les plantes cultivées à 14,6% dans les pays tropicaux et subtropicaux et 8,8% dans les pays développés (Nicol *et al.*, 2011) et de façon spécifique sur le riz à 10% (Agrios, 2005). Des études réalisées par Thio *et al.* (2017) au Burkina Faso ont montré qu'il y a sept (07) genres les plus dommageables au riz : *Hirschmanniella* (la plus rencontrée dans toutes les zones pédoclimatiques du Burkina Faso), *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, *Scutellonema* (observés en riziculture pluviale stricte) et *Meloidogyne*, *Heterodera* et *Pratylenchus* (recensés sur le riz dans les écologies pluviales strictes et bas-fond).

Plusieurs méthodes de lutte sont utilisées pour réduire les dégâts de ces ravageurs. En effet, ces méthodes varient de la lutte génétique (utilisation des variétés résistantes), lutte mécanique, physique ou culturale, la lutte biologique (utilisation des ennemis naturels) à l'utilisation des insecticides biologiques tel que les extraits de neem.

Chapitre II : Les principales maladies du riz

Partout dans le monde, les cultures sont confrontées à de nombreux problèmes qui limitent les rendements agricoles (Carvajal-Yepes *et al.*, 2019). Aux nombres de ses problèmes figurent des agents pathogènes viraux, bactériens et fongiques et des ravageurs dont 137 sont associés au blé, au riz, au maïs, à la pomme de terre et au soja à l'échelle mondiale (Savary *et al.*, 2019). Pour le riz en particulier, les pertes de rendement à l'échelle mondiale varient de 24,6 à 40,9% (Carvajal-Yepes *et al.*, 2019; Savary *et al.*, 2019). L'ampleur des pertes est corrélée avec l'accroissement rapide de la population et l'émergence ou réémergence des maladies (Savary *et al.*, 2019). D'où la nécessité de mettre en place des réseaux d'épidémiosurveillance afin de suivre l'évolution des maladies et des ravageurs dans les différentes régions en particulier et le monde en général. Dans chaque pays, il existe des organisations nationales et régionales de protection des végétaux qui assurent autant que possible la surveillance des agents pathogènes et des ravageurs afin d'endiguer les épidémies. Cependant, dans les pays en voie de développement, l'inefficacité des échanges impacte sur les réponses coordonnées et par conséquent, les maladies se propagent (Carvajal-Yepes *et al.*, 2019).

Les principales maladies du riz rencontrées en général et particulièrement en Afrique sont représentées dans le Tableau II. Dans notre étude, nous allons nous intéresser particulièrement aux maladies majeures du riz que sont la panachure jaune du riz, les bactérioses du riz, la pyriculariose et l'helminthosporiose.

Tableau II : Quelques maladies du riz inventoriées en Afrique

Catégorie	Nom de la maladie	Agents pathogènes		
		Organe attaqué	Noms scientifiques	Nature
Affections majeures	Pyriculariose	Graine, feuille, épis et collet	<i>Magnaporthe grisea</i>	Champignon
	Panachure jaune du riz	Feuilles	<i>RYMV</i>	Virus
	Nécrose à rayures du riz	Feuilles	<i>RSNV</i>	Virus
	Flétrissement bactérien	Feuilles	<i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzae</i>	Bactérie
Affections secondaires	Helminthosporiose	Feuilles et graines	<i>Bipolaris oryzae</i>	Champignon
	Rhynchosporiose	Feuilles	<i>Rhynchosporium oryzae</i>	Champignon
	Flétrissement des gaines	Feuilles	<i>Rhizoctonia solani</i>	Champignon
	Brûlure bactérienne des panicules	Epis	<i>Burkholderia glumae</i>	Bactérie
Affections mineures	Stries bactériennes	Feuilles, graines	<i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzicola</i>	Bactérie
	Faux charbon	Graines	<i>Ustilaginoidea virens</i> c. <i>O. sativa</i>	Champignon
	Cercosporiose	Feuilles	<i>Cercospora oryzae</i>	Champignon
	Pourriture des gaines	Feuilles	<i>Acrocyllindrium oryzae</i>	Champignon
	Gigantisme	Plante	<i>Fusarium moniliforme</i>	Champignon
	Décoloration des graines et maladies du chaume	Graines	Complexe de champignons	Champignon

Inspirée de AfricaRice (2014)

1. Les maladies virales

1.1. Panachure jaune du riz

1.1.1 Taxonomie et distribution de l'agent pathogène

La panachure jaune du riz est une maladie virale due au *Rice Yellow Mottle Virus* (RYMV). Phytovirus du genre Sobemovirus, le RYMV est un virus à ARN linéaire à simple brin de polarité positive qui appartient à la famille des Sobemoviridae (N'guessan *et al.*, 1996). Le génome du RYMV ne code que pour cinq (5) protéines et est composé de 4450 nucléotides formant cinq cadres ouverts de lecture (ORFs).

Endémique en Afrique, la présence de la panachure jaune du riz a été décrite premièrement en 1966 au Kenya (Bakker, 1970), puis pour la première fois en Afrique de l'Ouest en 1976, en Sierra Leone (ADRAO, 2000). Aujourd'hui la maladie est présente dans la majorité des pays africains y compris à Madagascar (Abo *et al.*, 1998 ; Traoré *et al.*, 2001, Kouassi *et al.*, 2005). C'est en 1981 que les premiers symptômes du RYMV ont été observés au Burkina Faso (Ouédraogo et Séré, 1996). Au cours de ces quelques vingt dernières années, la panachure jaune du riz est devenue un problème majeur dans les systèmes de riziculture irriguée et de bas-fonds particulièrement au Burkina Faso, en Côte d'Ivoire, au Mali, au Niger, au Sénégal et en Sierra Leone (Figure 11).

1.1.2 Symptômes de la maladie

La panachure jaune du riz se manifeste par un jaunissement et/ou une coloration orange des feuilles, des nécroses, une réduction du tallage, un rabougrissement des plantes, la réduction de l'insertion paniculaire et la stérilité des panicules (Longué *et al.*, 2016). Les premiers symptômes de la maladie sont des points chlorotiques se développant sous forme de stries (Planche 1a). Les taches jaunes évoluent généralement vers une décoloration totale des feuilles qui deviennent jaune-orangé. Les pertes sont considérables sur le rendement et elles ont été estimées dans les cas les plus graves à 75 % dans le Sahel, 40 % au Soudan, 18 % en Guinée et 7,5 % dans les zones forestières tropicales humides (Kouassi *et al.*, 2005). En 1990 au Burkina Faso, la panachure jaune du riz a engendré des pertes de 0,4 à 1,6 tonne/hectare dans les périmètres irrigués à Karfiguéla, (ADRAO, 2000). En 2015, cette maladie a été mentionnée comme étant la plus importante dans les périmètres rizicoles de Banzon et Mogtedo (Traoré *et al.*, 2015a).

1.1.3 Mode de transmission

Les deux types de transmission du RYMV qui sont clairement démontrés sont la transmission par les insectes et la transmission mécanique (Traoré *et al.*, 2009). Les insectes ayant le potentiel de transmettre le virus aux plantes sont de la famille des coléoptères (*Trichispa sericea*, *Sessilia pussilla*, *Chaelocnema pulla*, *Chaelocnema dicladispa* et *Chaetocnema abyssinica*) et des orthoptères (*Gonocephalus merumonfanus* et *Gonocephalus Longipennis*) (Bakker, 1970). Le rôle des hommes dans la transmission mécanique du RYMV est suspecté, surtout pendant des opérations culturales telles que le repiquage, l'application d'engrais, l'irrigation et la récolte (Sarraf *et al.*, 2004 ; Traoré *et al.*, 2009). Aussi, Sarraf et Peter (2003) ont-ils montré que le RYMV peut être transmis par certains animaux, notamment les rats, les ânes et les vaches. Enfin, des transmissions par le vent en conditions artificielle et naturelle ont été mises en évidence (Sarraf *et al.*, 2004).

Etant donné que la maladie est favorisée par le génotype du riz et les pratiques culturales (Traoré *et al.*, 2015b), l'utilisation des variétés résistantes et l'adoption de bonnes pratiques culturales permettent de limiter la propagation du virus.

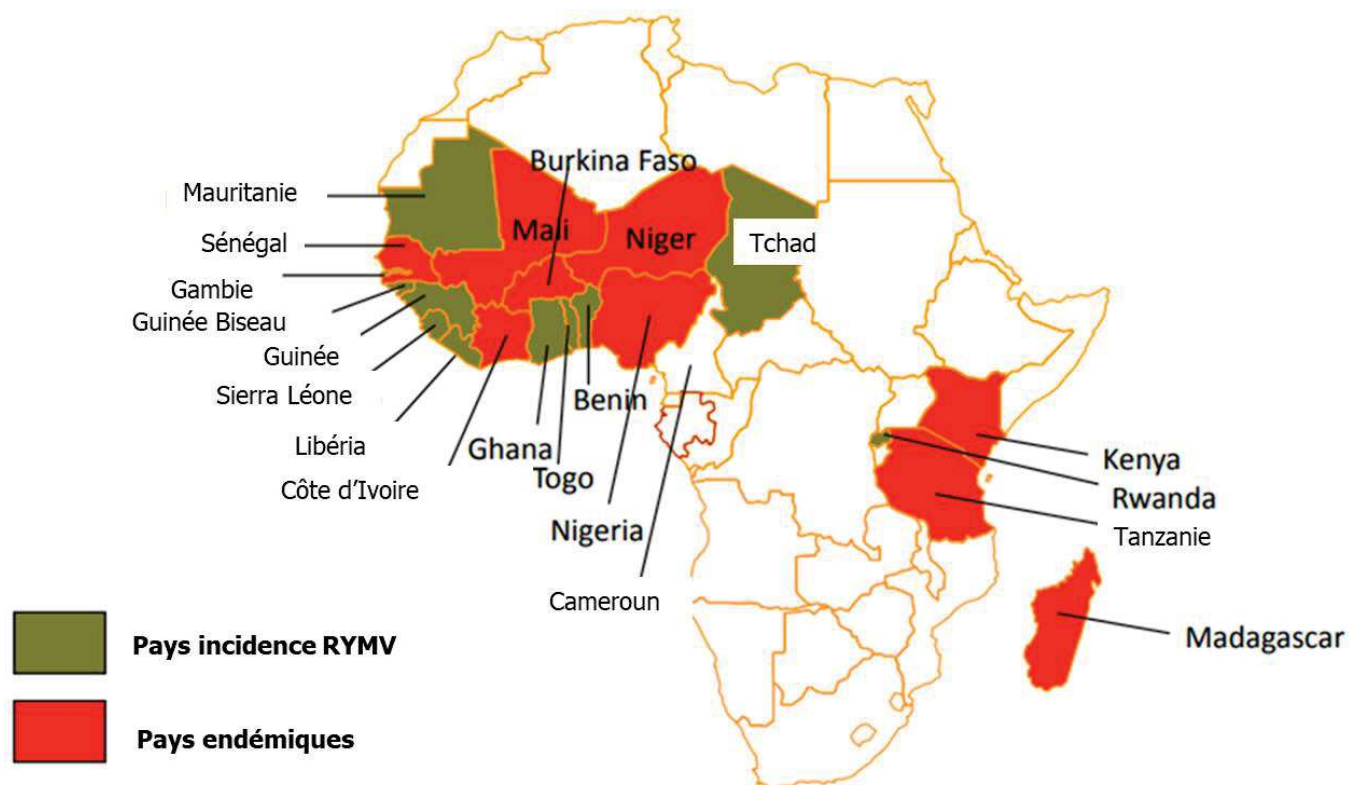


Figure 11 : Distribution de la panachure jaune du riz en Afrique Source : Africarice (2014)

1.2. Nécrose à rayures du riz

1.2.1 Taxonomie et distribution géographique de l'agent pathogène

Le virus de la nécrose à rayures du riz ou *Rice stripe necrosis virus* appartient aux Benyvirus. C'est un virus en forme de bâtonnet formé d'ARN1 codant pour un seul ORF et d'ARN2 contenant six ORFs (Lozano et Morales, 2009).

Cette virose a été signalée comme infectant le riz dans plusieurs pays d'Afrique et d'Amérique du Sud (Bagayoko *et al.*, 2021). Soupçonnée d'être une nouvelle maladie à virus, elle avait été décrite pour la première fois en 1977 en Côte-d'Ivoire mais sans mise en évidence de l'agent causal, ni de son mode de transmission (Fauquet et Thouvenel, 1983). Par la suite, elle a été observée au Liberia, au Nigeria, en Sierra Leone, au Brésil, en Colombie (Morales *et al.*, 1999), au Mali et au Burkina Faso dans le périmètre rizicole de la Vallée du Kou en 2013 pour la première fois (Sérémé *et al.*, 2014). Les pertes de récolte sont évaluées à 40% (Gutiérrez *et al.*, 2010).

1.2.2 Symptômes de la maladie

C'est à partir de plantes de riz présentant des symptômes de rabougrissement et de rayures chlorotiques que ce virus a été isolé. En effet, le *RSNV* se manifeste par des rayures jaune vif sur les feuilles avec souvent des jeunes pousses ayant un aspect en vrilles et les plantes infectées meurent ou forment des malformations au niveau des fleurs et panicules (Planche 1b) (Traoré *et al.*, 2010).

1.2.3 Modes de transmission

La nécrose à rayure du riz est propagée par l'intermédiaire d'un champignon du sol *Polymyxa graminis* lui-même agent pathogène du riz et d'autres plantes. La maladie n'est pas propagée par l'intermédiaire de grains (indemnes de champignon vecteur) issus de plantes malades (Traoré *et al.* 2010). Par ailleurs, l'utilisation de fongicide contre le champignon vecteur permet de limiter considérablement la propagation de la maladie au champ (Traoré *et al.*, 2010).

2. Les maladies bactériennes

2.1 Bactériose vasculaire ou BLB

2.1.1 Distribution et taxonomie de l'agent pathogène

La bactériose vasculaire (BLB) est causée par *Xanthomonas oryzae* pv *oryzae* (*Xoo*). Appartenant au genre *Xanthomonas*, le *Xoo* est de la famille des Xanthomonodaceae, l'ordre des Xanthomonadales, la classe des Gammaprotéobactéries et à l'embranchement des protéobactéries (OEPP, 2007). C'est une bactérie Gram négatif, aérobie obligatoire en forme de bâtonnet à extrémité arrondie et mobile à l'aide d'un seul flagelle polaire (Niño-Liu *et al.*, 2006).

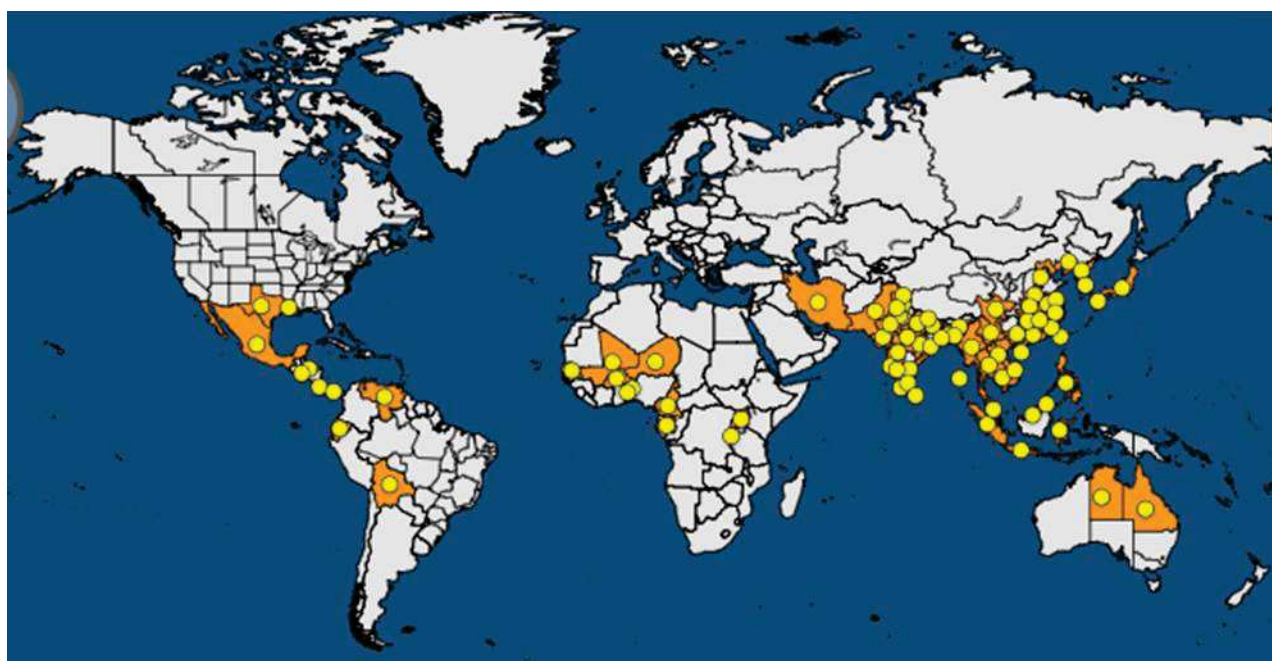
La bactériose vasculaire a été signalée pour la première fois au Japon (Fukuoka) en 1884 et sévit partout dans les rizières de la zone intertropicale (Ou, 1973) (Figure 12). Elle a été signalée en Australie, en Amérique latine et dans les Caraïbes (Mew *et al.*, 1993). En Afrique, la maladie a été observée dans de nombreux pays mais sa première apparition en Afrique de l'Ouest a été signalée au Mali en 1979 puis au Burkina Faso en 1981 (Buddenhagen *et al.*, 1979 ; Séré *et al.*, 2005). La BLB est une maladie répandue et destructrice du riz qui entraîne des pertes considérables de rendement allant de 10 à 20% et jusqu'à 50% à 70% dans les champs sévèrement infectés (Mew, 1987 ; Mew *et al.*, 1993).

2.1.2 Symptômes de la maladie

L'agent causal de BLB colonise les tissus vasculaires. La maladie se caractérise par des brûlures foliaires (leaf blight) et le flétrissement des jeunes plantes (kresek ou wilt) (Planche 1c). Les brûlures se manifestent à tous les stades de croissance de la plante, mais le plus souvent elles sont distinguables au stade de tallage maximal et de maturité, sous la forme de bandes humidifiées vert pâle à gris vert proches des extrémités et des marges des feuilles. Ces lésions s'élargissent, fusionnent et deviennent blanc jaunâtre et à bord onduleux. Les symptômes sont souvent confondus avec certains problèmes physiologiques qui engendrent des jaunissements des feuilles. En 2004, l'utilisation de la variété chinoise, TCS10, très sensible, a occasionné des pertes de plus de 55% au Burkina Faso, dans le périmètre rizicole de Bagré (Ouédraogo *et al.*, 2004). En 2016, des incidences 5 à 99 % et de 10 à 86 % respectivement à Di et à Bagré ont été observées (Wonni, communication personnelle).

2.1.3 Modes de transmission

La BLB est favorisée par l'humidité relative de l'air, le vent (qui peut détacher les exsudats formés sur les lésions jeunes), les orages ou par une nutrition minérale déséquilibrée (Séré *et al.*, 2005 ; Wonni, 2013). Il en est de même de l'eau d'irrigation qui favorise la propagation de l'inoculum bactérien (Wonni, 2013). Ainsi, les méthodes de lutte utilisées sont la lutte chimique à travers la désinfection des semences (Wonni *et al.*, 2016), la prévention en maintenant une lame d'eau peu profonde dans les pépinières et en utilisant peu d'intrant azoté et, surtout, la résistance génétique de l'hôte qui reste le moyen de contrôle le plus efficace (Wonni *et al.*, 2015). La BLB est l'une des principales maladies du riz alors que la BLS est en train de prendre de l'importance en Afrique de l'Ouest (David *et al.*, 2006).



Source : CABI (2021)

Figure 12 : Carte de distribution de *Xanthomonas oryzae* pv *oryzae* (points jaunes) dans le monde

2.2 Bactériose à stries foliaires translucides ou BLS

2.2.1 Taxonomie et distribution de l'agent pathogène

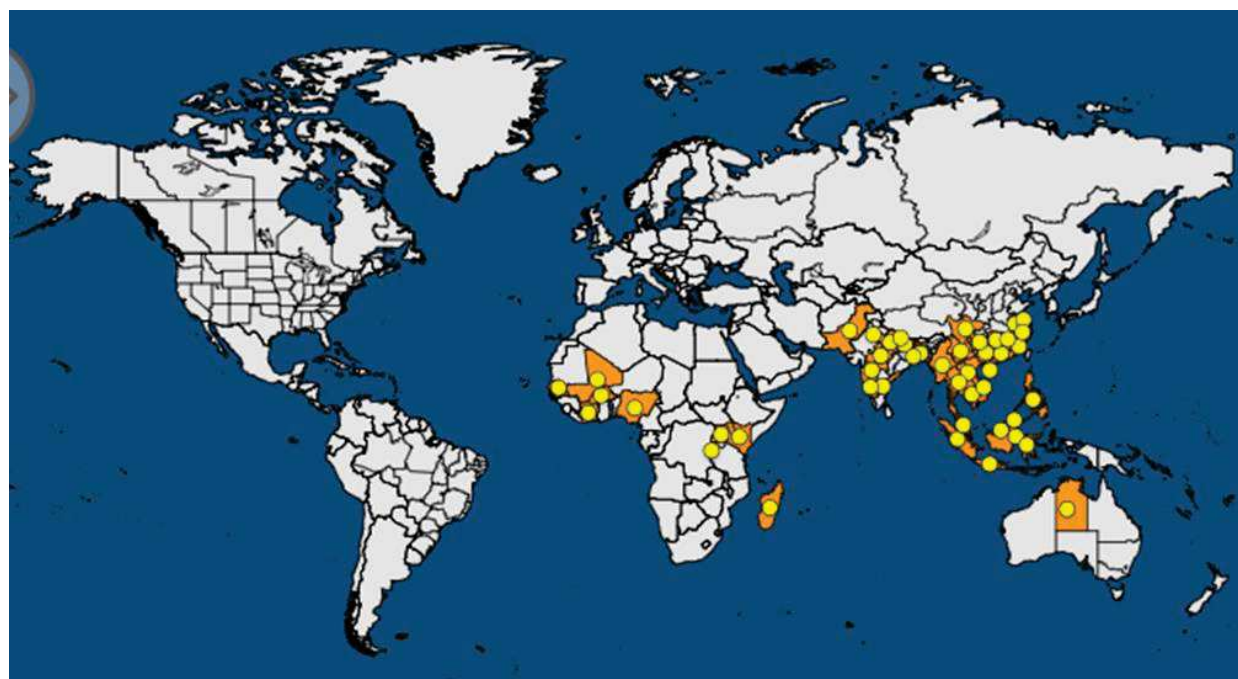
La bactériose à stries foliaires translucides est causée par *Xanthomonas oryzae* pv *oryzicola* (*Xoc*). Tout comme le *Xoo*, c'est une bactérie aérobie obligatoire et qui ne forme pas de spores (Bradbury, 1984). Les deux pathovars *Xoc* et *Xoo* peuvent être différenciés par la méthode de

PCR multiplex qui combine quatre paires d'amorces telle que définies par Lang *et al.* (2010) : une amorce spécifique à toutes les bactéries *X. oryzae* qui amplifi à 324 bp; une amorce spécifique au *X. oryzae* pv. *oryzae* qui amplifi à 162 bp; et deux amorces de *X. oryzae* pv. *oryzicola* qui amplifient à 691 bp et 945 bp.

Signalée pour la première fois au Philippines en 1918 (Ou, 1973), la présence de BLS a été signalée en Asie tropicale et subtropicale, y compris le sud de la Chine, la Thaïlande, la Malaisie, l'Inde, le Viet Nam, les Philippines et l'Indonésie, mais aussi au nord de l'Australie (Figure 13). Les symptômes ont été observés au Burkina Faso en 2009 sur les variétés TS2, FKR19 et FKR56N (Wonni *et al.*, 2011).

2.2.2 Symptômes de la maladie et modes de transmission

L'agent causal de BLS colonise les cellules parenchymateuses (Ou, 1973) et provoque sur les feuilles des stries transparentes très visibles à la lumière (Planche 1d). Plus tard, ces lésions se dessèchent et deviennent brunes et opaques. Dans les cas graves, l'ensemble de la parcelle donne l'impression d'avoir été grillée. Elle cause des pertes de rendement qui varient de 0 à 20% (Nino-Liu *et al.*, 2006). Tout comme la BLB, l'humidité relative de l'air, le vent, l'eau d'irrigation peuvent favoriser la propagation de l'inoculum de BLS (Wonni, 2013).



Source : CABI (2021)

Figure 13 : Carte de distribution de *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* (points jaunes) dans le monde

3. Les maladies fongiques

3.1 Pyriculariose

3.1.1. Taxonomie et distribution de l'agent pathogène

La pyriculariose est causée par *Magnaporthe grisea* (Ou, 1973), un champignon filamenteux ascomycète hétérothallique et haploïde appartenant à la classe des Sordariomycètes, ordre des Magnaporthales, famille des Magnaporthaceae et au genre *Magnaporthe* (Gandalera *et al.*, 2013). C'est un champignon ayant deux formes : sexuée et asexuée respectivement *Magnaporthe grisea* et *Pyricularia grisea*.

C'est la maladie fongique du riz la plus répandue au monde (Notteghem, 1981). Elle représente l'une des maladies les plus dangereuses pour la culture de riz car elle peut causer des pertes importantes de rendement pouvant engendrer la destruction totale de la récolte (Awoderu *et al.*, 1981). A l'échelle mondiale, les pertes estimées sont plus de 4% (Savary *et al.*, 2019). Elle est présente sur tous les continents et dans tous les systèmes de culture (Figure 14). Au Burkina Faso, la maladie a été identifiée en 1978 sur les feuilles, les cous et nœuds de la plante du riz (Séré et Nacro, 1992) avec des dommages considérables dans les écosystèmes de bas-fonds et irrigués (Séré *et al.*, 2007). Son importance dépend de la présence d'inoculum (variable selon les régions), du stade de développement de la plante et du niveau de résistance de la variété de riz.

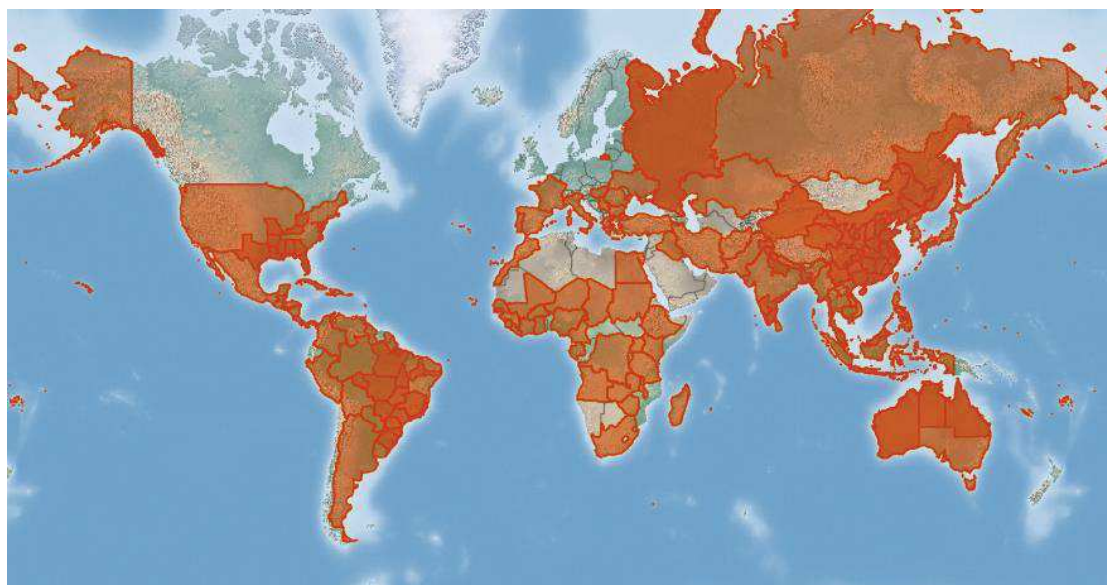
3.1.2 Symptômes de la maladie

Les symptômes se caractérisent par des lésions foliaires typiques en forme de fuseau, gris vert au début, brun pâle avec un centre gris et entourées d'un liseré brun par la suite (Planche 1e) ; il s'agit de la pyriculariose des feuilles. Sur le cou, des taches brunes à noires sont observées sur les rachis de l'inflorescence ou sur l'épillet et selon les cas, une lésion importante peut se former à la base de la panicule qui devient blanche et la tige finit par se casser dans les cas extrêmes.

3.1.3 Modes de transmission

La pyriculariose est favorisée par des degrés élevés d'humidité de l'air, par la sécheresse du sol et par des doses élevées d'azote (Kassankogno, 2016). Des travaux réalisés sur différentes graminées ont démontré que les souches du champignon peuvent infecter en plus du riz, l'orge, le blé, le seigle, le mil, des herbes et le gazon par conséquent ces graminées constituent des réservoirs de la maladie (Nukina, 1998, Kassankogno, 2016).

Pour lutter contre la pyriculariose, la méthode de lutte intégrée (agronomique couplée aux méthodes chimique et génétique) est nécessaire afin d'assurer une bonne gestion des plantes hôtes adventices et de la fertilité des sols. Toutefois, il faut noter que la résistance variétale reste la composante principale de toutes les stratégies de lutte contre cette maladie (Ou, 1973 ; Notteghem 1989 ; Savary *et al.*, 2011).



Source : CABI (2021)

Figure 14 : Carte de distribution mondiale de *Magnaporthe grisea* (zones colorées en marron)

3.2 Helminthosporiose

3.2.1 Taxonomie et distribution de l'agent pathogène

L'helminthosporiose est causée par *Bipolaris oryzae*, un champignon appartenant à la subdivision des Deuteromycotina, à la classe des Hyphomycetes, à la sous-classe des Dematiaceae, à l'ordre des Hyphales (Moniliales), à la famille des Moniliaceae et au genre *Bipolaris* (ELLIS, 1971).

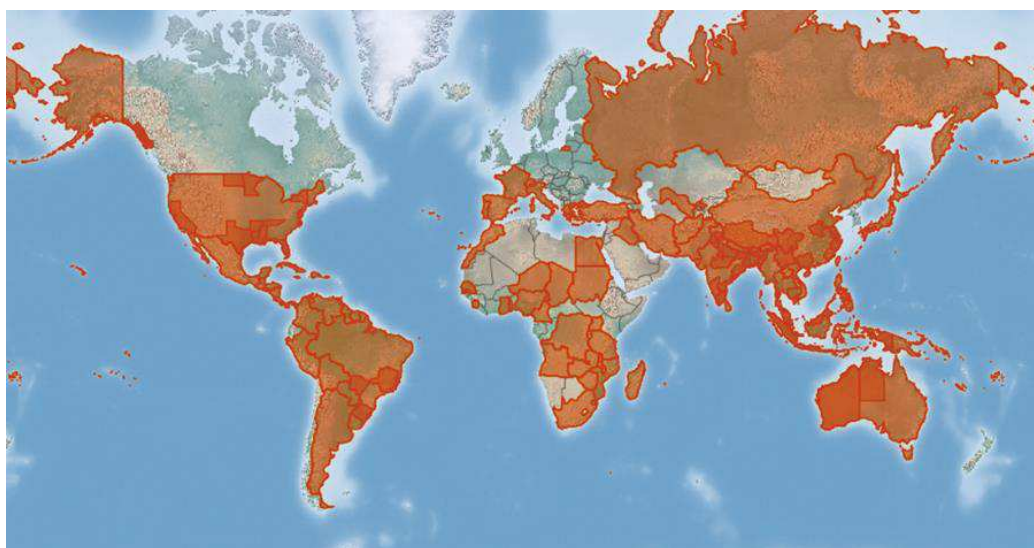
Deuxième maladie fongique du riz après la pyriculariose (Ou, 1973), l'helminthosporiose est présente dans de nombreuses parties du monde (Figure 15). Elle est souvent associée à des carences et attribuée aux sols pauvres, et a été l'une des principales causes de la famine en 1942 en Inde, avec des pertes de rendement de 50 à 90% (Ou, 1985). En effet, elle a occasionné des pertes de 10 à 58% de fontes de semis aux Philippines, des pertes de rendement de 16 et 40%

en Floride aux Etats-Unis et entre 12 et 43% Nigeria (Aulakh *et al.*, 1974 ; Aluko, 1975 ; Datnoff et Lentini, 1994 ; Agu et Ukwueze, 2002).

Identifiée pour la première fois au Burkina Faso en 1978 sur les feuilles et les glumes, sa présence a été révélée dans toutes les zones de production rizicole du pays (Ouédraogo, 2008). L'importance de la maladie varie selon les régions, avec une prévalence de près de 100% d'échantillons infestés et une incidence allant jusqu'à 78% de grains infectés dans la plaine du Sourou (Ouédraogo, 2008). Le champignon peut pénétrer les glumes, infecter les semences ou les racines des jeunes plantes (Lee, 1992).

3.2.2 Symptômes de la maladie

Les symptômes typiques sur les feuilles sont des lésions ovales, relativement uniformes et régulièrement réparties sur le limbe (Ou, 1973). Ces lésions sont brunes, avec un centre gris ou blanchâtre lorsqu'elles sont bien développées (Planche 1f). Les lésions jeunes sont petites et circulaires et peuvent ressembler à des points de couleur brun- sombre ou brun- violacé. Sur les glumes, des lésions noires ou brun- sombre apparaissent et peuvent couvrir la majeure partie ou toute la surface de la glume. Des petites lésions brunes, de forme rondes à ovales peuvent être présent sur les grains et infecter les semences (Ouédraogo, 2008). Ou (1973) propose la résistance variétale comme le meilleur moyen de contrôle de la maladie.



Source : CABI (2021)

Figure 15 : Carte de distribution de *Bipolaris oryzae* dans le monde (zones colorées en marron)

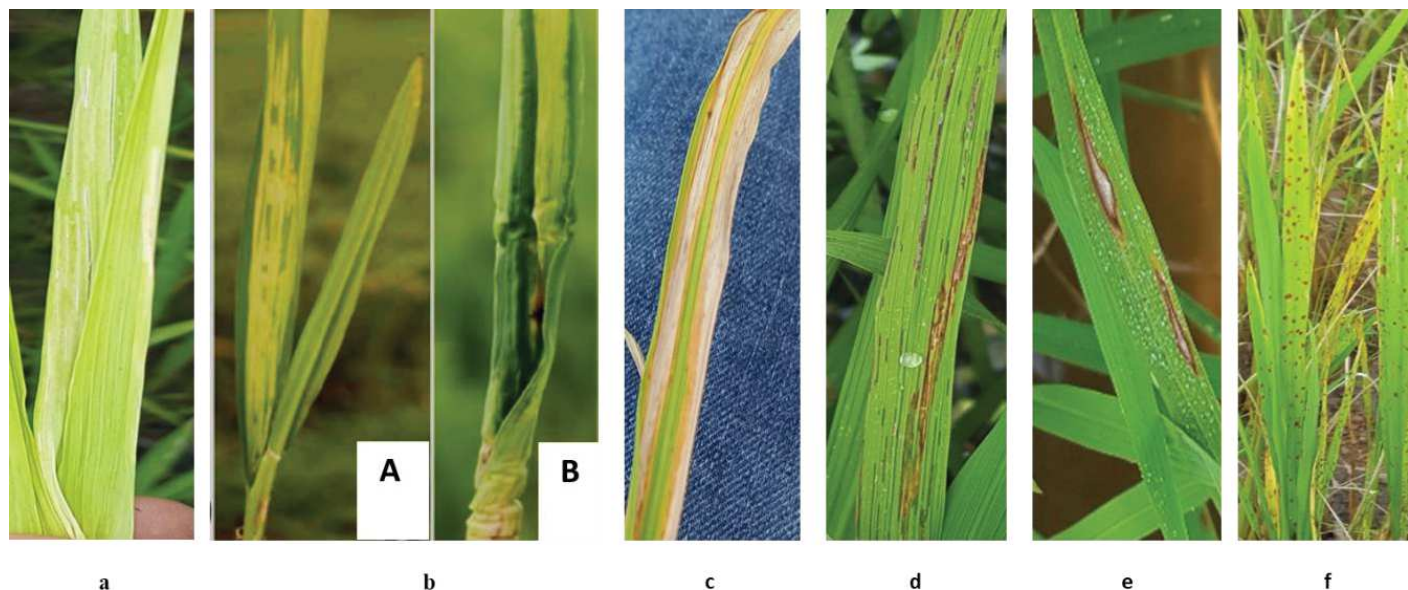


Planche 1 : Symptômes foliaires typiques des principales maladies du riz étudiées dans cette thèse

a : Symptômes de la panachure jaune du riz (photo prise dans une rizière à Banzon en novembre 2018 ; **b** : Symptômes de la nécrose à rayures du riz : (A) et (B) : feuilles malades (source : Traoré *et al.*, 2010) ; **c** : Symptômes de la bactériose vasculaire (BLB, photo prise à Karfiguela en Octobre 2018) ; **d** : Symptômes de la bactériose à stries foliaires (BLS, photo prise à la Vallée du Kou (Bama) en octobre 2018) ; **e** : Symptômes de la pyriculariose foliaire (photo prise à Karfiguela en novembre 2019) ; **f** : Symptômes de l'helminthosporiose (photo prise à Tengrela en octobre 2019)

Chapitre III : Le microbiome racinaire des plantes

1. La biodiversité du sol et les paramètres influençant la diversité

L'un des plus grands réservoirs de biodiversité est le compartiment souterrain. Mais du fait des difficultés relatives à la description de la biodiversité souterraine et l'intérêt moindre qui lui a été porté comparé au compartiment aérien, la diversité des groupes d'organismes du sol reste encore mal connue (Bispo *et al.*, 2018). Ceux-ci comprennent des micro-organismes procaryotes, des champignons, qui représentent environ 100 000 espèces décrites aujourd'hui, et potentiellement 1 à 5 millions d'espèces mondialement (Hawksworth, 2001; Tedersoo *et al.*, 2014), mais aussi les nématodes et divers groupes d'unicellulaires eucaryotes (ces deux derniers groupes étant moins nombreux en termes de nombre d'espèces mais pouvant être particulièrement abondants, Bardgett et van der Putten, 2014).

Les plantes sont rarement considérées comme des organismes du sol alors qu'elles sont à l'interface entre les compartiments aériens et souterrains des écosystèmes. Aussi, les plantes jouent un rôle très important dans le fonctionnement du sol à travers leur système racinaire. C'est surtout cette zone racinaire qui représente la principale zone d'échanges de nutriments et d'eau entre le sol, les micro-organismes et les plantes. Dans la zone de sol sous leur influence, appelée rhizosphère, les racines modifient très fortement les propriétés physico-chimiques du sol et les communautés d'organismes (Hinsinger *et al.*, 2006 ; Edwards *et al.*, 2015 ; Karimi *et al.*, 2018 ; Schmidt *et al.*, 2019).

La caractérisation de la diversité microbienne fait appel à des indicateurs spécifiques (Encadré 1). Elle est en partie influencée par la quantité et la qualité de la matière organique du sol, qui agit aussi sur les propriétés physico-chimiques du sol, comme le pH et la texture (Carof *et al.*, 2018). Ainsi, les sols alcalins, de texture grossière et avec un faible rapport Carbone/Azote, représentent les sols les plus à même de fournir une grande diversité d'habitats pouvant héberger une grande diversité de taxons (Theodorakopoulos, 2013). Cependant, les sols à texture fine, riche en carbone organique et aussi alcalin sont les plus à même de fournir un grand nombre d'habitats (mais peu diversifiés) et donc d'héberger le plus de micro-organismes sans pour autant représenter une grande diversité taxonomique (Theodorakopoulos, 2013).

Encadré 1 : Les principaux indices de diversité utilisés pour caractériser le microbiome

Différents indices de diversité sont utilisés en écologie en général et couramment pour caractériser les communautés microbiennes, notamment les indices de diversité alpha et diversité beta. Selon l'étude réalisée par Wagner *et al.* (2018) et Xia et Chen (2018) nous pouvons distinguer les estimateurs de richesse suivants :

1- Indices de diversité alpha :

La diversité alpha mesure le nombre des espèces, en prenant pour certains en compte les variations des abondances, dans un environnement donné. C'est une mesure de la diversité dans une seule entité géographique. On distingue les indices suivants :

- Richesse spécifique : mesure simplement le nombre d'entités différentes par échantillon ou par condition en l'occurrence les taxa ou les OTUs par la méthode métagénomique ciblée. Cette mesure donne de l'importance aux espèces rares car toutes les espèces ont le même poids, quelles que soient leurs fréquences ;
- Indice de Shannon : mesure de diversité des micro-organismes considérant non seulement le nombre de taxa mais aussi l'abondance de chaque taxa. En général, il varie de 0 à 5 ;
- Indice de Simpson : tout comme l'indice de Shannon, il prend en compte l'abondance en plus du nombre de taxa ; mais par rapport à l'indice de Shannon, il accorde plus d'importance aux entités les plus abondantes.

2- Indices de la diversité beta :

La diversité beta est une mesure de la diversité microbienne entre plusieurs entités (par exemple géographiques). Elle sera d'autant plus élevée que les entités considérées sont différentes entre elles. On distingue les indices suivants :

- Les coefficients de similarité binaire basés sur des données de présence/absence (Jaccard, UniFrac non pondéré) : purement basés sur les distances de séquence sans information sur l'abondance ;
- Les coefficients de similarité quantitative quand des mesures d'abondance relative sont disponibles (Bray-Curtis, UniFrac pondéré) : prend compte les informations sur la séquence et l'abondance en pondérant les nombres de branches par les abondances relatives ;
- Les distances de similarité (ou dissimilarité) basées sur le nombre d'OTUs communes entre deux échantillons (Jaccard, Bray-Curtis) : basés sur la différence de composition des communautés microbiennes, elles tiennent compte du taux de renouvellement des OTUs entre les échantillons ;
- La distance de similarité phylogénique des communautés microbiennes (UniFrac).

2. Le lien entre les microbiomes du sol et les maladies foliaires des plantes

L'intérêt pour le microbiome en matière de santé et de maladie des plantes est récent. Cela est dû essentiellement à la résolution, assez récente, de certaines difficultés techniques d'étude et de recherche (voir paragraphe 4 ci-après). Cette prise de conscience est en rapport avec les avancées de la connaissance des relations cellulaires et moléculaires entre l'hôte et son microbiote (Harzallah Debbabi, 2018) (Encadré 2). En effet, dans la littérature, il a été démontré que le microbiote des plantes peut être vu comme une extension du système immunitaire agissant comme une couche supplémentaire de défense contre les agents pathogènes (Berendsen et Schlaeppli, 2019). Par ailleurs, Getzke *et al.* (2019) ont montré que le microbiote fongique et bactérien joue un rôle dans le développement des maladies de plantes et des animaux, à travers leur interaction réciproque. Nous avons vu plus haut (voir Chapitre II, paragraphe 3.1) le rôle de l'azote dans le développement des maladies majeures du riz. Pourtant, la majorité des processus du cycle de l'azote est réalisée par les micro-organismes à travers la fixation de l'azote atmosphérique en ammonium disponible pour les plantes, la nitrification de l'ammonium en azote ou encore la dénitrification de NO_3 en N_2O et N_2 . Ces processus sont d'une importance capitale pour le fonctionnement des écosystèmes, car la disponibilité de l'azote est un facteur majeur de la productivité des plantes (Bender *et al.*, 2016). De ce fait, l'ensemble des mécanismes mobilisables par la plante tant en termes de modification de son système racinaire ou l'établissement d'interactions positives avec des organismes du sol confère aux plantes une capacité d'adaptation aux stress biotiques et abiotiques (Figure 16). Ces modifications peuvent être le résultat du recrutement de micro-organismes qui vont inhiber le développement d'un agent pathogène par exemple (voir paragraphe 3 pour des exemples chez le riz).

Ainsi, dans le but de développer une agriculture plus respectueuse de l'environnement (limitant les produits chimiques), il est intéressant de comprendre les interactions entre le microbiome et les plantes en général et le riz en particulier.

Encadré 2 : Les notions de communauté, de microbiote et de microbiome

On appelle **communauté**, un ensemble de micro-organismes de différentes espèces vivant dans un même habitat. La composition de cette communauté est l'identité des membres de la communauté de micro-organismes détectés dans un échantillon, mais aussi les abondances de chacun de ces membres.

Tout comme les autres plantes, le riz recrute des micro-organismes pour sa nutrition, sa croissance, son développement et aussi pour assurer la tolérance aux stress abiotiques à travers différents mécanismes. La totalité de ces micro-organismes qui colonise un endroit ou un organisme particulier constitue ce qu'on appelle le **microbiote** (Marteau *et al.*, 2018). Le microbiote est donc différent du microbiome car le **microbiome** fait référence à la constitution génétique d'un microbiote.

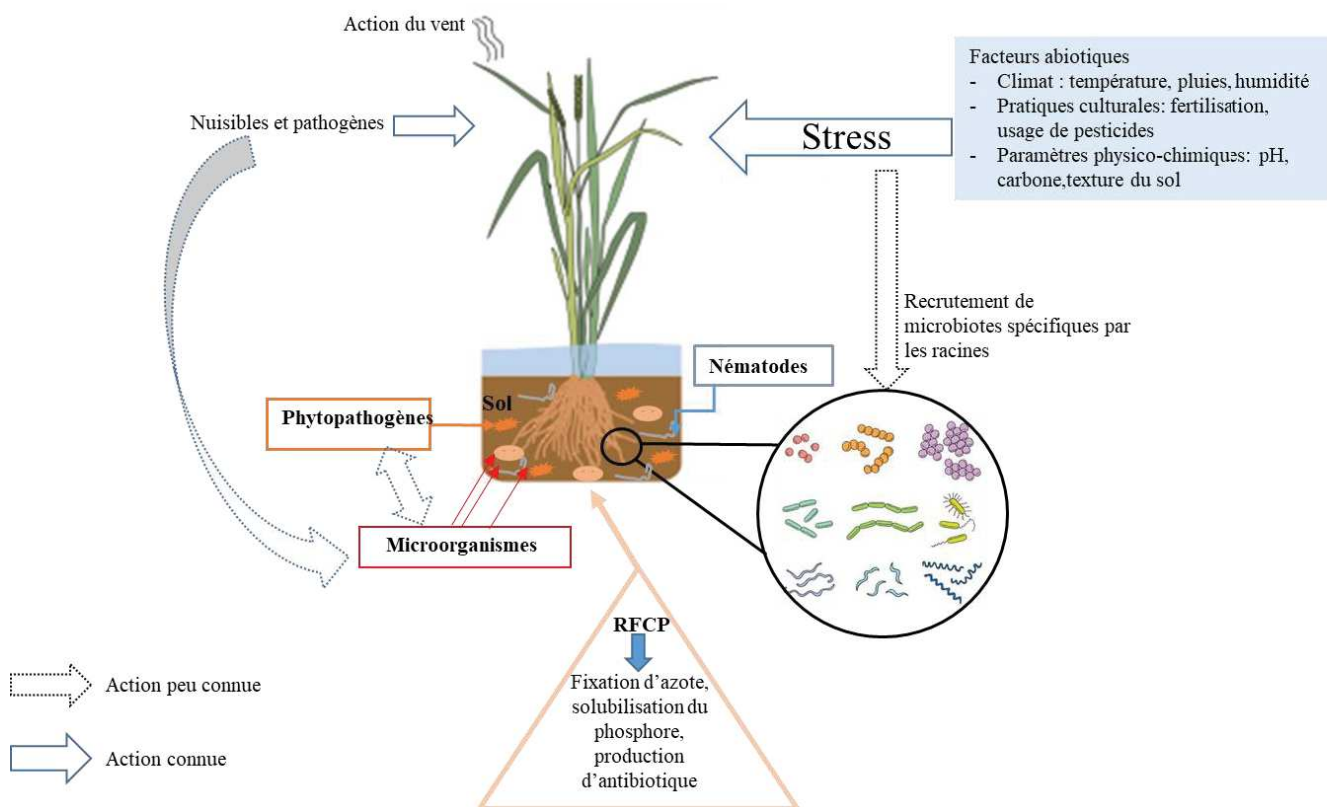


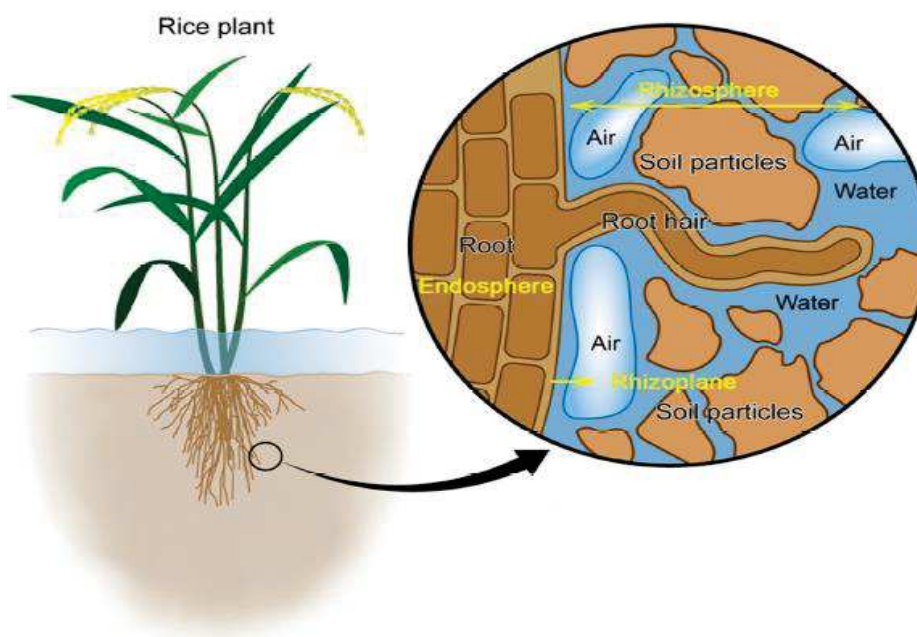
Figure 16 : Représentation schématique des liens entre microbiote des plantes, contraintes biotiques et abiotiques, santé et fonctionnement de la plante dans son environnement

3. Le microbiome du riz

Une particularité importante du riz par rapport aux autres plantes cultivées est de pousser fréquemment dans des sols inondés (Ding *et al.*, 2019). Ainsi, le riz pousse dans un sol anoxique, mais, les racines sécrétant de l'oxygène, la rhizosphère (Encadré 3) constitue une zone d'interface entre compartiment oxique et anoxique (Ding *et al.*, 2019). Le caractère unique de la rhizosphère du riz rend la structure de la communauté microbienne de la rhizosphère distincte de celle des autres cultures (Ding *et al.*, 2019).

Encadré 3 : Les différents compartiments d'une racine de riz

- La rhizosphère : petit compartiment du sol qui se situe autour des racines du riz et qui est affecté par les racines du riz ;
- Le rhizoplan : surface des racines de riz (y compris les poils absorbants) ;
- L'endosphère : compartiment à l'intérieur des racines de riz.



Source : Ding *et al.* (2019)

Au regard du rôle des micro-organismes dans le fonctionnement et la santé des plantes, un certain nombre d'études ont été réalisées (Tableau III), avec pour principal objectif de caractériser la diversité microbienne associée au riz, de déterminer les facteurs qui influencent

la structuration du microbiome, ou encore de comprendre la relation entre la communauté microbienne du système racinaire du riz et le développement des maladies (Encadré 3). La synthèse de ces travaux réalisés exclusivement sur le riz est donnée dans le Tableau III.

Ces études ont été réalisées un peu partout dans le monde, majoritairement en Chine et rarement en Afrique. Ils ont permis la mise en évidence des principaux facteurs qui structurent les communautés microbiennes à savoir le compartiment de la racine ou du sol (ou micro-environnement), la zone géographique, le géotype du riz, les différentes parties de la racine elle-même, ou encore les pratiques culturales (Ding *et al.*, 2019 ; Alonso *et al.*, 2020 ; Chialva *et al.*, 2020 ; Kawasaki *et al.*, 2021 ; Guo *et al.*, 2021 ; Wang *et al.*, 2021). D'autres études ont montré la dynamique temporelle des communautés pendant une saison de riziculture, montrant l'impact des différents stades de développement de la plante (Hussain *et al.*, 2012 ; Chen *et al.*, 2018; Edwards *et al.*, 2018).

Par ailleurs, de nombreuses études menées sur les microbiomes du sol de rizières ont montré l'effet des facteurs chimiques (quantité d'oxygène et de matières inorganiques) et des pratiques culturales (rotation culturale et régime de fertilisation) du lieu considéré (Noll *et al.*, 2005 ; Ikeda *et al.*, 2014 ; Liu *et al.*, 2016 ; Jiang *et al.*, 2016 ; Wang *et al.*, 2017 ; Xu *et al.*, 2019 ; Yuan *et al.*, 2019 ; Li *et al.*, 2021).

Enfin, au niveau du lien avec la santé de la plante, plusieurs études montrent l'effet de micro-organismes comme possible agent de biocontrôle des maladies du riz. Ainsi, les travaux réalisés par Ngalamat *et al.* (2021) ont montré l'intérêt et la faisabilité de production de bioformulations avec les bactéries des genres *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Streptomyces* sur les agents pathogènes bactériens du riz (*Xanthomonas*, *Pantoea* et *Pseudomonas*). Des isolats non pathogènes appartenant au genre *Bacillus* ont un effet inhibiteur sur *Xanthomonas oryzae* pv *oryzae* (Krishanti *et al.*, 2015). Enfin, le développement de la pyriculariose du riz (due au champignon *Magnaporthe grisea*) peut être inhibé par certaines bactéries rhizosphériques (De Costa *et al.*, 2006) et potentiellement par des bactéries de la phyllosphère (Sahu *et al.*, 2021). En retour, il faut noter que le microbiome racinaire est affecté par l'inoculation par *Magnaporthe oryzae*, avec une richesse plus importante en cas d'inoculation par rapport au témoin non inoculé (Tian *et al.*, 2021).

Tableau III : Synthèse d’une sélection de travaux majeurs sur le microbiome du riz

Année	Références	Pays	Organe	Marqueur génétique	Effet du compartiment	Autres conclusions majeures
2012	Sessitsch <i>et al.</i> , 2012	Philippines	Racines	Global	NA	Description de fonctions importante du microbiome du riz (cycle de l'azote, détoxification, acquisition du fer,...)
2015	Edwards <i>et al.</i> , 2015	USA	Racines	16S	Oui	Les facteurs agissant sur la structuration du microbiome sont l'emplacement géographique, le type du sol, le génotype de l'hôte et les pratiques culturales
2017	Santos-Medellin <i>et al.</i> , 2017	USA	Racines, sol	16S et ITS	Oui	Fort effet de la sécheresse sur la structuration des communautés microbiennes
2018	Edwards <i>et al.</i> , 2018	USA	Racines	16S	Oui	Composition du microbiome corrélée avec les différents stades de développement de la plante : Evolution temporelle des communautés racinaires pendant la phase végétative de la croissance de la plante et stabilisation après maturation.
2019	Long et Yao, 2020	Chine	Racines, sol	16S et ITS	NA	Effet du phosphore: apport de P augmente la diversité fongique de la rhizosphère tandis qu'une faible concentration en P augmente la diversité bactérienne de l'endosphère
2020	Chialva <i>et al.</i> , 2020	Italie	Racines, sol	16S, ITS et 18S	NA	La composition et la structure des communautés des racines et du sol sont influencées par les différents modes de gestion de l'eau. Le stade de développement du riz avait peu d'impact.
2020	Alonso <i>et al.</i> , 2020	Chine	Racines, tiges	16S et ITS	NA	Différence entre microbiomes des tiges et des racines. Effet du groupe génétique du riz. Forte diversité microbienne associée à une forte diversité génétique du riz.
2020	Roman-Reyna <i>et al.</i> , 2020	Philippines	Feuille	Global	NA	Données de génomique du riz montrent l'effet du génotype sur la structure du microbiome de la feuille de riz.
2020	Wang <i>et al.</i> , 2020	USA	Graines, Racines (plantules)	16S	Oui	Les racines de plantules hébergent des microbiomes bien différents de ceux des grains
2020	Kanasugi <i>et al.</i> , 2020	Ghana	Racines	16S et ITS	NA	Les communautés microbiennes sont façonnées par les facteurs biotiques et abiotiques (nitrate du sol, carbone total et pH du sol)
2021	Kawasaki <i>et al.</i> , 2021	Australie	Racines, graines	16S et ITS	Oui	Les communautés microbiennes varient selon les différentes parties (base vs extrémité) de la racine
2021	Guo <i>et al.</i> , 2021	Chine	Racines, graines	16S	Oui	Transmission verticale faible voire absence communautés microbiennes
2021	Kumar <i>et al.</i> , 2021	Inde	Feuille	16S	NA	Effet de la zone géographique sur la composition et la structuration du microbiome endophyte des feuilles. Culture des micro-organismes core

4. Les techniques utilisées pour la caractérisation des microbiomes

L'environnement biotique de la plante (phytobiome) comprend un ensemble de micro-organismes pathogènes ou non (Berg, 2014) qui peuvent maintenant être appréhendés grâce aux nouvelles techniques de séquençages (NGS, ou séquençage à haut-débit), couplées à la comparaison des séquences obtenues aux bases de données (Berendsen, 2012 ; Roossinck, 2015). Ce type d'approche permet de révéler l'incroyable diversité de micro-organismes vivant au sein des plantes (endophytes) et/ou dans leur environnement immédiat (phyllosphère et rhizosphère), en incluant de nombreux micro-organismes, dits non-cultivables, qui ne pouvaient être détectés par les approches classiques de microbiologie (Albertsen, 2013).

Le terme 'métagénomique' comprend le préfixe grec « méta » qui fait référence au fait d'aller au-delà, quelque chose de 'profond' ou 'grand'. Ainsi, la métagénomique vient après la génomique en étudiant non pas seulement le génome d'un organisme mais le métagénome, c'est-à-dire des séquences issues de l'ensemble des acides nucléiques présents dans un échantillon donné, correspondant aux génomes de plusieurs espèces simultanément.

4.1 Métagénomique globale

Aussi appelée métagénomique '*shotgun*', elle correspond à un séquençage aléatoire du métagénome. La prise en compte de génomes complets permet ainsi de caractériser non seulement les groupes taxonomiques des micro-organismes présents dans l'échantillon, mais aussi des fonctions associées à ces derniers (Quince *et al.*, 2017). La métagénomique globale peut comprendre des étapes de fragmentations de l'ADN génomique et éventuellement d'amplification, mais elle ne cible pas de région génomique particulière. Après séquençage, l'analyse bioinformatique aboutit à une succession de séquences se chevauchant et qui présentent souvent des régions manquantes appelées gaps (Figure 17).

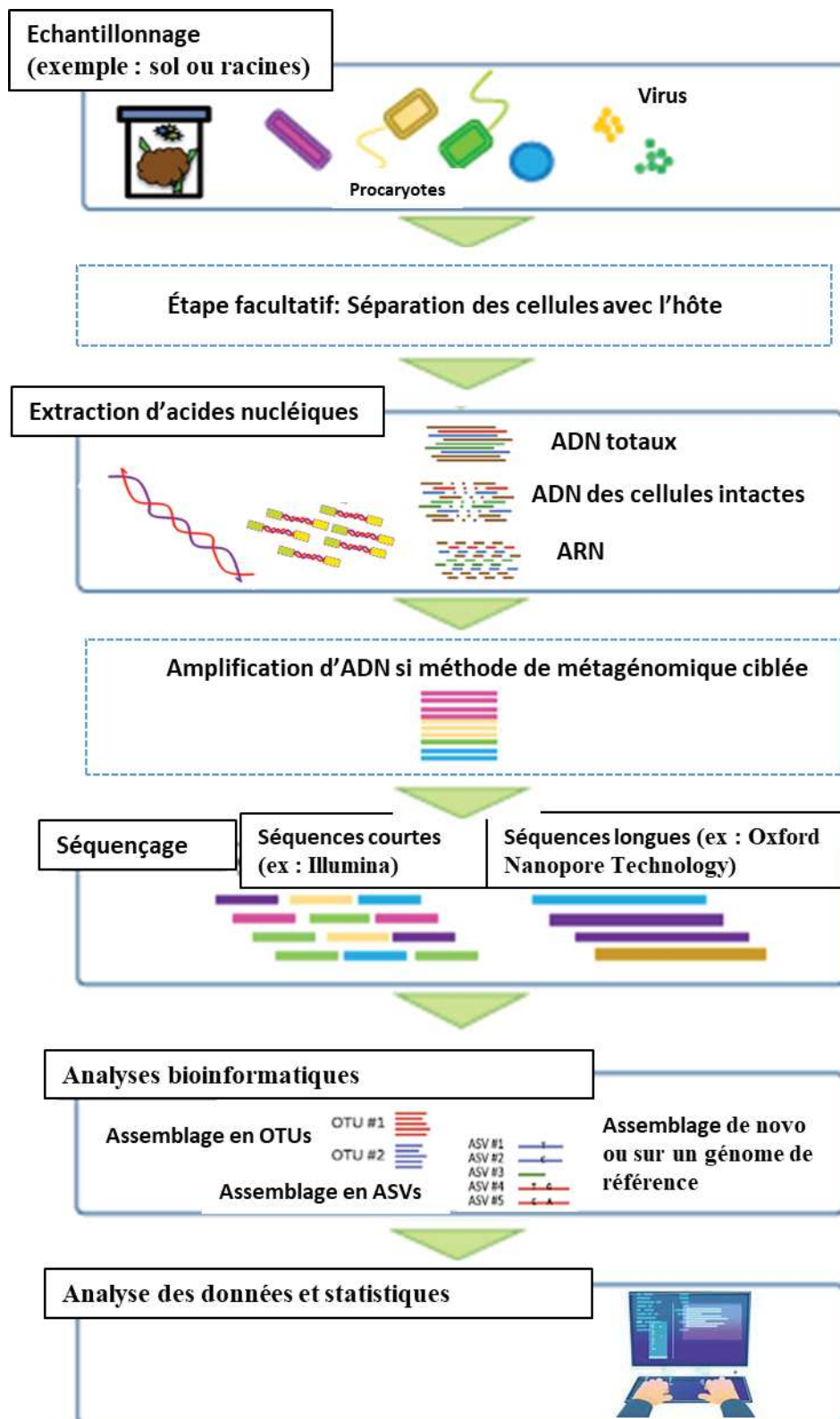
Un inconvénient de cette méthode pour la caractérisation du microbiome est la difficulté d'éviter le séquençage du génome de l'hôte. Les ADNs de l'hôte restant plus concentrés par rapport aux ADNs microbiens, le génome des plantes peut masquer la diversité microbienne, d'où l'intérêt d'utiliser une approche différente dite de 'méta génomique ciblée', se focalisant sur certains taxons en particulier (Alonso, 2020).

4.2 Métagénomique ciblée

La métagénomique ciblée est une méthode permettant d'identifier des organismes en présence dans un microbiome à partir d'un locus d'intérêt bien précis grâce à des amorces spécifiques. Pour cela, un locus d'intérêt, choisi car omniprésent chez l'ensemble des organismes d'intérêt du microbiome étudié, est amplifié. Les cibles utilisées sont généralement des marqueurs taxonomiques universels ayant des séquences variables selon les taxons. Ainsi selon la nature du microbiome étudié, on peut utiliser l'ADNr 16S pour les bactéries, ITS pour les champignons, ou encore ADNr 18S pour les eucaryotes.

Le principe de base de la méthode consiste à amplifier l'ADN cible par PCR à l'aide d'amorces « universelles » (Figure 18). Cette méthode présente toutefois des limites car si les amorces ne s'hybrident pas sur le génome de l'organisme dans le milieu étudié, ce dernier ne pourra pas être détecté. Contrairement à la métagénomique globale, elle ne donne aucune information sur les fonctions des communautés microbiennes (autres que des corrélations entre taxonomie et données génomiques connues par ailleurs), ni sur leur activité (pas de données issues de l'ARN) mais permet de réaliser un inventaire des ADNs microbiens contenus dans l'échantillon (Alonso, 2020).

La technique du méta génomique ciblée est un exemple de metabarcoding. La technique de metabarcoding est utilisée dans les études du microbiome pour la caractérisation des communautés microbiennes du sol et de l'eau dans diverses conditions écologiques, ou des plantes et des animaux. Elle est basée sur le séquençage massif de fragments d'ADN communs à toutes les espèces mais présentant de la diversité entre elles. Cette façon de caractériser les communautés microbiennes permet de mettre en exergue les différents processus qui s'exercent lors de l'assemblage d'un microbiote et donc de déterminer leur diversité. La synthèse de cette technique est résumée dans la Figure 18.



Source : Fricker *et al.* (2019)

Figure 17 : Principales étapes de la métagénomique

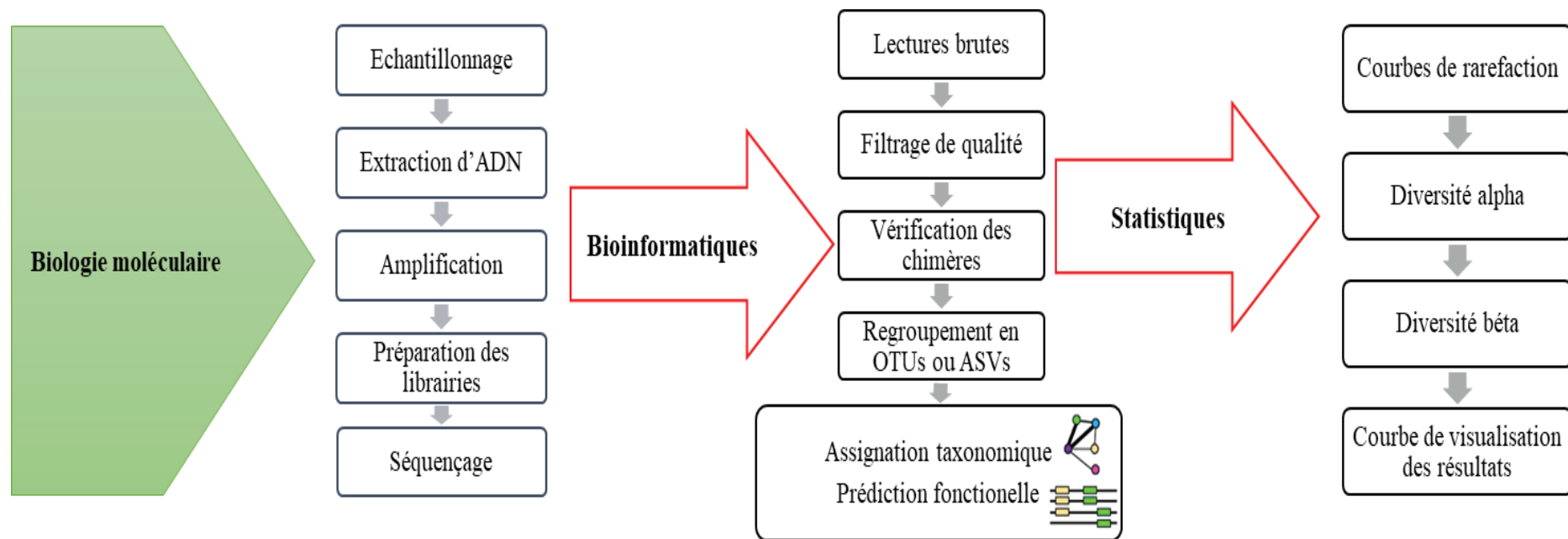


Figure 18 : Les étapes de l'obtention et l'analyse de données de metabarcoding

Les analyses réalisées pour caractériser les microbiomes comprennent l'estimation de la diversité (Encadré 1), soit à l'échelle d'un échantillon/environnement (diversité alpha), soit entre deux échantillons/environnement (diversité beta).

Deuxième partie : Travaux de recherche réalisés durant la thèse

Chapitre I : La méthodologie générale

1. Les sites étudiés

1.1. Choix des sites d'études

Cette présente étude a été réalisée de 2016 à 2019 dans les régions des Hauts-Bassins et des Cascades. Ces deux régions ont été choisies car elles font partie des grandes zones de production de riz du Burkina Faso (voir Figure 7). Dans ces régions, nous avons choisi trois (03) zones d'études : Banzon, Bama et Karfiguela. Afin de comparer les niveaux des différentes maladies en fonction du type de riziculture, nous avons choisi les types de riziculture : irrigué et bas-fond non aménagé (voir chapitre I, paragraphe 2.2.1). Ainsi, les trois zones géographiques comprennent chacune un périmètre irrigué (Banzon, Bama et Karfiguela) et un bas-fond non aménagé (Senzon, Badala et Tengrela), soit un total de six sites (06) (Figure 19). Les sites dans les zones irriguées sont alloués à la riziculture depuis l'aménagement des plaines dans les années 1970 alors que dans les zones de bas-fonds, les sites sont pour la plupart exploités en riziculture assez récemment.

La distance moyenne entre les zones géographiques (Bama, Banzon et Karfiguela) est de 70 km (Figure 19). La distance moyenne entre périmètre irrigué et bas-fond adjacent au sein d'une zone géographique est de 6,5 kms. Nous supposons donc qu'il y a peu de différences climatiques entre les sites irrigués et les bas-fonds associés, au sein de chaque zone du fait de la faible distance.

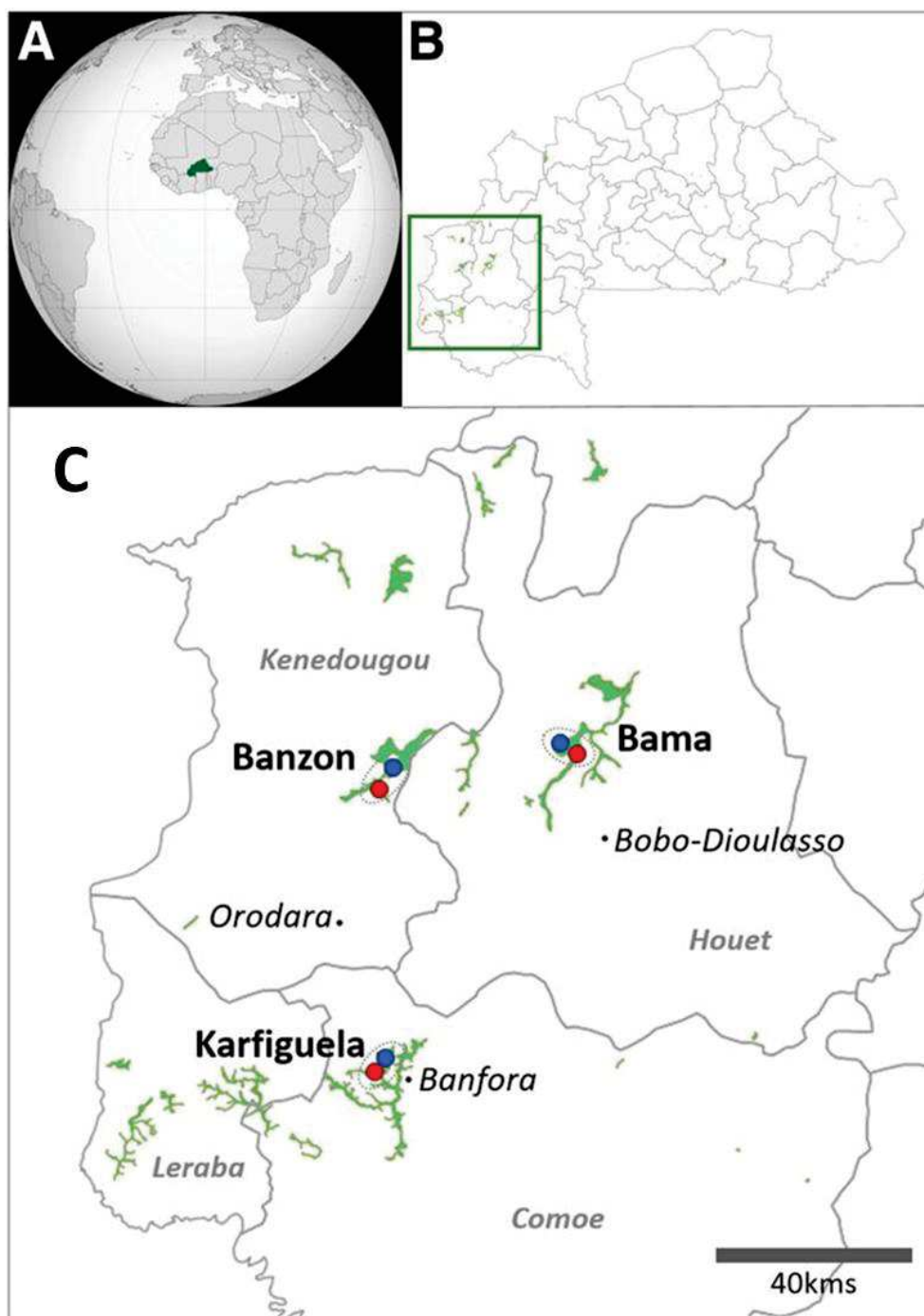


Figure 19 : Localisation des six sites d'étude au Burkina Faso

A = Localisation du Burkina Faso sur la carte d'Afrique ; B = Localisation de la région étudiée au sein du Burkina Faso, les zones cultivées en riz d'après la base de données nationale d'occupation des sols (<https://www.ignfi.fr/fr/portfolio-item/occupation-des-terres-burkina-fao/>) sont représentées en vert; la zone agrandie en C est encadrée en vert ; C = Localisation des six sites d'étude : en rouge les sites de bas-fonds non aménagés, en bleu les sites irrigués. Les villes principales (Bobo-Dioulasso, Banfora and Orodara) et les quatre provinces (Comoe, Houet, Kenedougou and Leraba) sont représentées

1.2. Caractéristiques climatiques des zones d'étude

Au Burkina Faso, le climat est de type soudanien caractérisé par l'alternance de deux saisons contrastées : une saison sèche et une saison des pluies qui dure trois à six mois selon les zones. La saison humide s'étend de juin à septembre et est dominée par des vents humides du secteur Sud-Ouest (mousson) en provenance du Golfe de Guinée. Quant à la saison sèche, elle s'étend en moyenne du mois de novembre à avril et est de plus en plus longue au fur et à mesure que l'on monte vers le Nord (FAO, 2014).

- La région des Cascades

Regroupant les provinces de la Comoé et de la Léraba, la région des Cascades jouit d'une bonne pluviométrie et donc fait partie des zones les mieux arrosées du Burkina Faso. Nous avons un climat de type sud-soudanien avec des moyennes annuelles de température comprises entre 17 et 36 ° C, soit une amplitude thermique de 19 ° C. En raison de sa forte pluviométrie et de la diversité de ses sols, la zone offre des conditions idéales à la formation d'un couvert végétal très diversifié.

- La région des Hauts-Bassins

Située à l'Ouest du Burkina Faso, elle comprend les provinces du Houet, du Kénédougou et du Tuy. Les principaux sols sont des sols ferrugineux tropicaux peu lessivés ou lessivés et des sols hydromorphes et le climat est tropical de type nord-soudanien et sud soudanien. La pluviométrie relativement abondante est comprise entre 800 et 1200 mm.

2. L'approche méthodologique : travail de terrain et de laboratoire

2.1 Choix des parcelles étudiées

Dans chacun des six sites d'étude, nous avons sélectionné aléatoirement une dizaine de parcelles géo-référencées. Les mêmes parcelles sont étudiées annuellement, avec toutefois des modifications en cas d'impossibilité d'accès par exemple, ou bien absence de riz sur la parcelle cette année-là.

Une partie de ces parcelles avait déjà été étudiée en 2015 (Barro, 2016 ; Tollenaere *et al.*, 2017) et l'annexe 1 montre la liste des parcelles étudiées entre 2015 et 2019, et l'annexe 2 précise leur localisation géographique sur des cartes de chacune des trois zones.

2.2. Enquêtes auprès des producteurs de riz

Des enquêtes ont été réalisées auprès de chaque producteur dont la parcelle a été sélectionnée. Ces enquêtes ont été faites à partir d'un questionnaire conçu dans un premier temps en 2016, et reconduit avec des ajouts en 2017 et 2019 (Annexe 4). La collecte des données a été effectuée par un entretien avec les producteurs et les données ont été saisies sur un smartphone avec l'application AfriVey (AfricaSys). Les informations collectées ont été :

- La zone de production ;
- Le nom du producteur ;
- Le contact téléphonique ;
- L'âge du producteur ;
- Le nombre d'années d'expérience en riziculture ;
- Le nombre d'années d'exploitation de la parcelle étudiée ;
- La variété cultivée dans le champ étudié, ainsi que dans les autres parcelles du producteur ;
- L'origine des semences et la justification du choix de cette variété ;
- L'itinéraire de fertilisation appliqué ;
- Les pesticides utilisés ;
- Les antécédents culturels (contre saison et saison précédente) ;
- Les principales contraintes et maladies rencontrées ;
- Les rendements obtenus par parcelle.

Ces entretiens ont aussi permis de demander l'accord aux producteurs pour les prélèvements à réaliser dans leurs champs (voir ci-dessous). L'ensemble des parcelles enquêtées en fonction des sites est donné dans le tableau IV.

Tableau IV : Nombre de parcelles enquêtées par site et par an

Zone	Site	Nombre de parcelles enquêtées selon les années			
		2016	2017	2018	2019
BAMA	Badala	6	5	5	6
	Bama	10	4	7	6
BANZON	Senzon	5	4	6	5
	Banzon	8	7	9	5
KARFIGUELA	Tengrela	5	7	6	6
	Karfiguela	7	3	7	4
Total		41	30	40	32

2.3 Observation des symptômes et diagnostic des principales maladies du riz

Pour cette partie, des prospections annuelles des parcelles étudiées, avec observation des symptômes et prélèvements des feuilles ont été réalisés au stade ‘maximum tallage’ (voir Figure 2), qui permet l’observation des symptômes des maladies majeures (voir partie I, chapitre II).

La parcelle étudiée a été délimitée en formant un carré de 20 m sur 20 m à l’aide de pieux en bois, numérotés de A à D dans la longueur et de 1 à 4 dans la largeur du champ (le point A étant placé sur un bord). Ces lignes (non matérialisées) permettent de former une grille dans les parcelles étudiées. Un prélèvement a été réalisé sur chaque plante située à l’intersection des deux lignes (triangle rouge sur la figure 20), soit 16 échantillons au total pour chaque champ. Le prélèvement de chacun des 16 échantillons a consisté en la collecte de trois (03) feuilles sur une même plante. Pour chacune des parcelles, l’incidence (pourcentage de plantes infectées dans une surface donnée) de chacune des maladies a été estimée visuellement dans les quatre quadrats de la diagonale. Les symptômes observés sur chacune des 16 plantes collectées ont été reportés. Ces données permettent de calculer une autre estimation de l’incidence, qui correspond au nombre de plantes ayant des symptômes divisés par 16. La présence/absence des maladies dans chaque parcelle est ensuite issue à la fois des observations des quatre quadrats et des 16 plantes. Ces données ont été saisies directement sur le terrain, sur smartphone avec l’application AfriVey (AfricaSys).

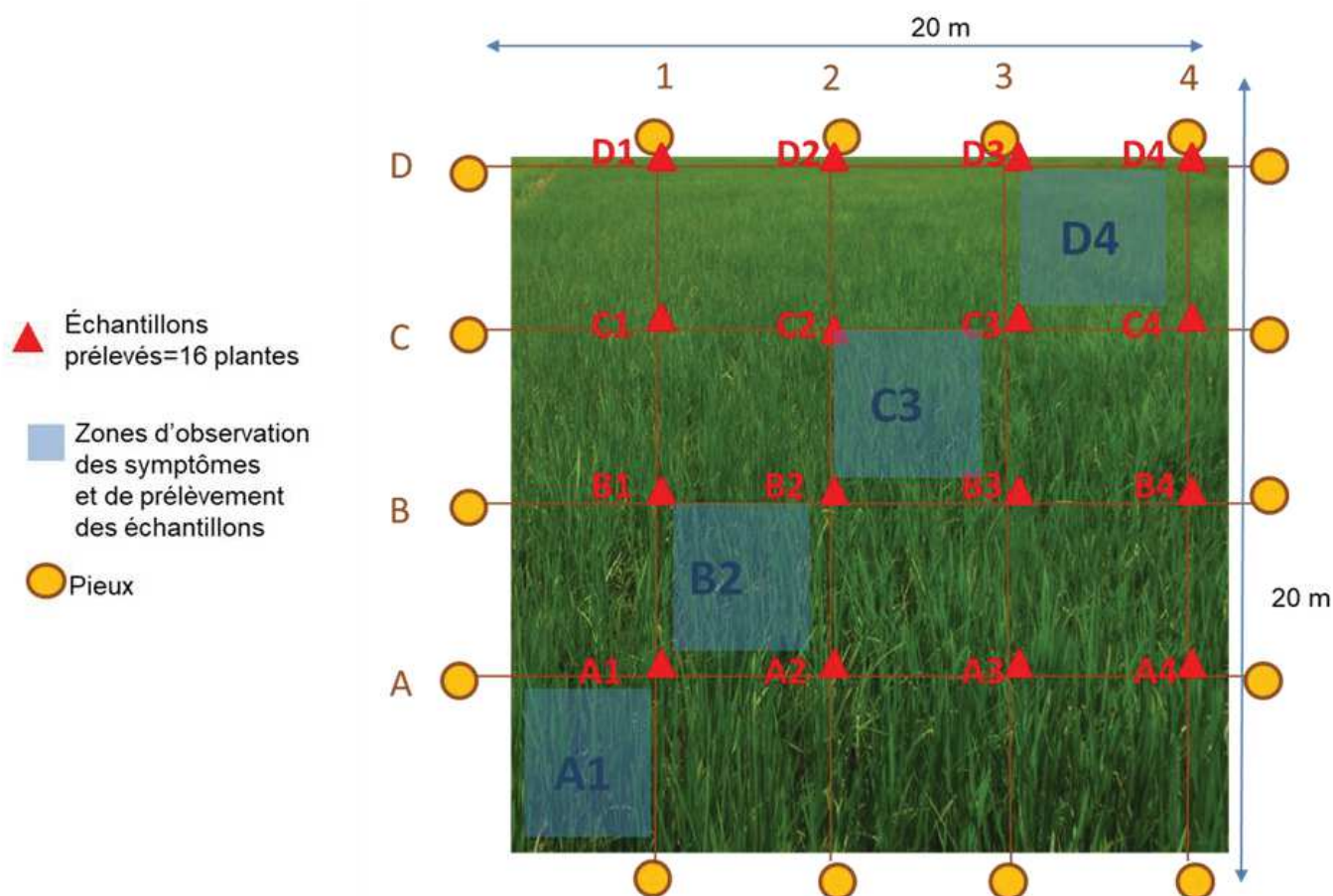


Figure 20 : Dispositif d'échantillonnage et d'observation des symptômes dans chacune des parcelles de riz étudiées.

En outre, des échantillons de feuilles malades (échantillons symptomatiques) ont été collectés dans les parcelles d'étude. Des isollements d'agents pathogènes ont été effectués au laboratoire afin de confirmer la nature de la maladie mais aussi d'enrichir la collection d'agents pathogènes de l'INERA.

Une partie des échantillons collectés est soumise à des outils de diagnostic de maladies majeures du riz.

- Détection sérologique du RYMV par ELISA, effectuée dans le laboratoire de virologie et de biotechnologies végétales de l'INERA Kamboinsé/LMI Patho-Bios à partir de la méthode du test immuno enzymatique ELISA par une variante de l'ACP DIRECT (Traoré *et al.*, 2008), sur toutes les plantes échantillonnées dans des parcelles où des symptômes de panachure jaune du riz (voir planche 2) avaient été observées.
- Isolement et diagnostic moléculaire des *Xanthomonas oryzae* (Xo), dans le laboratoire de phytopathologie de l'INERA Bobo/LMI Patho-Bios. Ils ont été effectués à partir de

feuilles présentant des symptômes de bactériose vasculaire ou de bactériose à stries foliaires translucides (voir planche 1) broyées et déposées sur milieu de culture LPGa. Par ailleurs, nous avons réalisé un test de diagnostic moléculaire directement sur les feuilles symptomatiques collectées sur le terrain. Les feuilles symptomatiques ont été analysées par PCR multiplex, qui combine quatre paires d'amorces spécifiques de l'espèce *Xo* et de chacun des pathovars *Xoo* et *Xoc* (Lang *et al.*, 2010).

- Isolement et diagnostic des champignons phytopathogènes dans le laboratoire de phytopathologie de l'INERA Farakô-ba. Les feuilles présentant les symptômes de la pyriculariose et de l'helminthosporiose (voir planche 1) ont été découpées en de petits fragments de quelques centimètres et déposées sur du papier buvard stérile selon la méthode de Marthur et Kongsdal (2003). Le test de diagnostic des agents fongiques est fait sur la base des caractères morphologiques de chaque agent fongique (observation de conidies, du mycélium et de leur segmentation).

Ces aspects de méthodologie avec la description des sites d'étude, les enquêtes auprès des producteurs, le protocole d'observation des symptômes réalisé au sein des parcelles et le diagnostic, sont aussi disponibles (français et anglais) en accès libre ici : <https://dataverse.ird.fr/file.xhtml?fileId=5319&version=1.0>

2.4 Caractérisation de la diversité génétique du riz

Afin de caractériser la diversité génétique du riz cultivé dans chacun des sites étudiés, nous avons prélevé cinquante (50) échantillons de feuilles séchées collectés dans les champs de riz étudiés en 2018 (liste en Annexe 1), auxquelles nous avons ajouté 27 variétés de référence issues du programme 'Riz et riziculture' de l'INERA Farakô-ba.

Pour les variétés homologuées, nous avons fait germer des grains fournis par l'INERA, fait pousser les plantes et prélevé les feuilles au stade tallage pour les sécher avec du silicagel. Pour les échantillons de rizières, nous avons prélevé une petite portion de feuille de l'une des 16 plantes collectées dans chacune des 50 parcelles étudiées en 2018.

L'ensemble de ces échantillons a été conditionné et envoyé par DHL à la plateforme de l'Institut International de Recherches sur le Riz (IRRI) pour le génotypage (Figure 21).



Figure 21 : Méthode d'échantillonnage et de caractérisation de la diversité génétique du riz cultivé au Burkina Faso

L'approche d'empreinte génétique a utilisé la puce Illumina Infinium rice 6K (C6AIR) (Thomson, 2014), un ensemble de polymorphismes de sites (Single Nucleotide Polymorphisms, SNP) conçu pour caractériser la diversité au sein de l'espèce *Oryza sativa*. Cette puce a déjà été utilisée dans des études sur la diversité du riz, par exemple pour caractériser des échantillons de riz du Bangladesh (Kretzschmar *et al.*, 2018).

2.5. Analyse des sols et caractérisation des communautés bactériennes et fongiques associées aux racines

Cette partie a pour objectif de caractériser le microbiome et d'étudier les facteurs de structuration qui sont susceptibles d'affecter la composition du microbiome par approche de metabarcoding (séquençage du gène 16S et ITS). Ce travail a été réalisé en 2018 dans les six (06) sites d'étude. Dans chacun des sites, nous avons choisi parmi les parcelles étudiées trois (03) parcelles (sauf pour le site de Bama où 4 parcelles ont été échantillonnées) (Tableau V et Annexe 1).

Tableau V : Parcelles de riz étudiées pour l'analyse des communautés microbiennes des racines

Région	Site	Zone géographique	Type de riziculture	Identifiant de la parcelle	Date du prélèvement	Variété
Hauts-Bassins	Badala	Bama	Bas-fonds	BL02	16/10/2018	TS2
		Bama	Bas-fonds	BL04	16/10/2018	TS2
		Bama	Bas-fonds	BL05	16/10/2018	TS2
	Bama	Bama	Irrigué	BM08	29/11/2018	Orylux
		Bama	Irrigué	BM10	29/11/2018	FKR62N
		Bama	Irrigué	BM14	16/10/2018	TS2
		Bama	Irrigué	BM15	29/11/2018	TS2
	Banzon	Banzon	Irrigué	BZ04	03/12/2018	FKR62N
		Banzon	Irrigué	BZ09	03/12/2018	TS2
		Banzon	Irrigué	BZ10	03/12/2018	FKR62N
	Senzon	Banzon	Bas-fonds	SZ01	29/10/2018	TS2
		Banzon	Bas-fonds	SZ04	29/10/2018	TS2
		Banzon	Bas-fonds	SZ06	29/10/2018	TS2
Cascades	Karfiguela	Karfiguela	Irrigué	KA01	27/11/2018	TS2
		Karfiguela	Irrigué	KA09	27/11/2018	TS2
		Karfiguela	Irrigué	KA11	24/10/2018	ET
	Tengrela	Karfiguela	Bas-fonds	TG04	24/10/2018	Bin bana
		Karfiguela	Bas-fonds	TG05	24/10/2018	Bedankaki
		Karfiguela	Bas-fonds	TG06	24/10/2018	Bedankaki

Chacune de ces parcelles a été visitée à nouveau après l'observation des symptômes décrite précédemment, le stade du riz était alors le stade de maturation. Trois (03) plantes par parcelle ont été échantillonnées selon la diagonale de la parcelle, ce qui donne des distances de 5 mètres environ entre les plantes échantillonnées au sein d'une parcelle (Figure 22 a). Sur ces trois (03) plantes, nous avons observé les symptômes foliaires éventuels. Pour chaque plante échantillonnée, nous avons prélevé une partie des racines à l'aide d'une paire de ciseau. Puis, nous avons agité afin de débarrasser de racines prélevées, du peu de sol adhérent. Ensuite, les racines ont été mises dans un tube de 50 ml contenant une solution saline tamponnée au phosphate (PBS) de 40 ml pour un rinçage rapide de 15 s puis dans un autre tube contenant 45 ml de PBS. Les tubes sont placés dans une glacière contenant de la glace avant d'être ramenés au laboratoire où ils ont été conservés au réfrigérateur. Ensuite, 24h après prélèvement, nous avons séparé les différents compartiments, c'est-à-dire, les racines et la rhizosphère. Pour cela, les tubes ont été agités au vortex vigoureusement afin de nettoyer toute la terre de la surface des racines pendant une minute. Avec une pince stérile, les racines ont été ensuite retirées de la

solution PBS contenant le sol nettoyé des racines. Cette solution a constitué le compartiment de la rhizosphère et l'extraction de l'ADN du sol a été faite le jour même après la séparation des compartiments racines et rhizosphère. Les racines ont été stérilisées en surface avec de l'alcool à 70% et eau de javel à 1% pendant 30 s puis rincées trois (03) fois dans de l'eau distillée stérile puis placées au réfrigérateur à 4 ° C jusqu'à leur extraction d'ADN, après avoir été séparées de la rhizosphère. L'extraction d'ADN a concerné 0,25 g d'échantillon de sol par échantillon de la rhizosphère et 0,25 g de racines broyées dans l'azote liquide. Le kit d'extraction PowerSoil (Qiagen) a été utilisé selon les recommandations du fabricant. La qualité de l'ADN a été vérifiée par électrophorèse sur gel et quantifiée à l'aide du spectrophotomètre NanoDrop ND-1000. L'amplification des ADN et le séquençage ont été réalisés par la plateforme Macrogen MiSeq, Illumina (Séoul, Corée du Sud). Le séquençage du gène 16S ARNr a permis de caractériser la diversité des bactéries et archées Procaryotes (341f : CCTACGGGNGGCWGCAG et 785r : GACTACHVGGGTATCTAATCC) et le séquençage de l'Internal Transcribed Spacer (ITS) a permis de caractériser la diversité fongique (ITS1f : CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA et ITS2: GCTGCGTTCTTCATCGATGC).

En outre, dans chaque parcelle, un échantillon de sol a été collecté, constitué de trois points de prélèvement, chacun situé à proximité de chaque plante, en utilisant une tarière à 10 cm de profondeur (Figure 22 b). Le sol prélevé est mis à sécher à l'ombre dès le retour du terrain avant d'être analysé pour ses propriétés physicochimiques (granulométrie, pH, MO, N, P, K) par l'INERA/programme GRN à Farako-Bâ selon le protocole disponible en accès libre ici : <https://dataverse.ird.fr/file.xhtml?fileId=5319&version=1.0>.

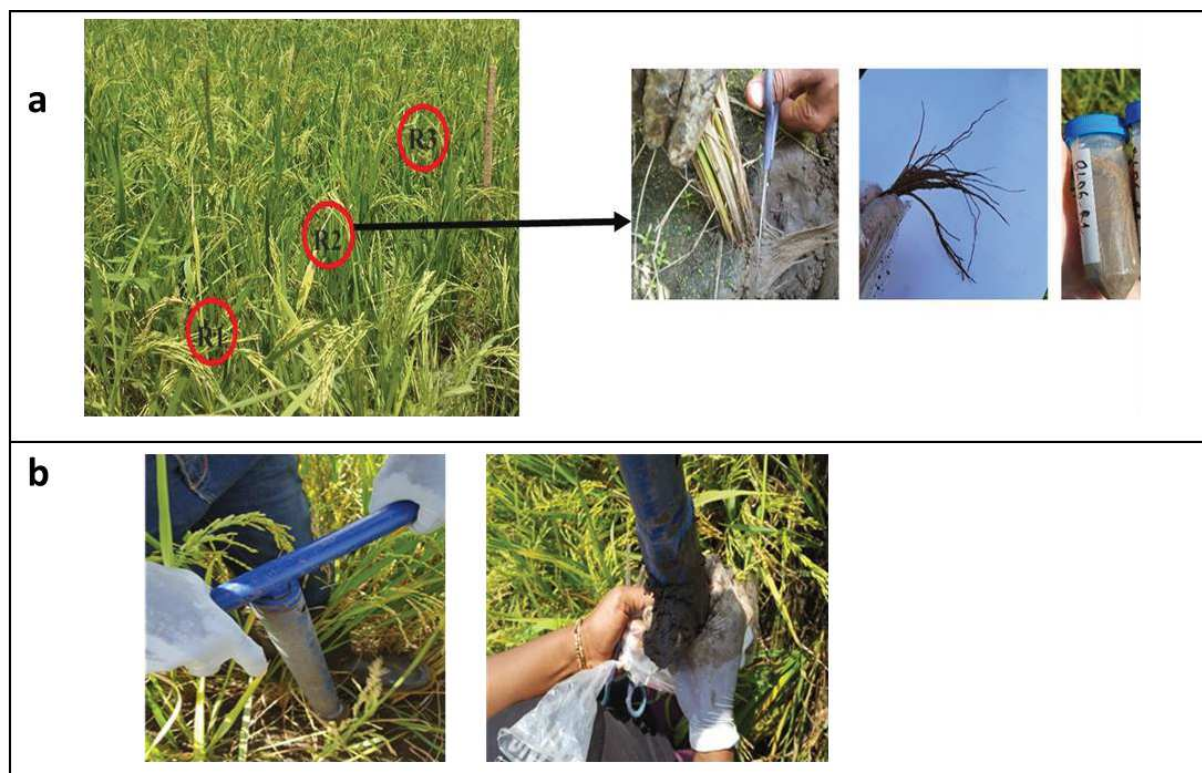


Figure 22 : Méthode d'échantillonnage de racines de riz et de sol de rizière

a : sélection des plantes échantillonnées et prélèvement de racines ; **b** : prélèvement de sol

3 Analyse des données

Certaines manipulations de tableaux de données de terrain ont été faites à l'aide du logiciel Excel version 2016. La plupart des autres analyses ont été faites avec le logiciel R version 3.4.3 (<https://www.r-project.org/>; R Core Team, 2018), en utilisant le package ggplot2 (Wickham, 2016) pour les figures. Les détails sont fournis ci-dessous pour chacune des trois études.

3.1 Analyse des données sur la caractérisation des pratiques agricoles dans chaque site et le suivi épidémiologique des maladies majeures du riz

Les données sur les pratiques de culture du riz obtenues à partir des entretiens avec les agriculteurs (Annexe 4), ont été visualisées par analyse des correspondances multiples (ACM) à l'aide des packages FactoMineR et factoextra.

Les données sur les symptômes ont été analysées à différentes échelles, à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes (Generalized Linear Mixed Models, GLMM) utilisant le package lme4 dans R.

Tout d'abord à l'échelle de la plante, la présence/absence de différents types de symptômes a été modélisée par régression binomiale. Les effets fixes étaient le système de riziculture, la zone géographique et leur interaction, tandis que les effets aléatoires étaient l'année et le champ à l'intérieur du site. Les variables de réponse étaient (1) la présence/absence de tout symptôme spécifique correspondant à une maladie du riz décrite (à savoir la panachure jaune, la BLB, la BLS, la pyriculariose du riz, l'helminthosporiose, la rhynchosporiose et la cercosporiose) et (2) la présence/absence de symptômes de l'une des quatre maladies du riz: la panachure jaune, la bactériose à stries foliaire, la pyriculariose du riz et l'helminthosporiose.

Ensuite, à l'échelle du champ, quatre modèles ont été réalisés, un pour chaque maladie, avec la présence/absence de la maladie dans chaque champ et chaque année, modélisé par régression binomiale sur l'ensemble des données 2016-2019 (179 observations). Le système de riziculture, la zone géographique et leur interaction ont été inclus comme effet fixe, tandis que l'année était en effet aléatoire.

Les niveaux de cooccurrence (c'est-à-dire la présence simultanée de deux maladies différentes dans le même site) ont été estimés pour chaque paire de maladies (6 au total) dans chaque site et chaque année. De même, les niveaux de co-infection (c'est-à-dire la présence simultanée de deux types de symptômes dans la même plante) ont été estimés sur les quatre maladies (panachure jaune, BLS, pyriculariose du riz et helminthosporiose) dans chaque site et chaque année.

3.2 Analyse des données pour la caractérisation de la diversité génétique du riz au Burkina Faso

Afin de placer la diversité du riz du Burkina Faso dans le contexte de la diversité mondiale du riz *O. sativa*, nous avons téléchargé les ensembles de données SNP 29mio à partir des données du génome 3K disponibles sur <https://snp-seek.irri.org/>. Les fichiers binaires PLINK obtenus ont été convertis en VCF à l'aide du logiciel PLINK v1.9 (Chang *et al.*, 2015). Les positions des SNPs correspondant au C6AIR ont ensuite été extraites du fichier VCF à l'aide de bcftools v1.9 (Danecek *et al.*, 2021), puis importées dans le logiciel R, ainsi que le tableau de génotypage des accessions du Burkina Faso. Les jeux de données issus du génotypage de la puce et des données du génome 3K ont été fusionnés avant d'appliquer les filtres génomiques. Afin de conserver les SNPs de meilleure qualité, nous avons appliqué les filtres suivants SNPwise: moins de 15% de données manquantes en considérant uniquement les accessions du Burkina

Faso, moins de 10% de données manquantes en considérant l'ensemble des données et un filtre supplémentaire sur l'hétérozygotie qui élimine les positions avec plus de 45% d'hétérozygotie.

Une analyse en composantes principales (ACP) a ensuite été réalisée sur le jeu de données obtenu en utilisant le package LEA3.1 (Gain et François 2021). Une analyse discriminante en composantes principales (DAPC) a été réalisée, en utilisant les groupes de diversité 3K comme référence pour assigner les accessions du Burkina Faso à ces groupes. Nous avons ensuite restreint notre analyse aux accessions de cette étude (échantillons du Burkina Faso). Les distances génétiques entre les accessions ont été calculées à l'aide de la fonction `dist.gene` et l'arbre de voisinage résultant a été calculé à l'aide du package R `ape` v5.5 (Paradis et Schliep, 2019). La représentation graphique a été réalisée à l'aide de l'option "fan" du package R `ggtree` v3.1.2 (Yu, 2020). Une ACP a ensuite été calculée en considérant uniquement les échantillons de terrain avec la fonction `dudi.pca` du package R `ade4` v1.7-17 (Dray et Dufour 2007). Enfin, les statistiques descriptives de base de la génétique des populations (diversité génétique et F_{st} par paire des populations) en considérant différents niveaux de hiérarchie ont été calculées à l'aide du package `hierfstat`.

3.3 Analyse des données pour la caractérisation du microbiome racinaire du riz

Les séquences brutes ont d'abord été démultiplexées en comparant les lectures d'index avec une clé, et les séquences appariées ont été rognées à des longueurs uniformes. Les amorces et les adaptateurs ont été triés et supprimés à l'aide d'un script personnalisé avec `cutadapt` (Martin *et al.*, 2011). Ensuite, les séquences en paires ont été fusionnées et les chimères ont été supprimées. Les contaminants ont été identifiés et éliminés à l'aide de contrôles négatifs et du package `decontam`. Des courbes de raréfaction ont été tracées pour chaque échantillon, à l'aide de la fonction `rarecurve` du package R `vegan`, et le plateau de raréfaction a été atteint pour tous les échantillons. Pour tenir compte des différences de profondeur de séquençage, les échantillons ont été raréfiés à 4236 et 7828 pour 16S et ITS, respectivement. Les affectations taxonomiques ont été déterminées par rapport aux bases de données taxonomiques UNITE 2020 (Nilsson *et al.*, 2018) et SILVA SSU r138 (Quast *et al.*, 2013) pour l'ITS et le 16S, respectivement, à l'aide de la fonction `idtaxa` du package R `decipher`. Les séquences de mitochondries et de chloroplastes ont ensuite été retirées. Les variants de séquences (ASVs) non vus plus d'une fois dans au moins 2 % des échantillons ont été supprimés.

Ensuite, des permanova ont été réalisées sur les propriétés physiques du sol (texture, c'est-à-dire la quantité relative de sable, de limon et d'argile) d'une part, et sur les propriétés chimiques

du sol (7 variables : pH, carbone total, azote total, phosphore total, potassium total, SBE, CEC) d'autre part. Pour les deux modèles, nous avons inclus comme facteurs explicatifs la zone géographique et le type de riziculture, ainsi que leur interaction, en utilisant la fonction `adonis2` du package `vegan` (Oksanen *et al.*, 2017). Les tests posthoc ont été effectués en utilisant la fonction `pairwiseAdonis`. De plus, nous avons effectué des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis sur chaque variable de sol indépendamment, en testant un effet de la zone géographique ou du système de riziculture, en utilisant la fonction `kruskal_test` de la bibliothèque `rstatix`. Des tests de Dunn (fonction `dunn_test`) ont ensuite été réalisés en cas de mise en évidence d'un effet significatif pour mettre en évidence des groupes statistiquement différents.

Pour les analyses statistiques des communautés microbiennes, nous avons cherché à tester un effet du compartiment racinaire, de la zone géographique et du système de culture du riz sur la β -diversité microbienne. Dans ce but, une matrice de dissimilarité de Bray-Curtis a été construite. Et nous avons réalisé une mise à l'échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS, fonction `metaMDS`), associée à une analyse de variance multivariée permutacionnelle (fonction `adonis` du package `vegan`, 999 permutations). Afin de comparer les sites entre eux, nous avons effectué des tests posthoc en utilisant la fonction `pairwise adonis` du même package `vegan`. Enfin, afin de tester les corrélations entre la structuration des communautés microbiennes et les paramètres physico-chimiques du sol, la fonction `envfit` a été utilisée sur sept variables, à savoir : pH, carbone organique total, phosphore total, azote total, potassium total, CEC et SBE.

Puis les indices de diversité alpha (richesse observée et indice de diversité de Shannon, voir encadré 1) ont été calculés à l'aide de la fonction `estimate_richness` du package `phyloseq` (McMurdie et Holmes 2013). Nous avons testé un effet du système de culture du riz sur les indices de diversité alpha obtenus (indice de diversité de Shannon et richesse observée). Pour cela, nous avons effectué des tests statistiques non paramétriques (fonction `kruskal_test` de la bibliothèque `rstatix`) indépendamment pour chaque règne (procaryotes 16S et champignons ITS) et chaque compartiment (rhizosphère et racines associées). En outre, pour les données 16S uniquement (en raison de la taille insuffisante de l'échantillon pour l'ITS), nous avons également testé l'effet du site spécifique, en utilisant le test de Kruskal-Wallis, puis nous avons effectué des tests posthoc en utilisant la fonction `dunn_test`.

Les membres du microbiome central ('core') ont été identifiés pour les communautés 16S et ITS (y compris les compartiments rhizosphère et racines) dans chaque système de culture du riz en utilisant le seuil de prévalence de 60 %.

Ensuite, pour le jeu de données 16S uniquement, nous avons déduit des réseaux de co-occurrence à l'aide du pipeline SpiecEasi (Kurtz *et al.*, 2015), indépendamment pour chaque système de riziculture : bas-fonds et périmètres irrigués. Les réseaux ont été calculés pour les ASV présents dans plus de 15% des échantillons en utilisant la méthode 'mb' et en fixant le ratio $\lambda_{\min}$ à $1e-3$ et λ à 50. Nous avons identifié les taxa hub, ceux qui appartiennent aux ASV les plus connectés, c'est-à-dire sur la base de leurs paramètres de nœuds (méthode développée par Berry et Wider, 2014) : une faible centralité d'intermédiarité (quantile inférieur, $< 0,9$), et une forte centralité de proximité (quantile supérieur, $> 0,75$), de transitivité (quantile supérieur, $> 0,25$) et de degré (quantile supérieur, $> 0,75$). Les paramètres des nœuds et du réseau ont été déterminés à l'aide des packages R *igraph* et *qgraph* et la visualisation du réseau a été effectuée avec le package *ggnet* (Tyner *et al.*, 2017). Les réseaux complets ont été décrits plus en détail en calculant le nombre de nœuds, de taxons centraux et de hubs, le degré moyen du réseau, les centralités moyennes de proximité et d'interdépendance, le nombre total d'arêtes et le rapport entre arêtes positives et négatives.

En outre, nous avons identifié les taxons indicateurs pour le microbiome 16S et ITS. Cette analyse a été réalisée pour chaque système de culture du riz (bas-fonds et zones irriguées) en utilisant le package *indicspecies*, fonction *multipatt* (De Cáceres *et al.*, 2010). En rappel, les espèces sont qualifiées d'espèce indicatrice si leur présence, l'absence ou l'abondance reflète une condition environnementale spécifique, c'est-à-dire si elle se trouve surtout dans un habitat et est présente à la plupart des sites correspondant à cet habitat (Legendre, 2014).

Enfin, nous avons passé au crible le tableau d'assignation de tous les ASV 16S et ITS afin de rechercher les noms de genre ou d'espèce d'un certain nombre d'espèces pathogènes répertoriées a priori. L'affiliation taxonomique de taxons spécifiques (notamment les ASVs identifiés comme core, hub ou taxon indicateur) a été affinée à l'aide d'analyses BLASTN (basic local alignment search tool).

Chapitre II : Le suivi spatio-temporel des principales maladies dans des systèmes de riziculture contrastés et évaluation des niveaux de co-occurrence dans l'ouest du Burkina Faso

1. L'introduction

Les agents pathogènes et les parasites sont à l'origine de pertes de rendement très importantes chez les plantes cultivées et le riz en Afrique subsaharienne est particulièrement touché (Savary *et al.*, 2019). La compréhension de la dynamique spatiotemporelle des maladies des cultures et l'identification des facteurs de risque sont d'une importance capitale pour guider le déploiement des méthodes de contrôle (Carvajal-Yepes *et al.* 2019). De telles études, visant à décrire la dynamique spatiotemporelle de maladie des plantes cultivées, se focalisent généralement sur une seule maladie, causée par un agent pathogène en particulier. Cependant, des études ciblant simultanément plusieurs maladies peuvent être entreprises, générant des informations sur chacune des maladies de manière efficace et rentable, et pouvant permettre en outre de générer des informations pertinentes sur la co-occurrence (c'est-à-dire la présence simultanée de deux agents pathogènes localement) de plusieurs maladies dans un site donné. La co-occurrence est une condition préalable à la co-infection, c'est-à-dire l'infection simultanée d'une même plante par plusieurs agents pathogènes, une situation dans laquelle les agents pathogènes co-infectants peuvent interagir de manière positive (synergisme) ou négative (antagonisme) (Abdullah *et al.*, 2017). Les interactions entre agents pathogènes au sein d'une plante peuvent avoir des conséquences importantes sur la multiplication des agents pathogènes et l'expression des symptômes (Barrett *et al.*, 2009 ; Syller 2012), et en outre, un impact sur l'évolution des populations et l'épidémiologie (Tollenaere *et al.*, 2016). Chez le riz, nous avons ainsi préalablement mis en évidence une interaction entre le virus de la panachure jaune (RYMV) et les bactéries *Xanthomonas oryzae* (Tollenaere *et al.*, 2017). Des données sur la co-occurrence de ces deux maladies avaient été obtenues en 2015 dans trois sites montrant que les deux maladies co-existent fréquemment dans l'un des trois sites étudiés.

La présente étude s'inscrit dans la continuité, avec la poursuite du suivi 'multi-pathogènes' des principales maladies du riz dans l'Ouest du Burkina Faso. Entre 2016 et 2019, nous avons visité annuellement des parcelles de riz dans trois zones géographiques de l'ouest du Burkina Faso. Nous avons observé les symptômes des maladies majeures de manière à décrire la fréquence des champs infectés, ainsi que l'incidence moyenne, et les niveaux de co-occurrence pour

quatre principales maladies du riz : la panachure jaune, la bactériose à stries foliaires, la pyriculariose et l'helminthosporiose. Ces maladies causent des dégâts majeurs dans les rizières et ont des symptômes caractéristiques, rendant leur reconnaissance au champ non ambiguë pour les chercheurs.

Dans chacune de ces trois zones géographiques, deux sites correspondant à des agrosystèmes contrastés ont été choisis. Ainsi, chaque zone comprend un périmètre irrigué et un bas-fond non aménagé adjacent. Afin de bien caractériser les différences entre ces systèmes rizicoles en termes de pratiques agricoles, nous avons réalisé des entretiens avec les agriculteurs pour la majorité (81%) des champs étudiés. Les questions posées ont permis d'obtenir des informations sur le producteur lui-même, identifier les variétés de riz cultivées et de caractériser les pratiques culturales (fertilisation, rotation notamment) locales.

Notre objectif principal était de comparer les niveaux des différentes maladies du riz entre ces deux systèmes rizicoles : périmètres irrigués et bas-fonds non aménagés. L'hypothèse testée est que les pratiques culturales sont plus intensives dans les zones irriguées que dans les bas-fonds, et que cette intensification conduit à une fréquence plus élevée de symptômes en riziculture irriguée.

2. L'article 1: Spatiotemporal Survey of Multiple Rice Diseases in Irrigated Areas Compared to Rainfed Lowlands in Western Burkina Faso

Publié dans le journal *Plant Disease*: <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-21-0579-RE>

Résumé : De multiples contraintes affectent les rendements rizicoles en Afrique de l'Ouest. Parmi ces contraintes sont les agents pathogènes viraux, bactériens et fongiques. Nous avons caractérisé au niveau spatio-temporel l'occurrence et l'incidence de multiples maladies du riz, dans des champs d'agriculteurs correspondant à des systèmes de riziculture contrastés dans l'ouest du Burkina Faso. Pour ce faire, nous avons sélectionné un ensemble de trois paires de sites, chacune comprenant une zone irriguée et un bas-fond situé à proximité, et nous les avons étudiés pendant quatre années consécutives. Nous avons d'abord réalisé des entretiens avec les riziculteurs afin de caractériser les pratiques culturales sur les différents sites. Cette étude a révélé que le repiquage du riz et la possibilité de cultiver du riz deux fois par an sont limités aux zones irriguées, tandis que d'autres pratiques, telles que l'utilisation de variétés de riz

homologuées, la fertilisation et les pesticides, ne sont pas spécifiques mais diffèrent en fréquence entre les deux systèmes de riziculture. Ensuite, nous avons réalisé des observations de symptômes sur ces sites sur les quatre maladies suivantes: la panachure jaune du riz, la bactériose à stries foliaires translucides (BLS), la pyriculariose et l'helminthosporiose. Les taux d'infection se sont avérés plus élevés dans les zones irriguées que dans les bas-fonds aussi bien lors de l'analyse de tous les symptômes observés (quatre maladies confondues), ainsi qu'en considérant spécifiquement chacune des deux maladies: BLS et pyriculariose. L'helminthosporiose était particulièrement répandue dans les six sites d'étude, tandis que la panachure jaune était particulièrement structurée géographiquement. Les différentes maladies étaient fréquemment retrouvées ensemble dans le même champ (co-occurrence) ou même sur la même plante (co-infection), en particulier dans les zones irriguées.

Mots clés : *Bipolaris spp*, Burkina Faso, Épidémiologie, *Magnaporthe grisea*, Rice, RYMV, *Xanthomonas oryzae*.

Spatiotemporal Survey of Multiple Rice Diseases in Irrigated Areas Compared to Rainfed Lowlands in the Western Burkina Faso

Mariam Barro,^{1,2,3} Abalo Itolou Kassankogno,² Issa Wonni,² Drissa Sérémé,² Irénée Somda,³ Hilaire Kouka Kaboré,^{1,4} Gilles Béna,¹ Christophe Brugidou,¹ Didier Tharreau,^{1,4} and Charlotte Tollenaere^{1,2,†}

¹ PHIM Plant Health Institute, Université de Montpellier, IRD, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France

² INERA, Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles du Burkina Faso, Laboratoire de Phytopathologie, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

³ Université Nazi Boni, Institut du Développement Rural, Laboratoire des Systèmes Naturels, Agrosystèmes et Ingénierie de l'Environnement (SyNAIE), Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

⁴ CIRAD, UMR PHIM, 34390 Montpellier, France

Abstract

Multiple constraints affect rice yields in West Africa. Among these constraints are viral, bacterial, and fungal pathogens. We aimed to describe the spatiotemporal patterns of occurrence and incidence of multiple rice diseases in farmers' fields in contrasting rice growing systems in the western Burkina Faso. For this purpose, we selected a set of three pairs of sites, each comprising an irrigated area and a neighboring rainfed lowland, and studied them over four consecutive years. We first performed interviews with the rice farmers to better characterize the management practices at the different sites. This study revealed that the transplanting of rice and the possibility of growing rice twice a year are restricted to irrigated areas, while other practices, such as the use of registered rice cultivars, fertilization, and pesticides, are not specific but differ between the two rice growing systems. Then, we performed symptom observations

at these study sites to monitor the following four diseases: yellow mottle disease, Bacterial Leaf Streak (BLS), rice leaf blast, and brown spot. The infection rates were found to be higher in irrigated areas than in rainfed lowlands, both when analyzing all observed symptoms together (any of the four diseases) and when specifically considering each of the two diseases: BLS and rice leaf blast. Brown spot was particularly prevalent in all six study sites, while yellow mottle disease was particularly structured geographically. Various diseases were frequently found together in the same field (co-occurrence) or even on the same plant (coinfection), especially in irrigated areas.

Keywords: *Bipolaris* spp, Burkina Faso, Epidemiology, *Magnaporthe oryzae*, Rice, RYMV, *Xanthomonas oryzae*

Yield losses that occur because of pathogens and insect pests in major crops are estimated at 17 to 30% worldwide, with the highest losses evidenced in food-deficit regions with fast-growing populations (Savary et al. 2019). Such drastic yield losses emphasize the need to develop efficient control strategies to achieve food security. Understanding the spatiotemporal dynamics of crop diseases and identifying the risk factors are of primary importance for guiding the deployment of control strategies (Carvajal-Yepes et al. 2019), as illustrated by the management of potato mildew, cereal rust, apple scab, and cassava mosaic (Jones 1998). The availability of recent field data is critical for this purpose and will likely become the major issue as a large range of analytical tools becomes available (Savary et al. 2011a).

Spatiotemporal field surveys allow the accumulation of data for this purpose and may either focus on a particular disease or target multiple diseases at once. The latter case appears to be more challenging, as it requires specific protocols and field workers with extended skills, potentially explaining why this type of survey remains rare in the literature (but see Savary et al. 2011b, 2016). However, spatiotemporal surveys of multiple crop diseases can generate a wealth of information in a cost-effective way and generate pertinent information on the co-occurrence (i.e., simultaneous presence in the same site) of multiple diseases over a geographic area. Indeed, co-occurrence is a prerequisite for coinfection, i.e., the

simultaneous infection of the same plant by various pathogens. Coinfecting pathogens frequently interact within plants in positive (synergism) or negative (antagonism) ways (Abdullah et al. 2017), with striking consequences on pathogen multiplication and symptom expression (Barrett et al. 2009; Syller 2012), and further impact on evolutionary and epidemiological outcomes (Tollenaere et al. 2016). In this study, we described the spatial occurrence and incidence of four major rice diseases in six study sites in the western Burkina Faso.

Rice is a major staple crop in West Africa. It accounts for 25% of the overall cereal consumption, second only to maize (Mendez del Villar and Bauer 2013). Over recent decades, West Africa specifically has experienced a large surge in rice consumption (8% increase each year from 2009 to 2019; Soullier et al. 2020) as a consequence of demographic growth and habit changes caused by urbanization (preference for fast-prepared foods such as rice). To face such a growing demand and, particularly, following the 2008 price crisis, West African states are developing ambitious projects to increase local rice production and decrease their dependency on the worldwide rice market (Demont 2013; Soullier et al. 2020). For example, in Burkina Faso, rice-growing areas increased more than threefold between 2006 and 2016 (FAO), and the average annual growth of production was 6% between 2009 and 2019 (Soullier et al. 2020). Such a production increase is, however, lower than the average annual national consumption growth (12%) so that the dependence of the country on importations is maintained, and the importance of sustained efforts to increase local rice production is highlighted.

Rice cultivation in West Africa is performed within four major production systems: rainfed upland, rainfed lowland, irrigated, and mangrove swamps (AfricaRice 2011; Katic et al. 2013). Among these four rice production systems, irrigated rice and rainfed upland rice are particularly important in Burkina Faso. First, irrigated rice, introduced in the 1960s with labor-intensive and costly infrastructures, remains restricted to particular sites (<30% of harvest areas; CountrySTAT

†Corresponding author: Charlotte Tollenaere; charlotte.tollenaere@ird.fr

*The e-Xtra logo stands for “electronic extra” and indicates there are three supplementary figures published online.

The author(s) declare no conflict of interest.

Accepted for publication 14 June 2021.

2021). However, irrigated rice constitutes more than half of the total paddy rice produced as a consequence of the relatively high productivity of this system, up to 4 to 7 t/ha per year (MAHRH 2011). On the other hand, rainfed lowland rice is grown in valleys in regions where rainfall is sufficient and represents the largest rice growing surface in the country (67% between 1984 and 2009; MAHRH 2011). Rainfed rice systems are characterized by a lack of water control, and their yields remain low; for example, a yield of only 2 t/ha per year was estimated at the Dano site (Serpantié et al. 2019), and rice grown under this system is mostly dedicated to self-consumption.

A study consulting rice farmers in the Malanville area in Benin (Nonvide et al. 2018) showed significant differences in the socioeconomic and demographic characteristics between rice farmers from irrigated areas versus those from rainfed lowlands, with differences in rice cultivation practices. Notably, irrigated areas presented higher fertilizer application rates and the more frequent use of improved high-quality seeds compared with those in rainfed farming systems (Nonvide et al. 2018). Irrigated areas and rainfed lowlands in West Africa thus represent two rice production systems that are characterized by their contrasting water availability/control but also differ in many other aspects that cannot be distinguished.

Various constraints hamper the development of rice production in West Africa (Balasubramanian et al. 2007). Diseases are one of these constraints and were considered the major cause of crop losses observed in fields in a farmer survey in the Cascades region in Burkina Faso (Kam et al. 2013). The major rice diseases in Africa include yellow mottle disease, Bacterial Leaf Blight (BLB), Bacterial Leaf Streak (BLS), rice blast, and brown spot (Séré et al. 2013).

Rice yellow mottle disease, caused by the rice yellow mottle virus (RYMV), is endemic in Africa and is estimated to cause approximately 4.3% of rice production losses in Sub-Saharan Africa (Savary et al. 2019). This disease occurs in different rice systems, but epidemics are less frequent in rainfed rice than in irrigated rice (Traore et al. 2009). Agricultural intensification is considered to favor RYMV epidemics as a consequence of the generalization of susceptible cultivars and the transplanting step, which favors mechanical transmission (Traore et al. 2009).

The bacteria *Xanthomonas oryzae* presents two pathovars (pv.): pv. *oryzae*, causing BLB, and pv. *oryzicola*, causing BLS; these two diseases constrain rice production in much of Asia and parts of Africa (Nino-Liu et al. 2006). In particular, BLS is considered as an emerging disease in West Africa (Wonni et al. 2011). The disease is seedborne and seed-transmitted; its development is favored by rain, high humidity (>80%), and high temperatures (28–30°C) (Cartwright et al. 2018).

Rice blast disease, caused by *Magnaporthe oryzae*—syn. *Piricularia oryzae*—can be particularly destructive, causing an estimated 4.2% of rice production losses in Sub-Saharan Africa (Savary et al. 2019). Major factors known to affect this type of epidemic development are rice cultivar, climatic factors (temperature, humidity, and the presence of dew; Ou 1985), water management, and nitrogen fertilization (Long et al. 2000). Losses caused by blast are greatest in upland rice and in intensive, high-input rice cultivation regions (Cartwright et al. 2018).

Brown spot, caused by *Bipolaris oryzae*, is estimated to cause 3.8% of rice production losses worldwide (Savary et al. 2019), second only to rice blast in terms of its economic importance (Cartwright et al. 2018). This disease was classically known to be associated with scarce water resources (as it is prevalent in rainfed lowlands and uplands, and higher incidence of the disease is observed in lower rainfall years) combined with nutritional imbalances, particularly the lack of nitrogen. Consequently, the disease is often associated with resource-poor farmers' fields (Barnwal et al. 2013; Mew and Gonzales 2002; Pannu et al. 2005). However, its recent reemergence on a large array of conditions (Barnwal et al. 2013) challenges this statement and may be linked to climate change (Bregaglio et al. 2013; Savary et al. 2011a).

Rice and its diseases constitute an ideal model in crop epidemiology (Savary et al. 2011b), because of the central role of rice in global food security (Zeigler and Barclay 2008), the importance of

rice diseases as yield-reducing factors (Savary et al. 2019), the existence of large-scale field survey data, and the specificity of various rice disease symptoms enabling symptom-based epidemiological approaches. In Africa, research on rice diseases is active in terms of pathogen collection and characterization and the evaluation of control methods. However, studies describing the epidemiological patterns of rice diseases in farmers' fields remain rare, especially studies simultaneously considering multiple diseases, with very few exceptions including the descriptions of rice diseases in mangrove swamp rice in Sierra Leone (Fomba 1984), and a study on the fungal seed-borne diseases of rice conducted in Burkina Faso (Ouedraogo et al. 2016).

This work presents an observational study of rice disease symptoms in smallholder rice fields in western Burkina Faso. We first described the six study sites in terms of agricultural practices (sociological information, rice cultivars, fertilization practices, and off-season crops) to improve the characterization of the practices used in each rice production system: irrigated areas and rainfed lowlands. Then, we documented the spatiotemporal dynamics of four major rice diseases: yellow mottle, bacterial leaf streak, leaf blast, and brown spot. More specifically, our aim was to compare disease levels between two contrasting rice production systems (irrigated areas compared with rainfed lowlands) and to estimate the levels of disease co-occurrence and coinfection among the four considered rice diseases.

Materials and Methods

Overall rationale of the study and choice of studied fields.

The study area is in the western Burkina Faso, in a 100 × 100-km location within the two regions Hauts-Bassins (Houet and Kenedougou provinces) and Cascades (Comoe and Lereba provinces) in the Sudanian bioclimatic area (Fig. 1).

The study sites are located within three geographical zones (Bama, Banzon, and Karfiguela), and we studied an irrigated area and a neighboring rainfed lowland area in each of these three zones (Table 1 and Fig. 1). The irrigated areas and rainfed lowlands were chosen as “neighboring” (maximal distance between the irrigated and lowland fields within a geographical zone was 7 km) to assume similar climatic conditions. In this context, we assume that for each zone, only the rice-growing practices differed between the irrigated areas and rainfed lowlands. We returned to these six sites annually from 2016 to 2019. Prior to this study period, an initial survey (Tollenaere et al. 2017) was performed in 2015 that included two of the study areas (both irrigated), Banzon and Karfiguela, and these data were included in some subsequent analyses.

Within each of these six sites, we used aerial pictures and selected the studied fields so that they would be accessible and evenly distributed spatially within site. Such field selection was performed before getting to the field so that symptom observations could not bias field selection. Each studied field was approximately a square of 25 meters on each side (ca. 625 square meters). The total number of fields studied per year and per site ranged between 5 and 11; the details are shown in Table 1. Over the 5-year (2015–2019) period, 203 observations were performed (179 observations over the 2016–2019 period). In every case, we obtained permission from the farmers to work in their fields, and the management of the entire project followed the guidelines of the Nagoya protocol regarding access and benefit-sharing.

Farmers' interviews. We aimed to characterize each site and each production system (irrigated areas and rainfed lowlands) in terms of sociological information, rice cultivars, cultivation practices, and off-season crops. For this purpose, interviews with farmers were performed for 81% of the surveyed fields, with a total of 165 interviews performed over the 2015 to 2019 period (see Table 1 for detailed information regarding each site and year). The interviews were mostly performed face-to-face but also sometimes (37/165 = 22%) by phone.

The survey questionnaire included a set of questions concerning four topics: (i) the farmer (age, gender, whether rice is cultivated to sell or for self-consumption), (ii) the rice cultivars grown, (iii) the

cultivation practices used in the field (planting, fertilization, pesticides), and (iv) the preceding crops (in the dry season and previous wet season). The original list of questions was slightly amended across the study years. All collected data were recorded in the Afrivey (AfricaSys) application on a smartphone.

Protocol for symptom observations. The observations were performed at the maximum tillering or heading initiation stages of the field from September to December each year.

Each studied field was visually inspected carefully for the presence of major rice diseases. We particularly focused on the following four diseases, for which the detection was confirmed by serological,

molecular, or biological analyses (see below): yellow mottle disease, BLS, rice leaf blast, and brown spot.

The presence or absence of each of these four diseases was reported in the Afrivey application for each studied field. In addition, each field was subdivided in a 4×4 grid (materialized using wooden stakes), and the incidence (0 to 100% infected plants based on observations of specific symptoms by carefully pacing around each cell) was estimated in four cells of a diagonal transect in the grid. Moreover, we annotated the presence or absence (with no severity estimates) of the observed symptoms on the leaves of each of the 16 plants located at the intersections of the 4×4 grid. Three leaves of each of these 16 studied plants per field were dried and stored in paper envelopes in plastic bags containing silica gel for further laboratory analyses performed to confirm the symptom-based diagnosis.

We recorded all the data (from the fields, diagonal cells, and plant hierarchical levels) directly in the Afrivey application, as with the data obtained from the farmer interviews.

Pathogen detection to assess symptom recognition. To determine the accuracy of disease identification based on symptoms in the field, a subset of collected samples was submitted to laboratory detection methods. In particular, 85 leaves presenting yellow mottle-specific symptoms and collected in 2015 were submitted to RYMV-specific serological detection, by ELISA (Traoré et al. 2008) in INERA Kamboinse, PathoBios platform (Burkina Faso). A few leaves presenting BLS symptoms were kept fresh following the sampling and frozen (-20°C) when back in the laboratory. *Xanthomonas oryzae*-specific molecular amplification (Lang et al. 2010) was performed in the Bobo-Dioulasso molecular biology PathoBios platform (Burkina Faso) on a set of samples collected in 2016 ($n = 5$) and then on a set collected in 2017 ($n = 12$). The leaves presenting rice blast or brown spot symptoms were kept dried in an envelope containing silica gel. Back at the mycology laboratory at INERA Farako-Bâ (Burkina Faso), we arranged the leaf samples on humid blotting paper in a growth chamber with a 12-h/12-h light/darkness cycle. After one week of incubation, mycelial growth was observed with a binocular microscope, and spores were observed using a light microscope. The fungi were identified following the classical methodology (Mathur and Kongsdal 2003). In addition, for the brown spot identification, 21 strains were isolated from the symptomatic samples collected in 2018, and molecular characterization (sequencing of ITS, GPD and EF1 genes) was performed in Cirad (Montpellier, France).

Data analysis. The data analysis was performed using R software (R Core Team 2018) using various packages for the analyses (see above) and 'ggplot2' (Wickham 2016) for visualization.

The data on rice cultivation practices obtained from farmers' interviews (165 interviews, Table 1) were analyzed using multiple correspondence analysis (MCA) on a subset of nine variables describing the cultivars divided into four categories (the rice cultivars FKR62N on the one hand, the rice cultivar FKR64 on the other hand, other registered, and finally unregistered cultivars), and the management practices, direct seedling or transplanting, the presence/absence of mineral fertilization, the presence/absence of organic fertilization, the number of NPK applications, the number of urea applications, herbicide application (or not), insecticide application (or not), and crop type planted in the off-season (rice, legumes or nothing). First, we

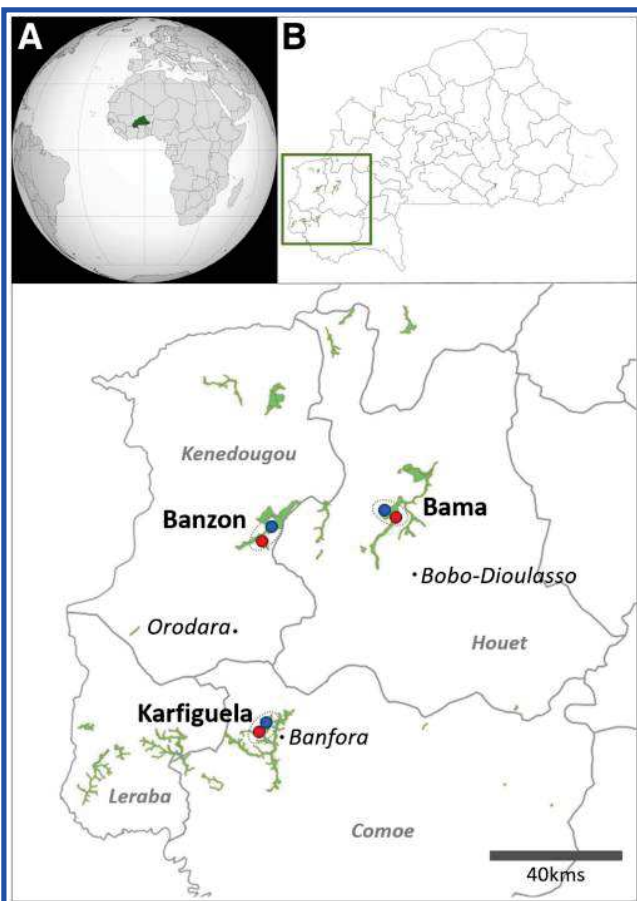


Fig. 1. Locations of the study sites: **A**, location of Burkina Faso in Africa; **B**, location of the area studied in Burkina Faso; and **C**, precise locations of the six rice growing study sites with irrigated sites in blue and rainfed lowland sites in red within the three geographical zones (Bama, Banzon, and Karfiguela). The locations of all rice fields and irrigated areas according to the Burkina Faso land occupation database (<https://www.ignfi.fr/fr/portfolio-item/occupation-des-terres-burkina-fao>) are indicated in maps **B** and **C**. Three major cities (Bobo-Dioulasso, Banfora, and Orodara) and four provinces (Comoe, Houet, Kenedougou, and Leraba) are mentioned.

Table 1. List of the six sites studied from 2015 to 2019 in western Burkina Faso

Studied site (name of the village) ^a	Number of fields studied ^b				
	2015	2016	2017	2018	2019
Bama-RL (Badala)	0	6 (6)	8 (5)	7 (5)	6 (6)
Bama-IR (Bama)	0	10 (10)	8 (4)	9 (7)	7 (6)
Banzon-RL (Senzon)	0	5 (5)	7 (4)	7 (6)	7 (5)
Banzon-IR (Banzon)	12 (11)	8 (8)	8 (7)	11 (9)	6 (5)
Karfiguela-RL (Tengrela)	0	5 (5)	7 (7)	7 (6)	6 (6)
Karfiguela-IR (Karfiguela)	12 (11)	9 (7)	8 (3)	9 (7)	8 (4)
Total (all sites)	24 (22)	43 (41)	46 (30)	50 (40)	40 (32)

^a RL: rainfed lowlands; IR: irrigated areas.

^b The number of rice fields where symptom observations were performed are indicated for each year, with the number of fields where farmers' interviews could be performed in parentheses.

used the package ‘missDMA’ to impute missing data in the dataset. Then, the packages ‘FactoMineR’ and ‘factoextra’ were used to perform the MCA analysis and to visualize the results, respectively. The sample sizes at each site and year were small for the rice cultivation practices (Table 1), so we performed a visual representation to characterize the rice cultivation practices at each site but did not statistically analyze the data.

Second, in order to compare the disease pressures in irrigated areas compared with those in rainfed lowlands, we analyzed the symptom data at various scales (field and plant) using generalized linear mixed models (GLMMs) using the package ‘lme4’ in R. Type III ANOVA was performed with the package ‘car’, and a contrast analysis was performed using the package ‘lsmeans’.

The presence or absence of different types of symptoms at the plant level was modeled using binomial regression over the 2016 to 2019 dataset, i.e., 16 plants $\times$ 179 fields = 2,864 observations. First, we considered the presence or absence of symptoms of any of the four main rice diseases, yellow mottle disease, BLS, rice leaf blast, and brown spot, as a multipathogen response variable. Then, we modeled the presence or absence of symptoms of each of the four main studied diseases (yellow mottle disease, BLS, blast, and brown spot) independently. The same kind of modeling was performed for each of these five variables, with the year and field included as random effects and the rice production system, the geographical zone, and their interaction included as fixed effects (only the significant factors were included in the final version of each model).

At the field level, the presence or absence of each of the four diseases in each field and year was modeled using binomial regression over the 2016 to 2019 dataset (179 observations). Four GLMMs were run with the rice production system, the geographical zone and their interaction (if significant) included as fixed effects and the year included as a random effect.

We then added the presence or absence of the three other diseases to the four GLMMs to assess the potential statistical associations among the four main studied diseases. The levels of cooccurrence were also estimated for each disease pair (six in total) in each site and year.

Finally, the levels of coinfection were estimated at each site and year considering simultaneous presence of symptoms of at least two diseases of the four diseases studied (yellow mottle disease, BLS, rice blast, and brown spot) on the same rice plant.

Results

Obtained data. The obtained data are available on the IRD data storage platform (<https://dataverse.ird.fr>) with doi 10.23708/8FDWIE. Five datasets are included: (i) a dataset of the sampling dates of the studied fields, (ii) a dataset containing the results of the interviews with farmers, (iii) a dataset containing the symptom observations at the field level (presence/absence of each disease in the field), (iv) a dataset with the symptom observations listed at the cell level (incidence estimate of each disease in the four diagonal cells of each grid), and finally (v) a dataset containing symptom observations in each of the particular plants. Only the precise location of each rice field (GPS coordinate) remains as a private file to preserve the anonymity of the farmers.

The total number of field visits for symptom observations and sampling over the 2015 to 2019 period was 203, while the number of interviews performed with farmers was 165 (Table 1). The observation dates differed between the irrigated areas and rainfed lowlands, as the rice season is slightly later and more variable in irrigated areas (data not shown).

The set of samples collected in 2015 and analyzed by RYMV-specific ELISA resulted in 80/84 (95.2%) RYMV-positive samples. *Xanthomonas oryzae*-specific molecular detection revealed the presence of *Xanthomonas oryzae* in almost all cases (16/17, 94.1%). A total of 22 rice blast symptomatic samples collected in 2017 and 2018 resulted in fungal development typical of *M. oryzae*, and 95 of the brown spot symptomatic leaf samples resulted in fungal strains morphologically corresponding to *Bipolaris* spp. (H. K. Kaboré, A. I., Kassankogno, and D. Tharreau, *personal communication*). Finally, molecular analysis confirmed 19 of 21 (90.4%) of analyzed fungal

strains isolated from the symptomatic samples collected in 2018 as the genus *Bipolaris* (H. K. Kaboré and D. Tharreau, *personal communication*), while the remaining two strains (2/21 = 9.5%) were *Exserohilum rostratum* (syn. *Setosphaeria rostrata*), also known to cause brown spot symptoms in rice (Kusai et al. 2016). Symptom recognition was consequently considered as accurate for yellow mottle disease, BLS, rice leaf blast, and brown spot.

Characterization of agricultural practices used in each rice production system. The rice farmers interviewed were mostly men (139/165, 84% of all interviews performed), but this factor varied among sites, with particularly few women (<10%) interviewed in the Bama and Banzon zones (both in the irrigated and lowland areas), while women represented almost 80% of surveyed farmers in the Karfiguela lowland areas (Tengrela site). In addition, the age structure varied among sites, with the proportion of young farmers surveyed (<35 years) being 34.5% on average but varying from <20% in the Banzon and Karfiguela irrigated areas to >45% in the Bama zone and Karfiguela lowlands.

The interviewed farmers owned the studied rice fields in many cases (35/72, 48%) and even in all cases in the Karfiguela irrigated areas, while farmers who owned the fields composed <30% of the realized interviews in the Banzon and Karfiguela lowlands. Most farmers cultivated rice to sell it (54/69 of cases, 78%), except in the Karfiguela zone, where self-consumption was the main purpose of rice growing (78% of the cases in the irrigated areas of Karfiguela, while in Tengrela, self-consumption was always the case; none of the interviewed farmers sold their rice).

The agricultural practices (including information on rice cultivars, planting, fertilization, pesticides, and preceding crops) differed between the studied sites in irrigated areas and rainfed lowlands (Fig. 2).

In particular, a second rice season was possible only in irrigated areas (32 of 69 cases, 46%; see Fig. 2 and Supplementary Fig. 1B). Legume production in rotation with rice was more common in rainfed lowlands (14/47, 30%) than in irrigated areas (6/69, 9%). Crop rotations were particularly common in Badala (13/21, 62%), where green beans (and to a lesser extent eggplant, cabbage, or tomato) were frequently cultivated in rotation with rice.

Rice planting was also highly discriminant; all farmers from the studied irrigated fields transplanted seedlings from nurseries, while this was only the case in 12% of the interviews (8/66) conducted in rainfed lowlands (never in the Banzon lowlands). Direct sowing (with no transplanting step) remained the most common management practice in the studied rainfed lowlands.

The most common rice cultivar (54 of 161, 34%) was the Chinese cultivar TS2, registered in Burkina Faso as FKR64. The NERICA (‘New Rice for Africa’)-registered rice cultivar FKR62N was also very common, representing 34 of 161 cases (21%). Registered cultivars (including FKR64, FKR62N, and others) represented >92% (90/98) of the rice cultivars observed during the surveys in irrigated areas and less than half of those determined during the surveys in rainfed lowlands (29/63, 46%), with striking differences observed among sites. Indeed, unregistered cultivars represented 40% of the cases (8/20) in the Bama lowlands and all (23/23, 100%) of the cases in the Karfiguela lowlands (see Fig. 2 and Supplementary Fig. 1A).

Mineral fertilization more generally consisted of one NPK and one urea application or one NPK and two urea applications. Mineral fertilization was always applied in irrigated areas (94/94 cases) but was less frequent in rainfed lowlands, with 46 cases of 66 (70%) reporting mineral fertilization. It was particularly uncommon in Tengrela (only 8/24, 33%), where organic fertilization (namely, manure from household waste) was more widely used than in other sites (11/24, 46%). Indeed, organic fertilization was only used in 16% (25/158) of the observed cases over the whole dataset. It was particularly uncommon in irrigated areas (7/92, 8%), with a relative exception in Bama (5/24, 21%).

Herbicide use was very frequent in the dataset (119/127 cases, 94%). All farmers from irrigated areas said they used herbicides in their fields, while this was the case for 86.4% (51/59) of the interviews performed in rainfed lowlands. Insecticide use was also common (76/96, 80%), especially in irrigated areas (50/56, 90%)

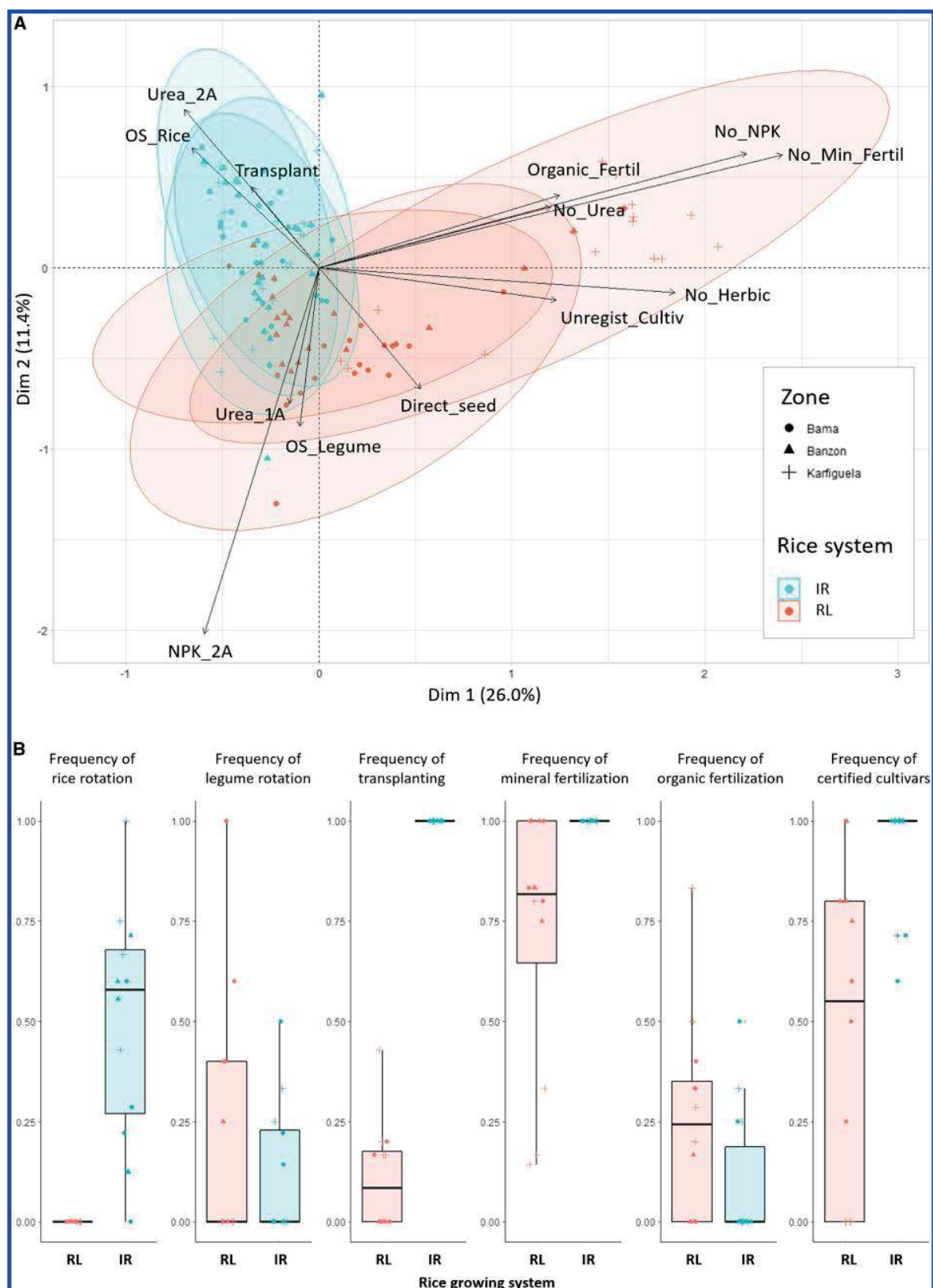


Fig. 2. Characterization of rice cultivation practices within the studied sites based on farmers' interviews. The colors correspond to the rice growing system (red for rainfed lowlands and blue for irrigated areas), while the shape of the points refers to the geographic zone. **A**, Representation of the multiple component analysis (MCA) results. Each point corresponds to one field in a particular year; the figure comprises 165 points (all interviews conducted between 2015 and 2019). The arrows represent the variables contributing to axis 1 or axis 2 more than the average expected under the null hypothesis: no mineral fertilization ("No_Min_Fertil"), the presence of organic fertilization ("Organic_Fertil"), the number of urea or NPK applications ("No_Urea", "Urea_1A", "Urea_2A", "No_NPK", "NPK_2A"), the type of transplanting ("Direct_seed" or "Transplant"), the absence of herbicide ("No_Herbic"), the use of unregistered cultivars ("Unregist_Cultiv"), and the culture performed during the off-season ("OS_Rice", "OS_Legume") are denoted. **B**, Repartition of several rice cultivation practices in irrigated areas compared with rainfed lowlands in the different years (2016–2019 dataset). Each point corresponds to one site in a particular year, and the legend is the same as that in **A**.

compared with that in lowlands (26/40, 65%). The herbicides used belonged to different World Health Organization (WHO) toxicity categories (II-III-U, slightly to moderately hazardous), while the identified insecticides all belonged to type II (moderately hazardous). All pesticides identified, except one (an herbicide containing paraquat, cited nine times), were probated by the Sahelian Pesticide Committee. The most commonly used herbicides included an herbicide containing bensulfuron-methyl (43/94, 46%), one based on 2,4-D dimethylamine salt (18/94, 19%), and one containing glyphosate (17/94, 18%). An insecticide based on deltamethrine was most commonly used (31/47, 66%).

Overall, strong differentiation in terms of agricultural practices was found between the two rice systems, with more variability observed among the rainfed lowland sites; the rainfed rice site in the Karfiguela zone was the most different compared with the Bama and Banzon lowland sites (Fig. 2).

Comparison of disease occurrence and incidence in the two rice production systems. The analysis of all observed symptoms at the plant level revealed no effect of the geographical zone or of the interaction between the zone and rice system on disease occurrences. Only the rice production system was a significant factor in the analysis, revealing the higher incidence of any of the four main rice diseases in irrigated areas compared with in rainfed lowlands ('rice growing system' fixed effect, $df = 1$, $\text{Chi} = 5.28$, $P = 0.022$) (Fig. 3). The contrast analysis showed that the differences observed between the irrigated and lowland areas were significant within the Bama zone ($z\text{-ratio} = -2.97$, $P = 0.003$) but not within the Banzon or Karfiguela geographical zones.

The comparison between the irrigated areas and rainfed lowlands, in terms of disease occurrence at the field scale and the incidence estimates considering each observed disease independently (yellow mottle disease, BLS, rice leaf blast, and brown spot), appears in Figure 4. The results of the statistical tests are reported in Table 2. The

average occurrence over the whole dataset (179 fields) for each of the four diseases is presented in the diagonal of Figure 5. The occurrences ranged from 30.2% of the studied fields for rice yellow mottle disease to 79.9% for brown spot. The average incidences over the whole dataset (2,864 observed plants) were 6.5% for RYMV, 6.7% for BLS, 9.9% for rice leaf blast, and 32.2% for brown spot.

We found significant interactions between the zone and rice growing system for both yellow mottle disease and brown spot, with congruences between the field and plant scales (Table 2). The effect of the rice system on these two diseases depended on the geographical zone. This result is especially striking for yellow mottle disease, for which higher frequencies of infected fields and plants were found in the irrigated area in Banzon, while the opposite was observed in the Bama zone (Table 2 and Supplementary Fig. 2). For brown spot, the frequencies of infected fields ($143/179 = 80\%$) and plants ($922/2,864 = 32\%$) were much higher than those observed for other diseases (Fig. 4). Only the Bama lowlands had a lower disease incidence than the corresponding neighboring irrigated area (Table 2 and Supplementary Fig. 2).

For both BLS and rice leaf blast, the interaction between the zone and rice growing system was not a significant variable in the models. In these two cases, we found a significant effect of the rice system: observations of BLS- and rice blast-specific symptoms were more common in irrigated areas than in rainfed lowlands both at the field and plant scales (Fig. 4 and Table 2). At the plant level, this effect was congruently significant over the three zones for BLS, while this effect was the case in Banzon only at the field level (Table 2 and Supplementary Fig. 3A).

Co-occurrence and coinfection. When running additional GLMMs including the presence/absence of the three other diseases as fixed effects, we obtained various significant effects (only brown spot was not involved in any significant association). The presence of yellow mottle disease was positively associated with the presence

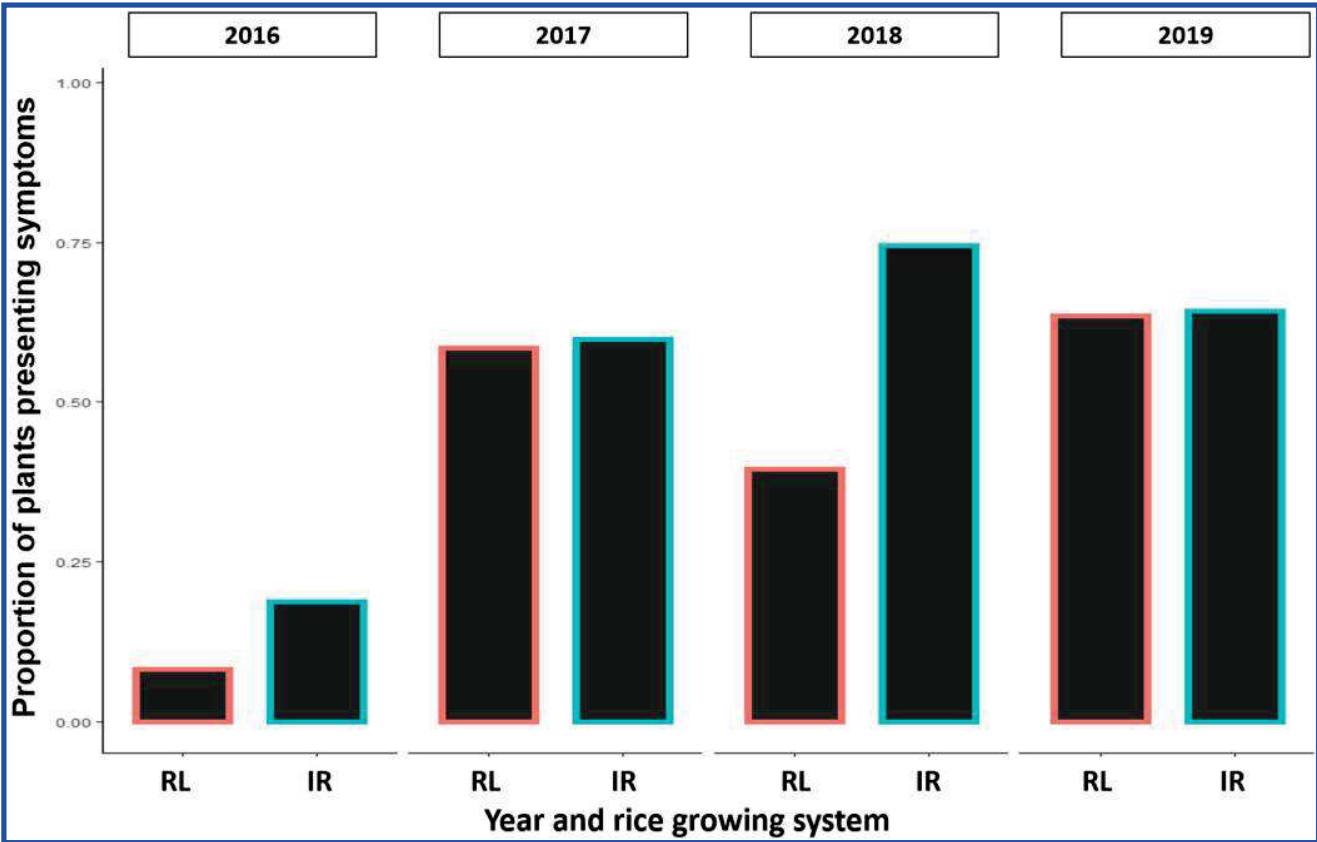


Fig. 3. Proportion of observed rice plants presenting any symptoms of the four studied diseases over the four years (2016–2019) and the two rice cultivation systems (RL: rainfed lowlands, shown in red; IR: irrigated areas, shown in blue). The symptoms of any of the four following rice diseases are considered: yellow mottle disease (RYMV), Bacterial Leaf Streak (BLS), rice blast, and brown spot.

of BLS (Chi = 8.52, $P = 0.003$) and negatively associated with rice blast (Chi = 7.11, $P = 0.007$). The presence of BLS was positively associated with the presence of both yellow mottle disease (Chi = 10.36, $P = 0.001$) and rice blast (Chi = 7.70, $P = 0.005$). Finally, the presence of rice blast was negatively associated with the presence of yellow mottle disease (Chi = 5.45, $P = 0.019$).

The co-occurrence levels within the whole dataset varied among the disease pairs, from 10% (17/179) for RYMV and rice blast to 41% (73/179) for brown spot and rice blast. In many cases, we observed higher co-occurrence levels in irrigated areas than in rainfed lowland sites (Fig. 5).

The overall level of coinfection, considering the four studied diseases, was 5% (152/2,864). These coinfection levels reached 7% (116/1,616) when focusing on the samples collected in irrigated areas (Supplementary Fig. 3B). The highest coinfection level was found in the Banzon irrigated area in 2019 (Supplementary Fig. 3B), where 20% (19/96) of sampled plants presented the symptoms of at least two of the main studied diseases (rice yellow mottle, BLS, rice blast, and brown spot).

Discussion

Despite the importance of rice in the field of food safety, especially in the present context of global change and the challenge of food security in areas with fast-growing populations, epidemiological surveys of rice diseases in smallholder fields with spatiotemporal analysis of disease incidences remain limited worldwide, especially in Africa. In addition, with the noteworthy exception of a multiple-rice-disease dataset comprising four countries from tropical and subtropical Asia (Savary et al. 2011b; Savary et al. 2000), very few studies have documented the epidemiology of various rice diseases simultaneously to allow the generation of a wealth of data on various specific diseases and to document co-occurrence and coinfection. Here, we presented the first multilocal and pluriannual analysis of multiple rice diseases in two contrasting rice production systems in the western Burkina Faso.

We performed an analysis of rice cultivation management practices based on interviews with farmers conducted at the six studied sites in the western Burkina Faso.

Most interviewed farmers were men, except in the rainfed lowland area of Tengrela in the Karfiguela zone. The Cascades region, where the Karfiguela zone is located, is known as an area in which women

constitute the majority of rice farmers (Kam et al. 2013; Sié et al. 1998). In our study, as in a study conducted in Benin (Nonvide et al. 2018), it seems that the areas prone to higher production are restricted to production conducted by men. Younger farmers were found at some sites, particularly but not exclusively in rainfed lowlands, while Nonvide et al. (2018) reported that farmers were younger in rainfed lowlands than in irrigated areas in Benin. The purpose of rice cultivation differed depending on the zone: most farmers cultivated rice to sell it in the Bama and Banzon geographical zones, while self-consumption was dominant in the Karfiguela zone, as previously reported for the Cascades region (Kam et al. 2013).

The agricultural practice regarding rice cultivation differed globally between irrigated areas and rainfed lowlands, and site-specific features were also evidenced in our results. The specific management practices reported in irrigated areas included the transplanting step and the possibility of growing rice twice a year. On the other hand, the absence of mineral fertilization, or not using herbicide, was only reported in rainfed lowlands. Other practices were not system-specific but had strong differences in frequency, such as the use of registered cultivars that are much more frequent in irrigated areas than in rainfed lowlands.

In Benin, Nonvide et al. (2018) also reported that improved seeds were more frequent in irrigated areas than in rainfed rice areas. More globally, the adoption of improved rice varieties (including NERICA) in West Africa increased after the 2008 food crisis, with an impact on poverty reduction and food security (Arouna et al. 2017), but training programs are also required to reach rice farmers in lowland areas (Kijima et al. 2012). In addition, registered cultivars are not necessarily resistant to rice diseases. Here, among the two registered cultivars most frequently grown in the studied sites (FKR64 = TS2 and FKR62N), only FKR62N was shown to be moderately resistant to rice blast (Kassankogno et al. 2015), while both cultivars are susceptible to RYMV and BLS (Sereme et al. 2016a, Sereme et al. 2016b; Wonni et al. 2011; I. Wonni, *personal communication*). Information on the spatial variation in rice diseases, as was documented in this study, is important for driving the local deployment of resistant cultivars.

Finally, in terms of fertilization, Nonvide et al. (2018) reported no difference in the frequency of fertilizer use in Benin but a significant difference in the fertilizer application rate (in kg/ha). Our study documented the presence/absence of mineral fertilization and the number of applications, but not the fertilizer application rate. A more detailed

Table 2. Results of the generalized linear mixed models (GLMMs) regarding the presence/absence of specific symptoms at the field and plant levels for each of the four diseases: yellow mottle disease (RYMV), bacterial leaf streak (BLS), rice blast, and brown spot^a

Variables	Yellow mottle disease		BLS		Rice blast		Brown spot	
	Chi	<i>P</i> value ^b	Chi	<i>P</i> value ^b	Chi	<i>P</i> value ^b	Chi	<i>P</i> value ^b
Field-level data (2016–2019, 179 observations)								
Rice system (df = 1)	10.72	0.001063**	8.98	0.002723**	10.30	0.00133**	8.20	0.004182**
Geographical zone (df = 2)	4.75	0.093223	7.13	0.028364*		NS	13.39	0.001238**
Rice system*Zone (df = 2)	28.60	6.162e-07***		NS		NS	8.13	0.017151*
CONTRASTS (RL-IR)	z-ratio	<i>P</i> value	z-ratio	<i>P</i> value	z-ratio	<i>P</i> value	z-ratio	<i>P</i> value
Zone = Bama	3.27	0.001	−1.048	0.295	−2.107	0.035	−2.86	0.004
Zone = Banzon	−3.79	0.000	−2.567	0.010	−2.241	0.025	0.55	0.583
Zone = Karfiguela	1.87	0.062	−1.577	0.115	−1.321	0.187	0.96	0.338
Plant-level data (2016–2019, 179 × 16 = 2,864 observations)								
Variables	Chi	<i>P</i> value	Chi	<i>P</i> value	Chi	<i>P</i> value	Chi	<i>P</i> value
Rice system (df = 1)	7.84	0.005121**	14.41	0.0001473***	6.11	0.013453*	9.48	0.0020764**
Geographical zone (df = 2)	2.65	0.266	7.87	0.0195825*	13.65	0.001087**	13.64	0.0010936**
Rice system*Zone (df = 2)	25.14	3.480e-06***		NS		NS	11.00	0.0040823**
CONTRASTS (RL-IR)	z-ratio	<i>P</i> value	z-ratio	<i>P</i> value	z-ratio	<i>P</i> value	z-ratio	<i>P</i> value
Zone = Bama	2.80	0.005	−2.097	0.036	−1.72	0.086	−3.08	0.002
Zone = Banzon	−3.61	0.000	−2.417	0.016	−1.44	0.151	1.08	0.279
Zone = Karfiguela	2.19	0.028	−2.135	0.033	−1.17	0.244	0.89	0.374

^a The eight models include the 'rice growing system', 'zone', and their interaction, if significant, as fixed effects. The models applied at the field level include the 'year' as a random effect, while those realized at the plant level include both the 'year' and 'field_ID' as random effects. Type 3 ANOVA was performed for the models including interaction terms, and contrast analyses tested whether the rice system significantly affected the studied variables within each of the three zones.

^b * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; NS = not significant.

(quantitative) survey of farmers at selected sites could reveal more subtle differences among and within the study sites in terms of fertilization as well as other management practices, such as manual weeding, irrigation, or soil management.

Overall, the six study sites exhibit a high diversity of agricultural practices for rice cultivation. We demonstrate strong differences between irrigated areas and rainfed lowlands. Management practices are less intensive in rainfed lowlands than in irrigated areas, probably because the incurred risks are high in rainfed lowlands (Serpantié et al. 2019). It is also important to note that a high variability is found among the rainfed lowland sites: the management practices are particularly different from irrigated areas in the lowlands of Karfiguela (Tengrela lakeside) but are much less different in the lowlands of Banzon (village of Senzon).

The frequency of yellow mottle disease was not structured by the rice growing system but, instead, was particularly prevalent in the irrigated areas of Banzon and, to a lesser extent, in the rainfed lowlands of the Bama zone (Badala village). The emergence and epidemic dynamics observed over the last 50 years are thought to be linked to the intensification of rice agriculture, with particular practices such as transplanting (seedbed nurseries) contributing to the

build-up of RYMV inoculum (Traore et al. 2009). This is consistent with the high incidence of RYMV found in the irrigated perimeter of Banzon but not in the observations from the Bama zone, where the rainfed lowlands (Badala) had more symptomatic plants than the neighboring irrigated area. Although this rice virus is one of the major models used for plant virus molecular epidemiology research (Pagán et al. 2016; Trovão et al. 2015), its patterns have mostly been described at large geographical scales. Further investigations at the local scale could provide new insights into RYMV epidemiology, especially considering the complexity of its transmission (various insects and mechanical transmission).

BLS was predominant in irrigated areas compared with rainfed lowlands. This could be related to the more constant presence of water, which is a major transmission mode of *Xanthomonas oryzae oryzae*, and the high level of humidity favoring bacterial infection (Nino-Liu et al. 2006; Cartwright et al. 2018). As for *Xanthomonas oryzae*, irrigation water is considered a reservoir for many plant-pathogenic bacteria (Lamichhane and Bartoli 2015). In addition, the higher level of BLS in the irrigated areas could be caused by the higher frequency of mineral fertilization recorded in this rice production system. Indeed, excess nitrogen levels favor BLB epidemics

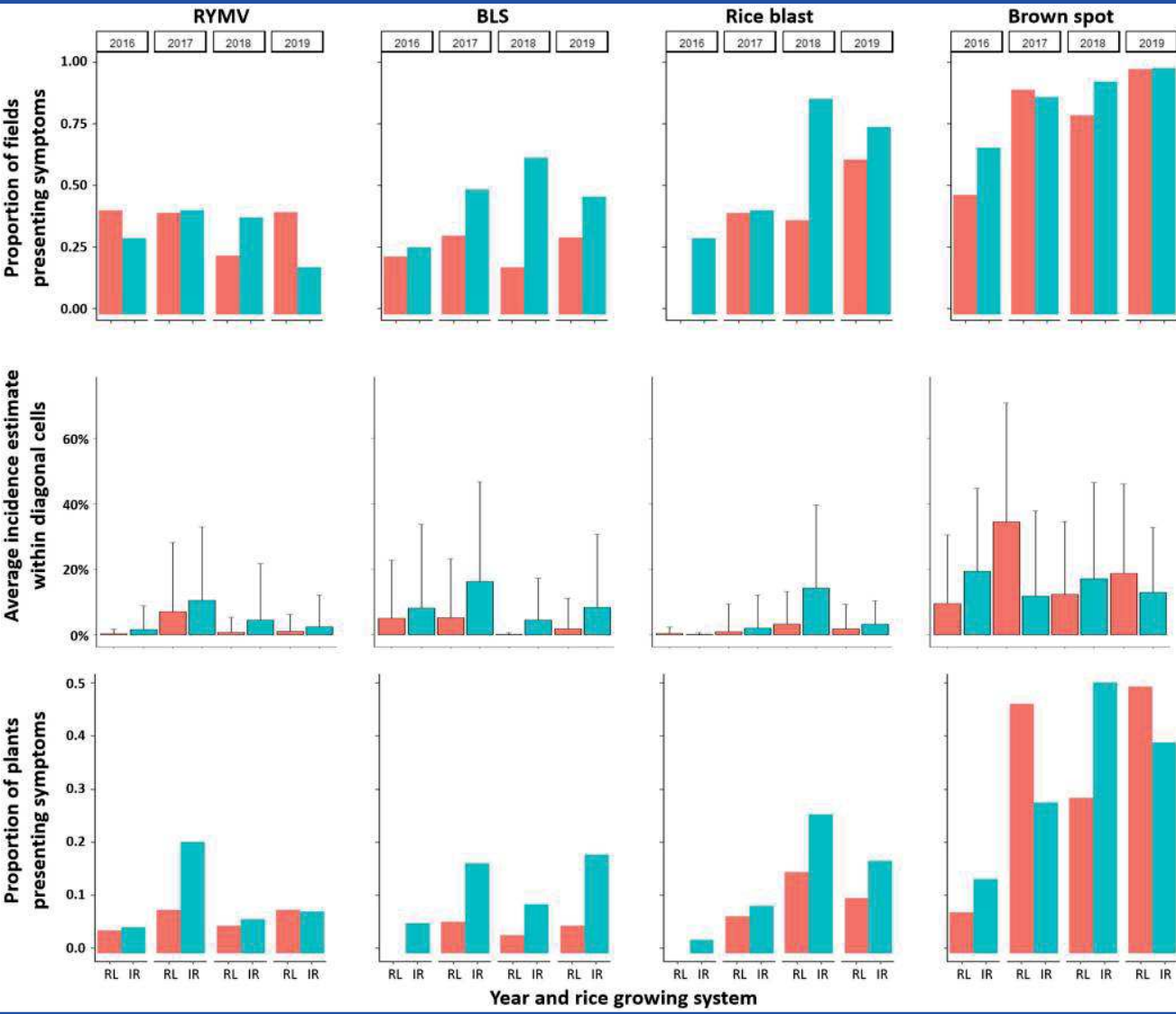


Fig. 4. Effect of the rice production system (irrigated areas, shown in blue, versus rainfed lowlands, shown in red) on specific symptoms observed for the four major diseases, yellow mottle disease (RYMV), bacterial leaf streak (BLS), rice blast, and brown spot, over the four studied years (2016–2019). **A**, Proportion of fields presenting specific symptoms for each of the four diseases for each rice growing system and year; **B**, average incidence level estimated in the four diagonal cells of each field for each of the four diseases and for each rice growing system and year; and **C**, proportion of sampled plants that presented specific symptoms for each of the four diseases and for each rice growing system and year.

(Reddy et al. 1979), although, to our knowledge, this effect has not been documented for BLS. Finally, we note that BLS seems to be well established (as it was found here in all six study sites), although it was reported in Burkina Faso only recently (Wonni et al. 2011). The seed transmission of BLS could also be an important driver of the epidemic success of BLS in the studied country. Although it is often considered a less important disease than BLB, the high incidence of BLS reported here requires the rapid development of control measures.

We found rice leaf blast to be particularly prevalent in irrigated areas compared with rainfed lowlands. Considering the literature on the factors favoring rice blast epidemics (Long et al. 2000; Ou 1985), we speculate that the microclimate (higher humidity) and the higher mineral fertilization in irrigated areas than in lowlands could be the driving factors underlying the observed differences between irrigated areas and rainfed lowlands.

Brown spot is the disease presenting the highest within-field incidence compared with the other diseases studied. This confirms an earlier study on rice seeds in which, on average, 84% of analyzed rice seed batches (from 3 to 76% of seeds infected within batches) were found to be infected in a 2013 to 2014 survey in 28 locations across rice-growing regions in Burkina Faso (Ouedraogo et al. 2016). Our results do not fit with the classical view of a rice disease associated with particularly poor conditions because (i) brown spot is found almost everywhere, with 79.9% of the studied fields presenting symptoms, and (ii) the rainfed lowland production system, in which mineral fertilization is much less frequent than it is in irrigated areas, does not present higher brown spot incidences. Brown spot is emerging in various rice growing countries, as reported, for example, in Bangladesh (Hossain et al. 2014) and the Ivory Coast (Bouet et al. 2015). However, as with other chronic crop diseases, it has received a lower level of attention than acute diseases such as rice blast (Savary et al. 2011a). More work, preferably studies also including brown spot severity estimates in addition to the occurrence frequencies of fields and plants, is encouraged to drive the understanding of

the environmental factors that favor epidemics and to better understand the drivers of this emergence.

Overall, we found that symptomatic plants are more frequent in irrigated areas than in rainfed lowlands. Irrigation is arguably one of the most important cultural practices in the management of plant disease (Café-Filho et al. 2018), and the other differences observed between irrigated areas and rainfed lowlands (in particular, the differences observed in terms of transplanting, crop rotation, fertilization, and cultivars) are also classically known to affect plant disease dynamics. Our study performed in farmer fields globally compares the two contrasting rice production systems and cannot separate the confounding factors. Additional data are required to identify the effects of specific practices on multiple diseases in rice in Burkina Faso.

The development of irrigated areas carries strong hope to develop rice production in Burkina Faso and in Sub-Saharan Africa in general (Xie et al. 2018). However, although rice yields are much higher in irrigated areas than in rainfed lowlands, they are not as high as expected (Ragasa and Chapoto 2017), and the poverty of farmers in irrigated areas, where the input burdens are higher, remains worrying, as exemplified by the case study of Bagré in the East Center of Burkina Faso (Daré et al. 2019; Tapsoba et al. 2018). The major constraints identified by farmers in the irrigated area of Malanville in Benin include water management problems (water unavailability and flooding) and poor access to production inputs, agricultural information, and markets (Nonvide et al. 2018). Irrigated systems require large amounts of water and inputs, causing them to be considered less sustainable, particularly in the context of climate change. Their higher yields are, however, essential for facing the challenge of rice self-sufficiency.

We speculate that the losses that occur because of diseases contribute to the prevention of expected yields being realized in irrigated areas; however, more work, including estimating rice yield losses that occur caused by different diseases, is required to better understand the factors affecting rice yields in each rice production system in Burkina Faso.

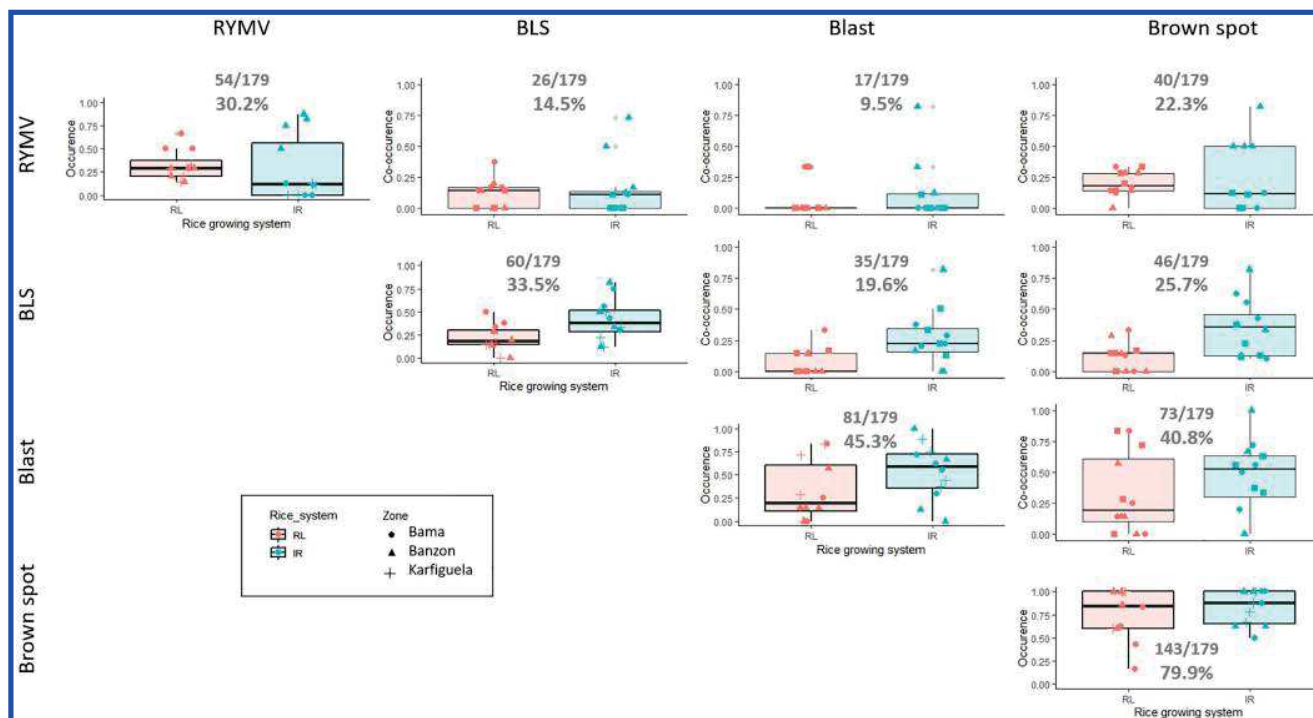


Fig. 5. Analysis of the presence/absence (each disease, on the diagonal) and co-occurrence (disease pairs) data from the 2016–2019 field-scale observations of the four major rice diseases: yellow mottle disease (RYMV), bacterial leaf streak (BLS), rice blast and brown spot. On the diagonal: the frequency of the presence of one disease (one point corresponds to one site in a particular year) in rainfed lowlands versus irrigated areas. The numbers in gray refer to the whole dataset (179 observations) showing the numbers of fields in which specific symptoms were observed and the corresponding frequencies. Right upper part: frequency of the co-occurrence of a disease pair (one point corresponds to one site in a particular year) in rainfed lowlands versus irrigated areas. The numbers in gray refer to the whole dataset (179 observations), showing the numbers of fields in which specific symptoms of two diseases were simultaneously observed and the corresponding frequencies.

The originality of our approach involves the consideration of multiple diseases simultaneously. In addition to the gains of time and money associated with such an approach, this method allows us to address new epidemiological questions, such as the quantitative importance of multiple infections in the studied agroecosystem (Tollenaere et al. 2016). Analyses of the co-occurrence of various species are frequently performed to detect interactions among species (i.e., the influence of the presence of one species on the occurrence of another species). Here, at the field level, we report positive associations between the presence of yellow mottle disease and BLS, as well as between BLS and rice blast, and a negative association between yellow mottle disease and rice blast. These statistical associations must, however, be taken with caution, as a recent critical analysis highlights that the co-occurrence of various diseases in the same field is not evidence of ecological interactions (Blanchet et al. 2020). However, the positive association observed between the presence of yellow mottle disease and BLS is particularly interesting considering that reciprocal interactions between the virus RYMV and the bacteria *Xanthomonas oryzae* have been reported experimentally (Tollenaere et al. 2017). Experimental work on other pathogen pairs has not been investigated to our knowledge, with one exception: antagonistic interactions were reported between *M. oryzae* and *B. oryzae* (Bahous et al. 2003), but the interactions did not correspond to a significant statistical association between disease occurrences (rice blast and brown spot) in our dataset.

Our study documents high levels of co-occurrence among various rice diseases in the studied small fields (25 × 25 meters), from 10% (yellow mottle disease and rice blast) to 41% (brown spot and rice blast). These co-occurrence levels were higher in irrigated areas than in rainfed lowlands. This is important because only situations in which pathogens circulate within the same sites and fields lead to the opportunity for pathogen–pathogen interactions, with important impacts on the outcomes of pathogen multiplication and infection (Abdullah et al. 2017; Syller 2012; Tollenaere et al. 2016).

At the plant level, in accordance with our previous data on RYMV-*Xanthomonas oryzae* coinfection (Tollenaere et al. 2017) and coinfection by multiple rice pathogenic bacteria (Bangratz et al. 2020), here, we document relatively high levels of coinfection, especially in one of the studied irrigated areas (Banzon zone). However, because this study consists only of symptom observations and because symptoms can be blurred in coinfection situations (Tollenaere et al. 2016), further research using molecular detection tools is required to complement the study of multiple infections by various rice pathogens in West Africa.

Our study area corresponds to the major rice growing area in Burkina Faso, where farmers perform a variety of rice-growing practices. Although it only represented a small geographical area (ca. 100 × 100 km), a study encompassing four Asian countries showed that production systems (PS) and disease syndromes (S) were not site-specific, with the same PS and S found at very geographically distant locations, while very different PS and S occurred in close proximity (Savary et al. 2011b; Savary et al. 2000). Therefore, our results are likely to provide important insight for rice production in West Africa in general and, consequently, to contribute to filling a data gap regarding rice diseases in this area. The results herein emphasize the critical need to pursue the development of efficient disease control strategies that are especially applicable by small farmers in irrigated areas.

We encourage more spatiotemporal surveys of rice diseases in Africa, including surveys of the rainfed upland rice growing system. Upland rice is uncommon in Burkina Faso and, consequently, was not considered in this study, but it is more important in coastal countries (particularly Guinea and Côte d'Ivoire) and represented 40% of rice-growing areas in Sub-Saharan Africa in 2008 (AfricaRice 2011). Studies investigating disease occurrences within a cropping season (whereas observations were performed in our study once a year) could generate more detailed epidemiological data. Surveying multiple rice diseases at once is demanding in terms of expertise but reveals efficiency in terms of time and money and generates new data on the relative distributions of multiple pathogens within an agrosystem and their possibilities of interacting within plants.

Finally, the design of efficient disease control strategies, such as resistant cultivars or management practices, should be efficient not only against one biotic constraint but should also take into account the multiple pests faced by the crops in each rice cultivation system.

Acknowledgments

This work was performed thanks to the facilities of the “International joint Laboratory LMI PathoBios: Observatory of plant pathogens in West Africa: biodiversity and biosafety” (<http://pathobios.com/en/home>; <https://twitter.com/PathoBios>), and conducted within E-SPACE project (<https://www6.inrae.fr/e-space>). We are very grateful to Manaka Douanio, Sylvain Zougrana, Nils Poulicard, Kader Guigma, Yacouba Kone, Edouard Kabore, Moustapha Koala, Amadou Diallo, Fabrice Nikiema, Bouda Zakaria, Ouedraogo Alassane, Daouda Hema, Drissa Tou, Traoré Moumouni, Dabire Roméo, Martial Kabore, and Noël Ouattara for their contributions to the fieldwork in Burkina Faso. We thank the rice farmers from Badala, Bama, Senzon, Banzon, Tengrela, and Karfiguela for their kind collaboration. We thank AfricaSys for the technical assistance in data management and Marjorie Le Bars for sharing her expertise on the pesticides cited by the farmers. We thank Christian Vernière, Philippe Roumagnac, Eugénie Hébrard, Nils Poulicard, Agnieszka Klonowska, David Berre, Georges Serpantié, Boris Szurek, and Mathilde Hutin for the constructive discussions throughout the project and/or helpful comments on earlier versions of the manuscript.

Literature Cited

- Abdullah, A. S., Moffat, C. S., Lopez-Ruiz, F. J., Gibberd, M. R., Hamblin, J., and Zerihun, A. 2017. Host-Multi-Pathogen Warfare: Pathogen Interactions in Co-infected Plants. *Front. Plant Sci.* 8:1806.
- AfricaRice. 2011. Boosting Africa's Rice Sector: A research for development strategy 2011-2020. Africa Rice Center, Cotonou, Benin.
- Arouna, A., Lokossou, J. C., Wopereis, M. C. S., Bruce-Oliver, S., and Roy-Macauley, H. 2017. Contribution of improved rice varieties to poverty reduction and food security in sub-Saharan Africa. *Glob. Food Secur.* 14:54-60.
- Bahous, M., Touhami, A., and Douira, A. 2003. Interaction between *Pyricularia oryzae*, four *Helminthosporium* species and *Curvularia lunata* in rice leaves. *Phytopathol. Mediterr.* 42:113-122.
- Balasubramanian, V., Sie, M., Hijmans, R. J., and Otsuka, K. 2007. Increasing Rice Production in Sub-Saharan Africa: Challenges and Opportunities. *Adv. Agron.* 94: 55-133.
- Bangratz, M., Wonn, I., Kini, K., Sondo, M., Brugidou, C., Béna, G., Gnacko, F., Barro, M., Koebnik, R., Silué, D., and Tollenaere, C. 2020. Design of a new multiplex PCR assay for rice pathogenic bacteria detection and its application to infer disease incidence and detect co-infection in rice fields in Burkina Faso. *PLoS One* 15:e0232115.
- Barnwal, M. K., Kotasthane, A., Magculia, N., Mukherjee, P. K., Savary, S., Sharma, A. K., Singh, H. B., Singh, U. S., Sparks, A. H., Variar, M., and Zaidi, N. 2013. A review on crop losses, epidemiology and disease management of rice brown spot to identify research priorities and knowledge gaps. *Eur. J. Plant Pathol.* 136:443-457.
- Barrett, L. G., Kniskern, J. M., Bodenhausen, N., Zhang, W., and Bergelson, J. 2009. Continuum of specificity and virulence in plant host-pathogen interactions: causes and consequences. *New Phytol.* 183:513-529.
- Blanchet, F. G., Cazes, K., and Gravel, D. 2020. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecol. Lett.*
- Bouet, A., Gbedie, N. A., Boka, A., and Kouassi, N. 2015. Evaluation des variétés de riz prometteuses pour la résistance à quelques contraintes biotiques majeures et pour leurs performances agronomiques en Côte d'Ivoire. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 9:2041-2056.
- Bregaglio, S., Donatelli, M., and Confalonieri, R. 2013. Fungal infections of rice, wheat, and grape in Europe in 2030–2050. *Agron. Sustain. Dev.* 33: 767-776.
- Café-Filho, A. C., Lopes, C. A., and Rossato, M. 2018. Management of plant disease epidemics with irrigation practices. *Irrigation in agroecosystems*. G. Ondrasek, ed. IntechOpen, London, UK.
- Cartwright, R. D., Groth, D. E., Wamish, Y. A., Greer, C. A., Calvert, L. A., Cruz, C. M. V., Verdier, V., and Way, M. O., eds. 2018. *Compendium of Rice Diseases and Pests*, 2nd Ed. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN.
- Carvajal-Yepes, M., Cardwell, K., Nelson, A., Garrett, K. A., Giovani, B., Saunders, D. G. O., Kamoun, S., Legg, J. P., Verdier, V., Lessel, J., Neher, R. A., Day, R., Pardey, P., Gullino, M. L., Records, A. R., Bextine, B., Leach, J. E., Staiger, S., and Tohme, J. 2019. A global surveillance system for crop diseases. *Science* 364:1237-1239.
- CountrySTAT. 2021. *Annuaire statistique agricole 1993-2021: Superficie des céréales*. CountrySTAT, Burkina Faso.
- Daré, W., Venot, J.-P., Kaboré, E., Tapsoba, A., Traoré, F., Gérard, F., Carboni, S., Idani, D., Kambiré, H., and Napon, K. 2019. Grands aménagements hydroagricoles, inégalités environnementales et participation: le cas de Bagré au Burkina Faso. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement* 19:1.

- Demont, M. 2013. Reversing urban bias in African rice markets: A review of 19 National Rice Development Strategies. *Glob. Food Secur.-Agric. Policy Econ. Environ.* 2:172-181.
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1997. FAOSTAT statistical database. Rome. <http://www.fao.org/faostat/>.
- Fomba, S. N. 1984. Rice disease situation in mangrove and associated swamps in Sierra Leone. *Trop. Pest Manage.* 30:73-81.
- Hossain, M. M., Sultana, F., and Asadur Rahman, A. H. M. 2014. A comparative screening of hybrid, modern varieties and local rice cultivar for brown leaf spot disease susceptibility and yield performance. *Arch. Phytopathol. Plant Prot.* 47:795-802.
- Jones, G. D., ed. 1998. *The epidemiology of plant diseases*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Kam, H., Laing, M. D., Ouoba, J., and Ndijondjop, M.-N. 2013. Rice traits preferred by farmers and their perceptions of rice yellow mottle virus (RYMV) disease in Cascades Region of Burkina Faso. *Afr. J. Agric. Res.* 8:2703-2712.
- Kassankogno, A. I., Saibou, A., Ouedraogo, I., Kpemoua, K. E., Nana, A., Ouedraogo, L., and Sankara, P. 2015. Caractéristiques morphologique et phénotypique des isolats de *Magnaporthe grisea* du Burkina Faso et du Togo. *Afr. Sci.* 11:5.
- Katic, P. G., Namara, R. E., Hope, L., Owusu, E., and Fujii, H. 2013. Rice and irrigation in West Africa: Achieving food security with agricultural water management strategies. *Water Resour. Econ.* 1:75-92.
- Kijima, Y., Ito, Y., and Otsuka, K. 2012. Assessing the Impact of Training on Lowland Rice Productivity in an African Setting: Evidence from Uganda. *World Dev.* 40:1610-1618.
- Kusai, N. A., Azmi, M. M. Z., Zainudin, N. A. I. M., Yusof, M. T., and Razak, A. A. 2017. Morphological and molecular characterization, sexual reproduction, and pathogenicity of *Setosphaeria rostrata* isolates from rice leaf spot. *Mycologia* 108:905-914.
- Lamichhane, J. R., and Bartoli, C. 2015. Plant pathogenic bacteria in open irrigation systems: what risk for crop health? *Plant Pathol.* 64:757-766.
- Lang, J. M., Hamilton, J. P., Diaz, M. G. Q., Van Sluys, M. A., Burgos, M. R. G., Cruz, C. M. V., Buell, C. B., Tisserat, N. A., and Leaf, J. E. 2010. Genomics-based diagnostic marker development for *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and *X. oryzae* pv. *oryzicola*. *Plant Dis.* 94:311-319.
- Long, D. H., Lee, F. N., and TeBeest, D. O. 2000. Effect of Nitrogen Fertilization on Disease Progress of Rice Blast on Susceptible and Resistant Cultivars. *Plant Dis.* 84:403-409.
- MAHRH. 2011. Burkina Faso: National Rice Development Strategy (NRDS). Ouagadougou, Burkina Faso. https://riceforafrica.net/images/stories/PDF/burkina_faso_en.pdf
- Mathur, S. B., and Kongsdal, O. 2003. Common Laboratory Seed Health Testing Methods for Detecting Fungi. Danish Government Institute of Seed Pathology for Developing Countries, Copenhagen.
- Mendez del Villar, P., and Bauer, J.-M. 2013. Rice in West Africa: dynamics, policies and trends. *Cah. Agric.* 22:336-344.
- Mew, T. W., and Gonzales, P. 2002. A handbook of rice seedborne fungi. IRRI (International Rice Research Institute), Los Banos, Philippines; Science Publishers, Inc., Enfield, U.S.A.
- Niño-Liu, D. O., Ronald, P. C., and Bogdanove, A. J. 2006. *Xanthomonas oryzae* pathovars: model pathogens of a model crop. *Mol. Plant Pathol.* 7:303-324.
- Nonvide, G. M. A., Sarpong, D. B., Kwadzo, G. T. M., Anim-Somuah, H., and Amoussouga Gero, F. 2017. Farmers' perceptions of irrigation and constraints on rice production in Benin: a stakeholder-consultation approach. *Int. J. Water Resour. Dev.* 34:1001-1021.
- Ou, S. 1985. *Rice Diseases*, 2nd Ed. Commonwealth Mycological Institute, Kew, UK.
- Ouedraogo, I., Wonni, I., Sereme, D., and Kabore, K. B. 2016. Survey of Fungal Seed-Borne Diseases of Rice in Burkina Faso. *Int. J. Agric. Innov. Res.* 5:476-480.
- Pagán, I., Fraile, A., and García-Arenal, F. 2016. Evolution of the Interactions of Viruses with Their Plant Hosts. Pages 127-154 in: *Virus Evolution: Current Research and Future Directions* S. C. Weaver, M. Denison, M. Roossinck, and M. Vignuzzi, eds. Caister Academic Press, U.K.
- Pannu, P. P. S., Chahal, S. S., Mandeep, K., and Sidhu, S. S. 2005. Influence of weather variables on the development of brown leaf spot caused by *Helminthosporium oryzae* in rice. *Indian Phytopathol.* 58:489-492.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ragasa, C., and Chapoto, A. 2017. Limits to Green Revolution in rice in Africa: The case of Ghana. *Land Use Policy* 66:304-321.
- Reddy, A. P. K., Katyal, J. C., Rouse, D. I., and MacKenzie, D. R. 1979. Relationship Between Nitrogen Fertilization, Bacterial Leaf Blight Severity, and Yield of Rice. *Phytopathology* 69:970-973.
- Savary, S., Jouanin, C., Félix, I., Gourdain, E., Piroux, F., Willocquet, L., and Brun, F. 2016. Assessing plant health in a network of experiments on hardy winter wheat varieties in France: multivariate and risk factor analyses. *Eur. J. Plant Pathol.* 146:757-778.
- Savary, S., Mila, A., Willocquet, L., Esker, P. D., Carisse, O., and McRoberts, N. 2011b. Risk Factors for Crop Health Under Global Change and Agricultural Shifts: A Framework of Analyses Using Rice in Tropical and Subtropical Asia as a Model. *Phytopathology* 101:696-709.
- Savary, S., Nelson, A., Sparks, A. H., Willocquet, L., Duveiller, E., Mahuku, G., Forbes, G., Garrett, K. A., Hodson, D., Padgham, J., Pande, S., Sharma, M., Yuen, J., and Djurle, A. 2011a. International Agricultural Research Tackling the Effects of Global and Climate Changes on Plant Diseases in the Developing World. *Plant Dis.* 95:1204-1216.
- Savary, S., Willocquet, L., Elazegui, F. A., Castilla, N. P., and Teng, P. S. 2000. Rice Pest Constraints in Tropical Asia: Quantification of Yield Losses Due to Rice Pests in a Range of Production Situations. *Plant Dis.* 84:357-369.
- Savary, S., Willocquet, L., Pethybridge, S. J., Esker, P., McRoberts, N., and Nelson, A. 2019. The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nat. Ecol. Evol.* 3:430-439.
- Séré, Y., Fargette, D., Abo, M., Wydra, K., Bemerew, M., Onasanya, A., and Akator, S. 2013. Managing the major diseases of rice in Africa. Pages 213-228 in: *Realizing Africa's Rice Promise*. M. Wopereis, D. Johnson, N. Ahmadi, E. Tollens, and A. Jalloh, eds. CAB International, Wallingford, UK.
- Sereme, D., Ouedraogo, I., Neya, B., Zida, P. E., Yao, N., and Sie, M. 2016a. Screening Improved Rice Varieties (*Oryza spp*) for their Resistance/Tolerance to Rice Yellow Mottle Virus in West Africa. *Int. J. Agric. Innov. Res.* 5:481-486.
- Sereme, D., Ouedraogo, I., Wonni, I., Yao, N., Neya, B. J., and Konate, G. 2016b. Assessment of yield losses due to Rice yellow mottle virus under field conditions in Burkina Faso. *Int. J. Curr. Adv. Res.* 5:1522-1528.
- Serpantié, G., Doré, A., Fusillier, J.-L., Moity-Maizi, P., Lidon, B., Douanio, M., Sawadogo, A., Bossa, A., and Hounkpè, J. 2019. Nouveaux risques dans les bas-fonds des terroirs soudanais. Une étude de cas au Burkina Faso. *Cah. Agric.* 28:19.
- Sié, M., Zongo, J. D., and Dona Dakouo, D. 1998. Prospection des cultivars traditionnels de riz du Burkina Faso. *Revue CAMES. Sci. Med. (Phila.)* 00:21-27.
- Soullier, G., Demont, M., Arouna, A., Lancon, F., and del Villar, P. M. 2020. The state of rice value chain upgrading in West Africa. *Glob. Food Secur.* 25:100365.
- Syller, J. 2012. Facilitative and antagonistic interactions between plant viruses in mixed infections. *Mol. Plant Pathol.* 13:204-216.
- Tapsoba, A., Gérard, F., and Daré, W. s. 2018. Grands périmètres irrigués et résilience des paysans au Sahel. *Le cas de Bagré au Burkina Faso. Revue internationale des études du développement* 235:147-176.
- Tollenaere, C., Lacombe, S., Wonni, I., Barro, M., Ndougoua, C., Gnacko, F., Sereme, D., Jacobs, J. M., Hebrard, E., Cunnac, S., and Brugidou, C. 2017. Virus-Bacteria Rice Co-Infection in Africa: Field Estimation, Reciprocal Effects, Molecular Mechanisms, and Evolutionary Implications. *Front. Plant Sci.* 8:645.
- Tollenaere, C., Susi, H., and Laine, A. L. 2016. Evolutionary and Epidemiological Implications of Multiple Infection in Plants. *Trends Plant Sci.* 21:80-90.
- Traoré, O., Pinel-Galzi, A., Sorho, F., Sarra, S., Rakotomalala, M., Sangu, E., Kanyeka, Z., Sere, Y., Konate, G., and Fargette, D. 2009. A reassessment of the epidemiology of Rice yellow mottle virus following recent advances in field and molecular studies. *Virus Res.* 141:258-267.
- Traoré, O., Traoré, E. V. S., Gumedzoé, M. Y. D., and Konaté, G. 2008. Diagnostic sérologique des isolats soudano-sahéliens du virus de la panachure jaune du riz (Rice Yellow Mottle Virus, RYMV). *Tropicultura* 26:74-77.
- Trovão, N. S., Baele, G., Vrancken, B., Bielejec, F., Suchard, M. A., Fargette, D., and Lemey, P. 2015. Host ecology determines the dispersal patterns of a plant virus. *Virus Evol.* 1:vev016.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wonni, I., Ouedraogo, L., and Verdier, V. 2011. First Report of Bacterial Leaf Streak Caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* on Rice in Burkina Faso. *Plant Dis.* 95:72-73.
- Xie, H., Perez, N., Anderson, W., Ringler, C., and You, L. 2018. Can Sub-Saharan Africa feed itself? The role of irrigation development in the region's drylands for food security. *Water Int.* 43:796-814.
- Zeigler, R. S., and Barclay, A. 2008. The Relevance of Rice. *Rice (N. Y.)* 1:3-10.

3. La conclusion

Les réponses obtenues lors des enquêtes ont montré des différences importantes en termes de pratiques culturales entre les bas-fonds et les périmètres irrigués. En particulier, la possibilité de réaliser deux saisons de riziculture par an est observée uniquement dans les périmètres irrigués, où la fertilisation minérale est systématique, de même que le repiquage. Les variétés homologuées sont surtout utilisées dans les zones irriguées, avec pour variétés les plus courantes la FKR62N et la FKR64 (appelée 'TS2' par les producteurs). Ces variétés sont présentes dans tous les sites sauf à Tengrela, où nous avons échantillonné uniquement des variétés paysannes sur les quatre années de l'étude.

Nos résultats montrent que globalement la fréquence des symptômes (quatre maladies confondues) est plus élevée en riziculture irriguée que dans les bas-fonds. C'est aussi le cas si on regarde en particulier la bactériose à stries foliaires d'une part, et la pyriculariose d'autre part. L'incidence de ces deux maladies est fortement influencée par l'environnement et/ou les niveaux de fertilisation du sol, car des apports de fertilisants favorisent le développement de ces deux maladies (Koné 2019 ; Long *et al.*, 2000). Or nous avons pu observer que les zones irriguées recevaient systématiquement de la fertilisation minérale, tandis que ce n'était le cas que dans 69,7% des parcelles de bas-fond. Il est donc probable que ce facteur soit à l'origine des différences observées pour la bactériose à stries foliaires et la pyriculariose.

En revanche, nos résultats indiquent que la panachure jaune du riz et l'helminthosporiose ne sont pas affectées par le système de riziculture. Pour la panachure jaune, c'est le site particulier qui est important. En effet, aussi bien à l'échelle de la plante qu'au niveau du champ, cette maladie virale a été trouvée avec une fréquence plus élevée en irrigué dans la zone de Bazon, alors que l'inverse est observé dans la zone de Bama (bas-fonds de Badala particulièrement touché par les symptômes de panachure jaune).

Enfin l'helminthosporiose a été trouvée en forte fréquence de champs infectés, et forte incidence au sein des parcelles. Ces deux paramètres étaient les plus élevés parmi les quatre maladies.

Les fréquences de co-occurrence sont plus élevées dans les périmètres irrigués que dans les bas-fonds. Sur l'ensemble du jeu de données, elles sont comprises entre 9,5% pour la panachure jaune du riz et la pyriculariose et 40,8% pour l'helminthosporiose et la pyriculariose du riz.

Les résultats obtenus montrent que les symptômes sont plus fréquents dans les périmètres irrigués, montrant l'importance de focaliser les actions de sensibilisation et le déploiement de

méthode de lutte dans ces systèmes par ailleurs plus productifs que les bas-fonds et jouant un rôle très important dans la production nationale du riz au Burkina Faso.

Ce premier chapitre a permis de caractériser les différences entre sites et entre systèmes de riziculture en termes de maladies et de pratiques culturelles. Néanmoins, les informations disponibles sur les variétés de riz cultivées dans les champs étudiés restent partielles. En phytopathologie, comme dans l'étude du microbiome associé aux racines, il est important de caractériser la plante hôte, en termes de diversité génétique.

Chapitre III : La caractérisation de la diversité génétique du riz cultivé au Burkina Faso

1. L'introduction

En Afrique de l'Ouest, deux espèces de riz sont cultivées, le riz africain *Oryza glaberrima* et le riz asiatique *Oryza sativa*. Le second est beaucoup plus fréquent, la culture de *O. glaberrima* étant devenue largement minoritaire, ne se maintenant que pour certaines traditions ou dans des sites ne permettant pas de cultiver *O. sativa* (Linares, 2002). Malgré son importance pour la sécurité alimentaire en Afrique de l'Ouest, la diversité génétique du riz cultivé dans les champs des agriculteurs reste peu étudiée dans cette région. Pourtant, documenter la dynamique existant au sein des banques de variétés cultivées, ainsi que la dynamique de la diversité effectivement cultivée dans les champs des producteurs, est un prérequis pour une meilleure gestion de l'agrobiodiversité. En effet, nous devons tout à la fois mettre à profit les cultivars améliorés, ayant des facultés particulières et de bons rendements (Sié *et al.*, 1998), mais aussi préserver la diversité de variétés locales, susceptibles d'alimenter le développement de nouvelles variétés ayant des propriétés agronomiques intéressantes dans le futur (Kam *et al.*, 2017).

Dans cette étude, nous avons caractérisé la diversité génétique d'échantillons de *O. sativa* issus : 1) de variétés homologuées au Burkina Faso ou en Afrique de l'Ouest, et 2) de parcelles étudiées dans les six sites de l'ouest du Burkina Faso, dont trois sont des périmètres irrigués et trois des bas-fonds pluviaux voisins. Un total de 77 échantillons a ainsi été génotypé avec des milliers de SNP (Single Nucleotide Polymorphisms). Les données obtenues ont été analysées dans le cadre de la diversité génétique mondiale du riz en utilisant les données disponibles pour 3000 génomes ('3K rice genomes project') comme jeu de données de référence (Thomson *et al.*, 2014).

L'objectif de l'étude était de caractériser les plantes échantillonnées dans le cadre de nos études sur les maladies et le microbiome, dans six sites de l'Ouest du Burkina Faso, et ainsi d'attribuer un groupe génétique au riz collecté dans chacune des parcelles étudiées. Les données génétiques obtenues ont ensuite été comparées aux informations fournies par les producteurs (noms de variétés citées dans les enquêtes) afin de vérifier la congruence des résultats. Enfin, nous avons aussi estimé des indices de diversité génétique et de différenciation entre les six sites étudiés.

En outre, un autre objectif important était d'alimenter les données génomiques du programme riz et riziculture de l'INERA, afin d'évaluer la part de la diversité mondiale présente dans les variétés cultivées au Burkina Faso. Idéalement à terme, ces données génomiques pourraient permettre de dessiner des marqueurs génétiques facilitant la traçabilité des variétés homologuées au Burkina Faso.

2. L'article 2: Genetic structure and diversity of rice from certified cultivars and farmer's fields in Burkina Faso

Publié dans le journal *Crops* : <https://www.mdpi.com/2673-7655/1/3/13>

Résumé : La diversité génétique du riz cultivé dans les champs des agriculteurs reste peu étudiée en Afrique de l'Ouest malgré l'importance du riz pour la sécurité alimentaire dans cette région. Dans cette étude, nous avons génotypé des échantillons de riz du Burkina Faso en utilisant la matrice C6AIR SNP (Single Nucleotide Polymorphism) (IRRI): 27 variétés homologuées et 50 échantillons de riz collectés dans des rizières de trois zones géographiques de l'ouest du Burkina Faso. La plupart des variétés homologuées ont été regroupées dans le groupe génétique *indica*, à l'exception d'un assigné à *admix* et sept ont été assignés au groupe *japonica*. Tous les échantillons de riz, sauf un, provenant des champs des agriculteurs appartenaient au groupe *indica*. L'autre échantillon, qui a été groupé de manière inattendue avec le groupe génétique *Aus*, provenait d'un site connu pour être différent en termes de pratiques agronomiques, et qui s'est révélé être très différencié des cinq autres sites. En dehors de ce site particulier, le riz cultivé dans les zones irriguées ne différait pas du riz échantillonné dans les bas-fonds. Enfin, les données génétiques obtenues ont confirmé la fréquence élevée d'une variété (TS2), en accord avec les entretiens réalisés avec les agriculteurs. Nous argumentons sur l'importance de documenter et de préserver l'agro-biodiversité du riz du Burkina Faso comme une condition préalable pour faire face aux défis actuels de la demande croissante de riz et des changements globaux.

Mots clés : riz ; diversité génétique ; *Oryza sativa* ; SNP ; Burkina Faso.

Assessment of Genetic Diversity of Rice in Registered Cultivars and Farmers' Fields in Burkina Faso

Mariam Barro ^{1,2,3,*}, Kadougoudiou Abdourasmane Konate ¹, Issa Wonni ¹, Abalo Itolou Kassankogno ¹, François Sabot ⁴ , Laurence Albar ³, Irénée Somda ², Gilles Béna ³, Alain Ghesquière ⁴, Honoré Kam ¹, Moussa Sié ¹, Philippe Cubry ^{4,†}  and Charlotte Tollenaere ^{3,†} 

- ¹ INERA, Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles du Burkina Faso, Station de Farako-Bâ, Bobo-Dioulasso BP 910, Burkina Faso; kadougoudiou@gmail.com (K.A.K.); wonniissa@gmail.com (I.W.); kassinera@yahoo.fr (A.I.K.); kamhonore@gmail.com (H.K.); moussa.sie14@gmail.com (M.S.)
- ² Institut du Développement rural, Laboratoire des Systèmes naturels, Agrosystèmes et Ingénierie de l'Environnement (SyNAIE), University Nazi Boni, Bobo-Dioulasso BP 910, Burkina Faso; ireneesomda@yahoo.fr
- ³ PHIM Plant Health Institute of Montpellier, University Montpellier, IRD, CIRAD, INRAE, Institut Agro, F-34394 Montpellier, France; laurence.albar@ird.fr (L.A.); gilles.bena@ird.fr (G.B.); charlotte.tollenaere@ird.fr (C.T.)
- ⁴ DIADE, University Montpellier, CIRAD, IRD, F-34394 Montpellier, France; francois.sabot@ird.fr (F.S.); alain.ghesquiere@ird.fr (A.G.); philippe.cubry@ird.fr (P.C.)
- * Correspondence: mariakinabarro@gmail.com
- † These authors contributed equally to this work.



Citation: Barro, M.; Konate, K.A.; Wonni, I.; Kassankogno, A.I.; Sabot, F.; Albar, L.; Somda, I.; Béna, G.; Ghesquière, A.; Kam, H.; et al. Assessment of Genetic Diversity of Rice in Registered Cultivars and Farmers' Fields in Burkina Faso. *Crops* **2021**, *1*, 129–140. <https://doi.org/10.3390/crops1030013>

Academic Editor: Qing-Yao Shu

Received: 21 September 2021

Accepted: 29 October 2021

Published: 3 November 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Abstract: The genetic diversity of cultivated rice in farmers' fields remains understudied in West Africa despite the importance of rice for food security in this region. In this study, we genotyped rice samples from Burkina Faso using the C6AIR SNP (Single Nucleotide Polymorphism) array (IRRI), including 27 registered cultivars and 50 rice samples collected in rice fields from three geographical zones in western Burkina Faso. Most of the registered cultivars clustered with the *indica* genetic group, except seven assigned to *japonica* and one admix. All but one of the rice samples from farmers' fields belonged to the *indica* group. The other field sample, which unexpectedly clustered with the *Aus* genetic group, originated from a rainfed lowland site known to differ in terms of agronomic practices, and which revealed to be highly differentiated from the five other sites. Apart from this peculiar site, the rice grown in irrigated areas did not differ from rice sampled in rainfed lowlands. Finally, obtained genetic data confirmed the high frequency of one cultivar, in congruence with farmers' interviews. We argue on the importance to document and preserve the high agro-biodiversity observed in rice from Burkina Faso as a prerequisite to face the current challenges of growing rice demand and global change.

Keywords: rice; genetic diversity; *Oryza sativa*; SNP; Burkina Faso

1. Introduction

Crop genetic diversity is a component of agro-biodiversity, with high value for nutrition and adaptation to biotic and abiotic stresses [1], particularly in the context of global changes [2]. It contributes rendering farming systems more stable, robust and sustainable. On the other hand, the development, dissemination and adoption of improved cultivars is a pathway to increasing crop productivity and aligning this with market demands. A deep knowledge of registered cultivars at a genomic level, as well as crop genetic diversity actually grown locally, are important pieces of information to take into account for plant diversity management and crop improvement.

Rice is rapidly becoming a staple food in the African diet. In West Africa, the average annual production is 10.1 million tons (milled equivalent, 2009–2019 period, [3]), and the average annual growth of production (2009–2019) is higher than 10% [3]. However, it still

does not meet the demand, with imports representing 46% of rice consumption on average annually over the 2009–2019 period [3]. Efforts have consequently been pursued to increase rice production in a sustainable manner in order to decrease the gap between production and consumption.

Two rice species are cultivated in West Africa: the African rice *Oryza glaberrima* Steud. and the Asian rice *Oryza sativa* L. The second of these is, nowadays, by far the most cultivated in West African farming fields, with *O. glaberrima* being restricted to small areas, grown in places that are unsuitable for *O. sativa* and maintained mainly for social reasons [4]. African rice is known for its resistance to biotic and abiotic stresses and was consequently included in *O. sativa* genetic improvement programs, led by AfricaRice (Africa Rice Center). This resulted to the creation of improved cultivars named NERICA (New Rice for Africa) and some of the cultivars named ARICA (Advanced Rice for Africa), both being groups of elite cultivars specifically adapted to rice production in Africa [5,6].

Research aimed at describing rice genetics in West Africa remain rare. The number of genetic markers used (less than 100; [7–9]) limited the impact of various studies, but two notable exceptions exist. First, Ndjiondjop et al. [6] used a panel of 27,560 SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) to characterize 330 rice genotypes widely used in Africa, including NERICA and ARICA cultivars, and found two highly differentiated genetic groups corresponding to the different rice growing systems: lowland (primarily *indica* and lowland NERICAs) and upland (*japonica* and upland NERICAs). Second, Diop et al. [10] analyzed a set of 280 samples (landraces from Casamance/Senegal and other cultivars from West Africa in general) by genotyping-by-sequencing (GBS). Analyzed samples belonged to four genetic subpopulations: *O. glaberrima*, *O. sativa japonica*, *O. sativa indica* Group 1 and *O. sativa indica* Group 2, with high genetic diversity within the majority group *O. sativa indica*.

Focusing on Burkina Faso in particular, research projects aiming to describe the genetic diversity from rice landraces began with a prospection all over the country by Moussa Sié in 1983–1984 [11,12]. Then, a new sampling was performed in 2008 by Honoré Kam in 59 villages from four regions in western Burkina Faso, including 47 *O. glaberrima* samples among the 330 collected accessions, with a characterization of agro-morphological diversity [13] and genetic diversity using 23 microsatellites markers [14]. As expected, considering that upland ecology is not very common in Burkina Faso, only 11 accessions were assigned to the *O. sativa japonica* genetic group; the *indica* group was, consequently, by far the most abundant and could be subdivided into three genetic groups [14].

Considering the recent rise in areas cultivated in rice in Burkina Faso (three-fold between 2006 and 2016, FAOSTAT), and the intensification of rice cultivation [15], it is likely that the genetic diversity of rice in the fields is rapidly evolving as well, requiring a more up to date picture of rice genetic diversity in this country to be obtained.

Among the four rice production systems existing in West Africa (rainfed upland, rainfed lowland, irrigated and mangrove swamps [16,17]), two are important in Burkina Faso. First, rainfed lowland rice represents the largest rice growing area in the country (67% between 1984 and 2009, [18]). Second, irrigated rice represents less than 30% of harvest areas (FAOSTAT), but constitutes more than half of the total paddy rice produced [18]. Rice is grown in Burkina Faso over all 13 regions, but most of the production comes from the Hauts Bassins, Centre-Est, Boucle du Mouhoun and Cascades regions [18,19].

Because rice genomics is important for agro-biodiversity characterization and the objective of rice self-sufficiency in a country with a fast-growing population [20], it is timely to provide an update on the genetic characterization of rice cultivars available, and rice actually cultivated, in Burkina Faso. To this purpose, we selected two sets of samples for genotyping: (1) a set of cultivars registered in Burkina Faso or West Africa, and (2) a set of samples from farmers' fields located in six study sites in western Burkina Faso. We addressed the following questions: (i) What is the genetic diversity of rice from Burkina Faso compared to worldwide rice diversity? (ii) What is the genetic diversity and differentiation of rice actually grown by the smallholder rice farmers in irrigated and rainfed lowland sites in western Burkina Faso? (iii) What is the

correspondence between registered cultivars, genetic assignation of field samples and cultivars' names as known by the farmers?

2. Materials and Methods

We selected 27 registered cultivars, including some already adopted by the farmers in Burkina Faso, and recent elite varieties from African breeding programs. The information related to each of them appears in Table 1.

Table 1. List of registered cultivars from INERA/Burkina Faso analyzed in this study.

Cultivar	Synonym	Origin	Introduction Date	Time to Maturity	Group
FKR02	GAMBIAKA	Gambia	1970	145	<i>indica</i>
FKR04	SINTANE DIOFOR	Senegal (Casamance)	1960	120	-
FKR14	4418	Inde	1976	125	<i>indica</i>
FKR16	4456	Inde	1976	120	<i>indica</i>
FKR18	SC 27	Burkina Faso	1980	135	<i>indica</i>
FKR21	ITA 257	IITA/Nigeria	1987	98	<i>japonica</i>
FKR33	1195-5-2	Burkina Faso	1982	98	<i>japonica</i>
FKR34	RP 1125-1526-2	Inde	1984	129	<i>indica</i>
FKR42	IR64	IRRI/Philippines	1989	123	<i>indica</i>
FKR45N	WAB880-1-38 NERICA 12	AfricaRice	1999	95	<i>japonica</i> (NERICA upland)
FKR55	WAB450-I-BL-1-736-HB NERICA8	AfricaRice/INERA	-	75–95	<i>japonica</i> (NERICA upland)
FKR56N	WSA 161-B-9-3 NERICA L-41	AfricaRice	1999	116	<i>indica</i> (NERICA, lowland)
FKR59	WAB9984	AfricaRice	2009	90	<i>japonica</i> <i>Indica</i>
FKR60N	WAS122-IDSA-1 NERICA L-20	AfricaRice	1999	115	(NERICA, lowland)
FKR61	WAB C1 65	AfricaRice	2009	90	<i>japonica</i> <i>Indica</i>
FKR62N	WAS 122-IDSA-1 NERICA L-19	AfricaRice	1999	118	(NERICA, lowland)
FKR64	TS2	Taiwan DGPV/INERA	-	120	<i>indica</i>
FKR66	WAT1046-B43	AfricaRice	2010	125	<i>indica</i>
FKR70	IR 75-884-12-12	AfricaRice	2009	130	<i>indica</i>
FKR74	WAB 2094-WAC2-TGR2-B ARICA1	AfricaRice/INERA	-	101	<i>indica</i> (ARICA lowland)
FKR76	F6-36	DGPV/INERA	2012	90	<i>indica</i>
FKR78	F6-41	DGPV/INERA	2012	97	<i>indica</i>
FKR80	F6-49	DGPV/INERA	2012	98	<i>indica</i>
FKR84	ORYLUX 6	AfricaRice/INERA	-	100–105	<i>indica</i>
NERICA4	WAB450-I-B-P-91-HB	AfricaRice/INERA	-	95–100	<i>japonica</i> (NERICA upland)
SAHEL177	WAS 197-B-6-3-11	AfricaRice/Saint-Louis	-	122	<i>indica</i>
SAHEL328	WAS 197-B-4-1-5	ISRA/AfricaRice	-	116	<i>indica</i>

For each cultivar, we indicate the potential synonym (with usual name in bold), the country or organism of origin, the date of introduction in Burkina Faso, the time to maturity (in days) and the genetic group based on a priori knowledge. Most of the cultivars' names begin with 'FKR', which stands for 'Farako-Bâ Riz'. Further information (pedigrees and/or agro-morphological information) can be found in [21,22].

In addition, we took advantage of a sampling previously performed in six sites located in western Burkina Faso [23]. These six sites are located in three geographical zones (Bama, Banzon and Karfiguela, see Figure 1a), each zone comprising one irrigated area

and a neighboring rainfed lowland. The present study focused on 50 fields visited in 2018 (7–11 fields per site, 8.33 on average, see Table 2).

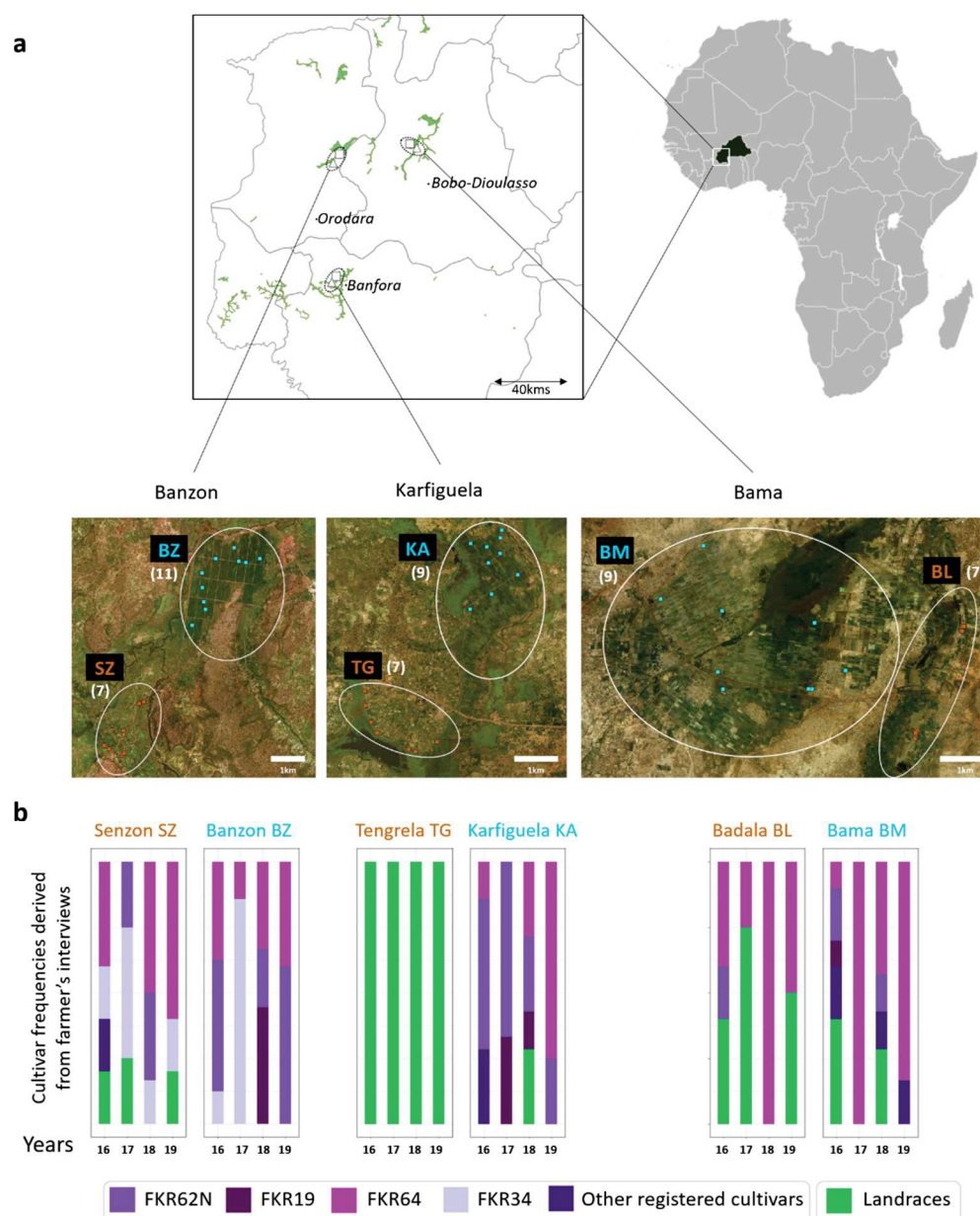


Figure 1. Information on the studied sites: geographic location, rice growing systems and rice cultivars grown according to interviewed farmers. (a) Map of the rice sampling locations: Up right: location of Burkina Faso in Africa (from https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/d/d0/Location_map_of_Burkina_Faso_in_Africa.svg, accessed on 14 April 2021). Up left: location of the three studied geographic zones in western Burkina Faso, each comprising an irrigated perimeter (square) and neighboring rainfed site (triangle). The location of all rice fields and irrigated areas from the Burkina Faso land occupation database (<https://www.ignfi.fr/fr/portfolio-item/occupation-des-terres-burkina-fao/>, accessed on 12 May 2021) appears in green on the map. Down: location of the studied fields within each of the three zones (Bama, Bazon and Karfiguela, satellite Google Earth images). Irrigated studied fields (BZ: Bazon; KA: Karfiguela; BM: Bama) are represented in blue, while fields in rainfed lowlands (SZ: Senzon; TG: Tengrela, BL: Badala) are in orange. The number of fields per site is indicated in brackets. (b) Frequency of rice cultivars, according to farmers' interviews, in the six study sites and the different years (2016–2019 dataset). Each plot corresponds to one site and each bar to a particular year, while the colors correspond to the rice cultivars cited by the farmers.

Table 2. Obtained data for each of the six study sites: characteristics, GPS coordinates, number of analyzed samples and gene diversity.

Geographical Zone	Site	Rice Production System	Latitude	Longitude	N Samples	Gene Diversity	
Bama	Badala (BL)	RL	11.368	−4.373	7	0.125	0.117
	Bama (BM)	IR	11.390	−4.410	9		0.131
Banzon	Senzon (SZ)	RL	11.288	−4.829	7	0.113	0.124
	Banzon (BZ)	IR	11.335	−4.796	11		0.108
Karfiguela	Tengrela (TG)	RL	10.648	−4.838	7	0.155	0.132
	Karfiguela (KA)	IR	10.678	−4.813	9		0.130
Average						0.131	0.124
Global					50	0.137	

Each sample corresponded to one rice leaf per field and was collected between September and December 2018. In 40 out of the 50 fields (80%), we interviewed the farmer and asked for the rice cultivar grown. We also performed farmers' interviews at the same sites in the two previous years (2016–2017) and the subsequent year (2019) [23]. A synthesis of obtained responses (annual frequencies of cultivars grown over the four-year period) are reported in Figure 1b and detailed information is available at <https://dataverse.ird.fr/dataset.xhtml?persistentId=doi:10.23708/8FDWIE> (accessed on 22 April 2021). In every case, we obtained permission from the farmers to work in their fields, and the management of the entire project followed the guidelines of the Nagoya protocol regarding access and benefit sharing.

Wet lab work (both DNA extraction and SNP genotyping) was performed at the Genotyping Services Lab at the International Rice Research Institute (IRRI). DNA fingerprinting approach used the Illumina Infinium rice 6K chip (C6AIR) [24], a set of SNPs designed to characterize the diversity within *O. sativa* species. This chip has already been used in rice diversity studies, for example, to characterize rice samples from Bangladesh [25]. SNP genotyping data table was provided by the genotyping platform and used for subsequent analysis.

In order to place the rice diversity from Burkina Faso in the global context of Asian rice diversity, we downloaded the 29 mio SNP datasets from the 3K genome data available at <https://snp-seek.irri.org/> (accessed on 31 March 2021). Obtained PLINK binary files were converted to VCF using PLINK software v1.9 [26], enabling the keep-allele-order option. SNPs' positions corresponding to the C6AIR were extracted from the VCF file using bcftools v1.9 [27], then imported within the R software v4.1.0 [28], as well as the genotyping table from accessions from Burkina Faso. Datasets from the chip genotyping and from the 3K genome data were merged prior to applying genomic filters. In order to keep best-quality SNPs, we applied the following filters SNPwise: less than 15% of missing data considering only the accessions from Burkina Faso, less than 10% missing data considering the whole dataset and an additional filter on heterozygosity, which removed positions with more than 45% heterozygosity. We ended up with a final dataset including 5247 SNPs.

We first conducted a Principal Component Analysis (PCA) using LEA3.1 R package [29]. Graphical display of obtained PCA (Figure 2) was made using ggplot2 R package v3.3.5 [30]. Datasets were converted to the genind format from the adegenet R package v2.1.3 [31] and analyzed both with adegenet and hierfstat R package v0.5-7 [32]. A Discriminant Analyses on Principal Components (DAPC) was performed, using the 3K diversity groups as reference, to assign accessions from Burkina Faso to these groups (Figure S1). We then focused our analysis on the accessions from this study (samples from Burkina Faso) and first computed a genetic tree within these samples (Figure 3). Genetic distances between the accessions were computed using the dist.gene function and the resulting Neighbor-Joining tree was computed using the ape R package v5.5 [33]. Graphical representation was made using the 'fan' option of the ggtree R package v3.1.2 [34]. A PCA was then computed considering only the field genotypes (with or without a peculiar accession, Figures 4 and S2) with the dudi.pca function of ade4 R

package v1.7-17 [35]. Finally, basic population genetics descriptive statistics (gene diversity and populations pairwise F_{ST}), considering different levels of hierarchy, were computed using hierfstat (Tables 2, 3 and S1).

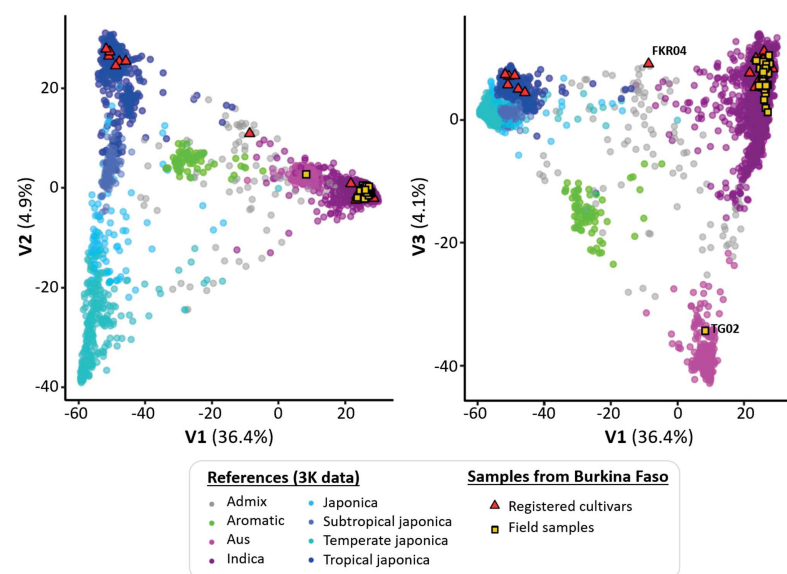


Figure 2. Principal Component Analysis (PCA) based on SNP data for the rice reference data for worldwide diversity (3K genomes) and this study's 77 samples from Burkina Faso. The reference samples represented as colored points according to the genetic group. The samples from Burkina Faso (this study) are shown: with registered cultivars represented with orange triangles and samples from farmers' fields with yellow squares. The left-hand side of the figure presents the first and second axes of the PCA, while the first and third axes are shown on the right. Among the 77 analyzed samples, two (the registered cultivar FKR04 and the landrace from Tengrela site TG02) were revealed as being very different from the rest of the samples, and they are labelled on the right-hand side of the figure.

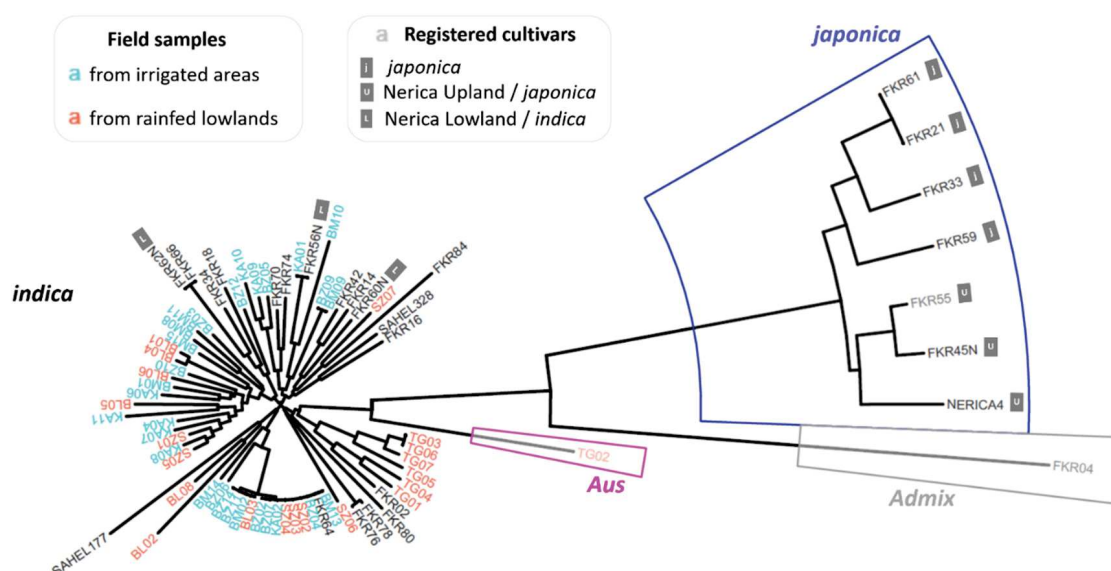


Figure 3. Unrooted Neighbor-Joining tree based on distances computed from SNP data for the 77 samples from Burkina Faso. Samples from farmers' fields begin with two letters reflecting the sampling site and appear in blue when sampled in irrigated areas (BZ: Banzon, KA: Karfiguela, BM: Bama) and in red/orange from rainfed lowlands (SZ: Senzon, TG: Tengrela, BL: Badala). On the other hand, registered cultivars appear in grey. Most of the samples (68/77 = 88.3%) are from *indica* genetic groups, surrounded in purple. The other genetic groups are indicated with colored shapes: blue for *japonica*, pink for *Aus* and grey for admix (same color scheme as in Figure 2).

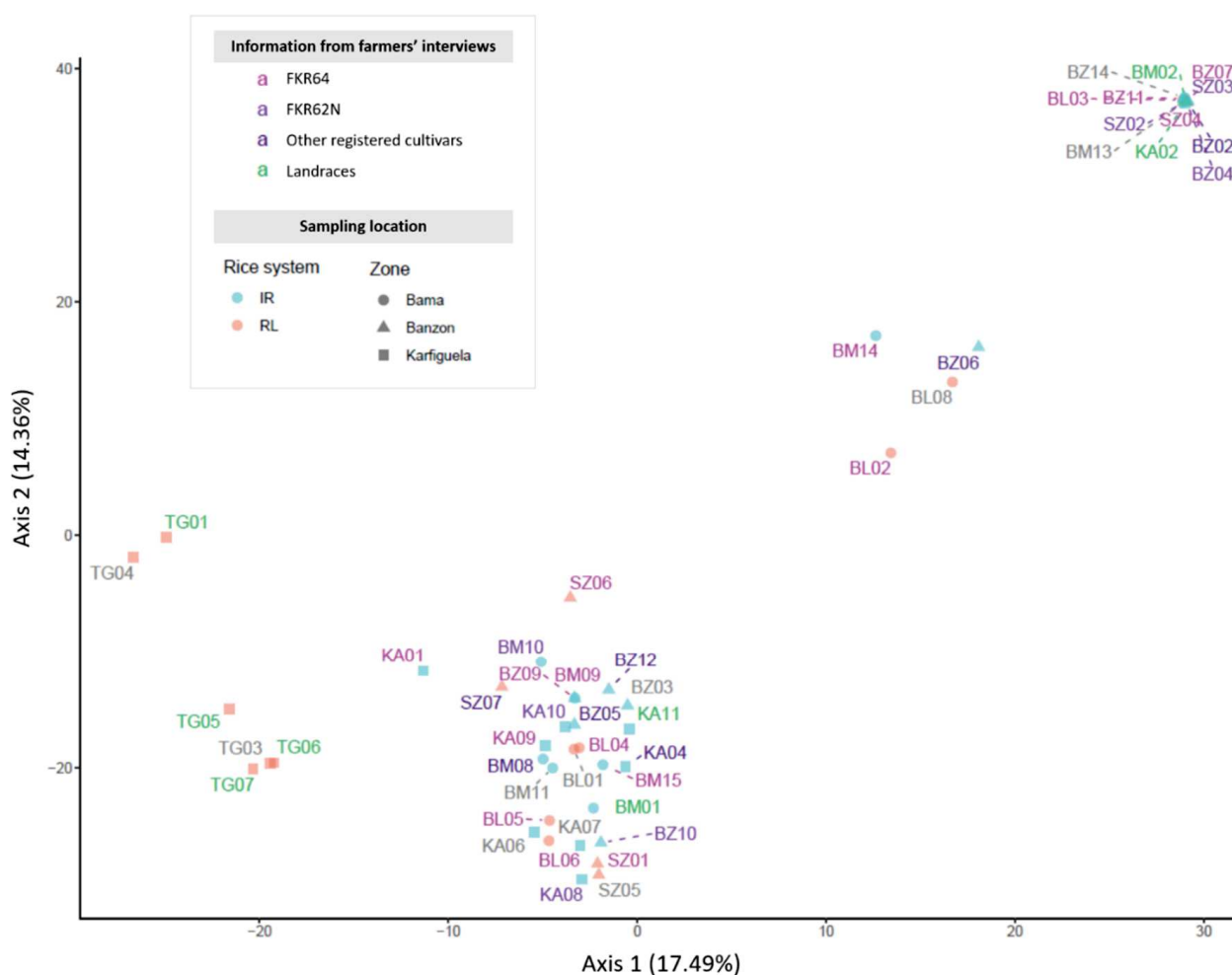


Figure 4. Principal Component Analysis (PCA) based on SNP data for the 49 samples from farmers' fields in Burkina Faso assigned to the genetic group *indica*. The color of the labels indicate the cultivar as named by the farmer during the interview. The labels are the field's identifier, with two letters reflecting the site: BL: Badala, BM: Bama, BZ: Banzon, KA: Karfiguela, SZ: Senzon TG: Tengrela. The aspect of the point indicates the sampling site: the shape corresponding to the geographical zone and the color reflecting the rice growing system.

Table 3. Pairwise F_{ST} matrix between the six study sites.

Geographical Zone	Study Site	Bama		Banzon		Karfiguela	
		Badala (BL)	Bama (BM)	Senzon (SZ)	Banzon (BZ)	Tengrela (TG)	Karfiguela (KA)
Bama	Badala (BL)	-					
	Bama (BM)	0.0018	-				
	Senzon (SZ)	0.0123	−0.0194	-			
Banzon	Banzon (BZ)	0.0563	−0.0129	−0.0194	-		
	Tengrela (TG)	0.2949	0.2531	0.2834	0.3288	-	
Karfiguela	Karfiguela (KA)	0.0310	0.0118	0.0408	0.1074	0.2615	-

3. Results

The PCA analysis including both this study's samples and the global reference of rice genomes (Figure 2), as well as the DAPC analysis (Figure S1), showed that the vast majority of the samples correspond to the *O. sativa indica* group. This result corresponds to the expectations, as none of the samples came from upland growing systems, where *japonica* are generally

found [6]. Moreover, Diop et al. [10] found that *indica* was the most widely cultivated type of lowland rice in West Africa, with very few of their samples revealed as *japonica*.

On the other hand, seven reference cultivars (FKR21, FKR33, FKR45N, FKR55, FKR59, FKR61, NERICA4) were attributed to the *japonica* group (Figures 2 and 3). These cultivars were known to be *japonica* or NERICA upland (Table 1, Figure 3) so that this result is congruent with expectations. The *japonica* group does not contain any of the analyzed samples from farmers' fields (Figures 2 and 3). We noticed that the NERICA cultivars, resulting from *O. sativa*–*O. glaberrima* crosses, do not cluster together, likely a consequence of the genotyping method. Indeed, the C6AIR SNP array [24] was designed to maximize within-species diversity for *O. sativa* and may not target the small parts of the NERICA genomes originating from *O. glaberrima*.

The cultivar FKR04, a cultivar introduced from Casamance (Senegal) in 1960 (Table 1) belonged to admix (Figures 2 and 3). Finally, one field sample, from the field labelled 'TG02', belonged to the *Aus* group (Figures 2 and 3). The *Aus* genetic group does not seem to be common in West Africa in general, as it does not appear in the two studies cited previously [6,10], whereas Sié et al. [12] reported the presence of two *Aus* rice samples in a previous sampling performed in Burkina Faso.

Global gene diversity estimated in the 27 registered cultivars from Burkina Faso was 0.282. It represented various genetic groups (*indica*, *japonica* and admix, Figure 2). Within-group diversity was also apparent as we noticed the registered cultivars from Burkina Faso are not so closed from each other's within the *indica* and *japonica* diversity groups (Figure 2). Our results, however, show that the diversity used for the registered cultivars in Burkina Faso could still be enlarged by mobilizing more genetic diversity of the rice worldwide germplasm.

Global gene diversity estimated in the 50 analyzed field samples from Burkina Faso was 0.137, and within-site genetic diversity was the highest at the Tengrela site (0.132; Table 2). On the other hand, the Bazon irrigated site presented the lowest genetic diversity (0.108; Table 2). Tengrela was also involved in all of the highest pairwise genetic differentiation values (Table 3 and Table S1). The highest between site genetic differentiation was between the Tengrela rainfed lowland and Bazon irrigated perimeter sites ($F_{ST} = 0.328$ (0.311–0.347)). Such a specificity of the site of Tengrela, compared to the five other study sites, is likely related to social reasons. Indeed, it is congruent with the data obtained for farmers' interviews, showing that, in this site specifically, rice was mostly grown by women for self-consumption only, with low frequency of chemical fertilization but often the use of manure from household waste [23].

Tengrela was also the only site where a sample was attributed to a group other than *indica*, namely the *Aus* group (Figures 2 and S2). According to farmers' interviews [23], this was the only site among the six where only landraces were grown (no use of registered cultivars, Figure 1b). The farmer named the cultivar from the field TG02 (attributed to *Aus* group) 'Samperema', while other cultivars' names from this site included ETP, Bedankaki, Bandakadi/Debale and Tchombiais. These six samples from Tengrela, although assigned to the *indica* group, were, however, differentiated from the samples found in the five other sites (Figure 3, and see the point aspect in Figures 4 and S2). They likely derive from hybridization between the locally grown landrace belonging to the *Aus* diversity group and introduced *indica* varieties, as suggested by their affinity with TG02 in the PCA (Figure S2).

In terms of rice growing systems, we note that the samples from irrigated areas and rainfed lowlands (respectively in blue and orange in Figure 3) do not specifically differ from each other, with the exception of Tengrela village, as previously mentioned (sample names beginning with 'TG' in Figure 3). Rainfed lowlands considered as a whole (three sites) had a higher gene diversity (0.149) compared to irrigated areas (0.125). The genetic differentiation between all rainfed lowland fields and all the fields located in irrigated areas was estimated to be $F_{ST} = 0.030$ (0.027–0.034). This is likely due to the peculiarity of the Tengrela site, as we note that the F_{ST} obtained between rainfed lowlands and irrigated

areas from the geographic zones of Banzon and Bama did not differ from zero (Table 3 and Figure S2).

In the phylogenetic tree (Figure 3), as well as PCA analyses (Figures 4 and S2), we also note that many field samples (from five sites: Senzon, Banzon, Karfiguela, Badala, Bama) are identical to each other's and to the reference cultivar FKR64 (commonly named TS2 in Burkina Faso, see Table 1). This cultivar, originating from Taiwan (Table 1), was frequently mentioned by the farmers from all sites, except in the peculiar site of Tengrela (Figure 1b). Consequently, genetic data and farmers' responses were in agreement in that this rice cultivar was the most frequently grown in the vast majority of the studied sites from western Burkina Faso. However, Figures 4 and S2, which present the cultivar given names according to farmers' interviews as label color, show that at the field level, the genetic assignment of samples did not always correspond to a farmer's information. This likely reflects the dynamics of rice genetic diversity in a farmer's field and illustrates that the genetic pool is not fixed but is still evolving.

4. Conclusions

Understanding the present genetic diversity and distribution of crops is crucial for in situ agro-biodiversity conservation programs as well as for crop improvement, with the selection of parents with diverse genetic background.

Our results firstly offer a picture of rice genetic diversity in six sites, furthermore characterized in terms of agricultural practices and the levels of major diseases [23], representing irrigated areas and rainfed lowlands in western Burkina Faso. We confirmed that *indica* rice is by far the most frequently grown, but we also identified a sample from the *Aus* genetic group. We found no major differences between rice cultivated in lowlands vs irrigated areas, except for the lowland site of Tengrela (TG), where rice is grown traditionally (low input) by women using traditional landraces. We confirmed the predominance of one registered cultivar (registered as FKR64, and named TS2 by the farmers) in the five other sites. These results encourage further research to encompass rice agro-biodiversity actually grown in this country and in West Africa in general. To add to this perspective, we propose to include more registered varieties and to extend the geographic areas to cover all important rice production areas in Burkina Faso, including, for example, the Boucle du Mouhoun region that was shown to present the highest rice genetic diversity in a previous study [13]. In addition, it could be interesting to include rainfed upland rice, although this rice production system is minor in Burkina Faso (only 10% of the rice land area and 5% of national rice production [18]). Rice cultivated in upland fields likely includes *japonica* rice that was not found in the farmers' fields visited in this study but was represented in the set of registered cultivars, offering the farmers a diversity of rice cultivars adapted to various rice growing systems of the country. Finally, deciphering potential within-field rice genetic diversity is also an interesting research question for future work, which was not addressed in our study where only one plant sample from each field was analyzed.

We also documented the genetic diversity of 27 registered cultivars, including *indica*, *japonica* and NERICA. This may offer the perspective (not straightforward though) to try to design easy-to-use genetic markers (see [36] for markers discriminant for rice species) useful for quality control and seed certification. The apparent discrepancies observed here in Burkina Faso between genetic assignments and naming of the cultivars by the farmers illustrate the importance to strengthen these aspects. Combining the study of rice genetic diversity with human and social science in West Africa would be a way to understand further the rationale behind rice farmers' seed choice (see for example [37] in Benin). Such an integrative approach including breeders, geneticists and social scientists would deliver useful information to design suitable strategies for crop genetic diversity management.

Indeed, while genetic improvement is very important to increase yield and fight poverty and food insecurity [38], it is also critical to preserve agro-biodiversity and to include landraces, especially those preferred by farmers and consumers, in breeding programs and dissemination projects. Farmer rice cultivars in West Africa were shown

to be tolerant of suboptimal conditions [39], illustrating the crucial role of crop genetic diversity for a robust food security system able to adapt to the dynamic nature of biotic and abiotic stresses, particularly with the current global changes.

Supplementary Materials: The following are available online at <https://www.mdpi.com/article/10.3390/crops1030013/s1>, Figure S1: Discriminant Analyses on Principal Components (DAPC) based on SNP data for the rice reference data for worldwide diversity (3K genomes) and this study's 77 samples from Burkina Faso, Figure S2: Principal Component Analysis (PCA) based on SNP data for the 50 samples from farmers' fields in Burkina Faso. The color of the labels indicate the cultivar as named by the farmer during the interview. The labels are the field's identifier, with two letters reflecting the site: BL: Badala, BM: Bama, BZ: Banzon, KA: Karfiguela, SZ: Senzon TG: Tengrela. The aspect of the point indicates the sampling site: the shape corresponding to the geographical zone and the color reflecting the rice growing system, Table S1: Confidence interval on pairwise F_{ST} matrix between the six studied sites using 100 bootstrap. Above diagonal = upper limit, below diagonal = lower limit.

Author Contributions: I.W., K.A.K., A.G. and C.T. coordinated the project with advice from F.S. and L.A.; M.B., A.I.K., I.W. and C.T. coordinated the sampling in farmers' fields; M.B. and A.I.K. performed the sampling. I.S. and G.B. supervised the PhD work of M.B. with the help of I.W. and C.T.; A.I.K., I.W., H.K. and M.S. chose and prepared the registered cultivars. P.C., C.T. and M.B. analyzed the data. C.T. and P.C. wrote the manuscript and M.B., I.W., M.S., G.B., L.A. and F.S. edited previous versions of the manuscript. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This work was publicly funded by the CGIAR Research Program on Rice Agri-food Systems (RICE) and the ANR (the French National Research Agency) under «Investissements d'avenir» programme with the reference ANR-10-LABX-001-01 Labex Agro (RiPaBIOME project), coordinated by Agropolis Fondation under the frame of I-SITE MUSE (ANR-16-IDEX-006). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Institutional Review Board Statement: Not applicable.

Informed Consent Statement: Not applicable.

Data Availability Statement: Field data are available on IRD platform DataSuds: <https://dataverse.ird.fr/dataset.xhtml?persistentId=doi:10.23708/8FDWIE> (accessed on 22 April 2021). Genotyping data and R script used to analyze the data and perform the figures are available on GitHub: https://github.com/Africrop/divrice_bf (accessed on 31 July 2021).

Acknowledgments: This work was performed thanks to the facilities of the 'International joint Laboratory LMI PathoBios: Observatory of plant pathogens in West Africa: biodiversity and biosafety' (www.pathobios.com, accessed on 30 October 2021; twitter.com/PathoBios). We are very grateful to Abdoul Kader Guigma, Sylvain Zougrana, Yacouba Kone, Edouard Kabore, Daouda Hema, Momouni Traoré and Roméo Dabire for their contributions to the fieldwork in Burkina Faso. We thank the rice farmers from Badala, Bama, Senzon, Banzon, Tengrela and Karfiguela for their kind collaboration. We are grateful to Siaka Bagoyogo for his help with registered cultivars, Martine Bangratz for testing some DNA extractions, and to Maria Ymber V. Reveche at IRRI Service Laboratories—Genotyping Services Lab (GSL) for her help in receiving the samples and genotyping. We thank Alexandre Soriano who inserted the data in the rice genome hub (<https://rice-genome-hub.southgreen.fr/> (accessed on 30 October 2021)), and Eugénie Hebrard for helpful comments on an earlier version of the manuscript.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Zimmerer, K.S.; de Haan, S.; Jones, A.D.; Creed-Kanashiro, H.; Tello, M.; Carrasco, M.; Meza, K.; Plasencia Amaya, F.; Cruz-Garcia, G.S.; Tubbeh, R.; et al. The biodiversity of food and agriculture (Agrobiodiversity) in the anthropocene: Research advances and conceptual framework. *Anthropocene* **2019**, *25*, 100192. [CrossRef]
2. Pironon, S.; Etherington, T.R.; Borrell, J.S.; Kühn, N.; Macias-Fauria, M.; Ondo, I.; Tovar, C.; Wilkin, P.; Willis, K.J. Potential adaptive strategies for 29 sub-Saharan crops under future climate change. *Nat. Clim. Chang.* **2019**, *9*, 758–763. [CrossRef]

3. Soullier, G.; Demont, M.; Arouna, A.; Lancon, F.; del Villar, P.M. The state of rice value chain upgrading in West Africa. *Glob. Food Secur.-Agric. Policy Econ. Environ.* **2020**, *25*, 100365. [CrossRef]
4. Linares, O.F. African rice (*Oryza glaberrima*): History and future potential. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2002**, *99*, 16360. [CrossRef] [PubMed]
5. Sarla, N.; Swamy, B.P.M. *Oryza glaberrima*: A source for the improvement of *Oryza sativa*. *Curr. Sci.* **2005**, *89*, 955–963.
6. Ndjiondjop, M.N.; Semagn, K.; Sow, M.; Manneh, B.; Gouda, A.C.; Kpeki, S.B.; Pegalepo, E.; Wambugu, P.; Sie, M.; Warburton, M.L. Assessment of Genetic Variation and Population Structure of Diverse Rice Genotypes Adapted to Lowland and Upland Ecologies in Africa Using SNPs. *Front. Plant Sci.* **2018**, *9*, 446. [CrossRef] [PubMed]
7. Chen, C.; He, W.; Nassirou, T.Y.; Nsabiyumva, A.; Dong, X.; Adedze, Y.M.N.; Jin, D. Molecular characterization and genetic diversity of different genotypes of *Oryza sativa* and *Oryza glaberrima*. *Electron. J. Biotechnol.* **2017**, *30*, 48–57. [CrossRef]
8. Luther, Z.; Akromah, R.; Nyadanu, D.; Tokpah, D.; Page, Z.; Voor, V.; Kwaloe, A. Evaluation of genetic diversity in rice (*Oryza sativa* and *Oryza glaberrima*) germplasm from Liberia and Ghana using simple sequence repeat (SSR) markers. *Afr. J. Biotechnol.* **2017**, *16*, 1990–1996.
9. Yelome, O.I.; Audenaert, K.; Landschoot, S.; Dansi, A.; Vanhove, W.; Silue, D.; Van Damme, P.; Haesaert, G. Analysis of population structure and genetic diversity reveals gene flow and geographic patterns in cultivated rice (*O. sativa* and *O. glaberrima*) in West Africa. *Euphytica* **2018**, *214*, 215. [CrossRef]
10. Diop, B.; Wang, D.R.; Drame, K.N.; Gracen, V.; Tongoona, P.; Dzidzienyo, D.; Nartey, E.; Greenberg, A.J.; Djiba, S.; Danquah, E.Y.; et al. Bridging old and new: Diversity and evaluation of high iron-associated stress response of rice cultivated in West Africa. *J. Exp. Bot.* **2020**, *71*, 4188–4200. [CrossRef]
11. Sié, M.; Zongo, J.D.; Dona Dakouo, D. Prospection des cultivars traditionnels de riz du Burkina Faso. *Rev. CAMES Sci. Médecine* **1998**, *00*, 21–27.
12. Sié, M.; Ghesquière, A.; Miezán, K. Structure génétique des variétés traditionnelles de riz (*Oryza sp.*) du Burkina Faso. *Agron. Afr.* **1999**, *11*, 57–71.
13. Kam, H.; Ndjiondjop, M.; Sanou, J.; Sow, M.; Ouédraogo, I.; Laing, M. Diversity assessment and geographical variability of rice landraces collected from Burkina Faso. *Int. J. Dev. Sustain.* **2017**, *6*, 479–496.
14. Kam, H.; Ndjiondjop, M.; Laing, M.; Ahmadi, N. Molecular characterization and diversity analysis of Burkina Faso rice landraces using 23 microsatellite markers and establishment of a core collection. *Int. J. Curr. Res.* **2017**, *9*, 56222–56232.
15. Demont, M.; Ndour, M.; Zossou, E. Can local African rice be competitive? An analysis of quality-based competitiveness through experimental auctions. *Cah. Agric.* **2013**, *22*, 345–352. [CrossRef]
16. Cotonou, B. *Boosting Africa's Rice Sector: A Research for Development Strategy 2011–2020*; AfricaRice: Bouaké, Cote D'Ivoire, 2011; p. 77.
17. Katic, P.G.; Namara, R.E.; Hope, L.; Owusu, E.; Fujii, H. Rice and irrigation in West Africa: Achieving food security with agricultural water management strategies. *Water Resour. Econ.* **2013**, *1*, 75–92. [CrossRef]
18. MAHRH—Ministère de l'Agriculture, de l'Hydraulique et des Ressources Halieutiques (Ministry of Agriculture, Hydraulics and Fisheries Resources in Burkina Faso). Burkina Faso National Rice Development Strategy (NRDS). 2011. Available online: https://riceforafrica.net/images/stories/PDF/burkina_faso_en.pdf (accessed on 30 October 2021).
19. DGP—Direction Générale de la Promotion de l'Economie Rurale (General Direction for the Promotion of Rural Economy in Burkina Faso). Résultats Définitifs de la Campagne Agricole et de la Situation Alimentaire et Nutritionnelle 2009/2010. 2010. Available online: http://cns.bf/IMG/pdf/masa_rdepa_2009-2010.pdf (accessed on 30 October 2021).
20. McCouch, S.; Wing, R.; Semon, M.; Venuprasad, R.; Atlin, G.; Sorrells, M.; Jannink, J. Making Rice Genomics Work for Africa. In *Realizing Africa's Rice Promise*; Wopereis, M., David Johnson, D., Ahmadi, N., Tollens, E., Jalloh, A., Eds.; CABI: Wallingford, UK, 2013; pp. 108–129.
21. Semagn, K.; Ndjiondjop, M.N.; Cissoko, M. Microsatellites and agronomic traits for assessing genetic relationships among 18 New Rice for Africa (NERICA) varieties. *Afr. J. Biotechnol.* **2006**, *5*, 800–810.
22. Bocco, R.; Lorieux, M.; Seck, P.A.; Futakuchi, K.; Manneh, B.; Baimey, H.; Ndjiondjop, M.N. Agro-morphological characterization of a population of introgression lines derived from crosses between IR 64 (*Oryza sativa indica*) and TOG 5681 (*Oryza glaberrima*) for drought tolerance. *Plant Sci.* **2012**, *183*, 65–76. [CrossRef]
23. Barro, M.; Kassankogno, A.I.; Wonni, I.; Sereme, D.; Somda, I.; Kaboré, K.H.; Bena, G.; Brugidou, C.; Tharreau, D.; Tollenaere, C. Spatiotemporal Survey of Multiple Rice Diseases in Irrigated Areas Compared to Rainfed Lowlands in the Western Burkina Faso. *Plant Dis.* **2021**. [CrossRef]
24. Thomson, M.J. High-Throughput SNP Genotyping to Accelerate Crop Improvement. *Plant Breed. Biotechnol.* **2014**, *2*, 195–212. [CrossRef]
25. Kretzschmar, T.; Mbanjo, E.G.N.; Magalit, G.A.; Dwiyantri, M.S.; Habib, M.A.; Diaz, M.G.; Hernandez, J.; Huelgas, Z.; Malabayabas, M.L.; Das, S.K.; et al. DNA fingerprinting at farm level maps rice biodiversity across Bangladesh and reveals regional varietal preferences. *Sci. Rep.* **2018**, *8*, 14920. [CrossRef] [PubMed]
26. Chang, C.C.; Chow, C.C.; Tellier, L.C.A.M.; Vattikuti, S.; Purcell, S.M.; Lee, J.J. Second-generation PLINK: Rising to the challenge of larger and richer datasets. *GigaScience* **2015**, *4*, 7. [CrossRef]
27. Danecek, P.; Bonfield, J.K.; Liddle, J.; Marshall, J.; Ohan, V.; Pollard, M.O.; Whitwham, A.; Keane, T.; McCarthy, S.A.; Davies, R.M.; et al. Twelve years of SAMtools and BCFtools. *GigaScience* **2021**, *10*, giab008. [CrossRef] [PubMed]

28. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2018; Available online: www.r-project.org/about.html (accessed on 30 October 2021).
29. Gain, C.; François, O. LEA 3: Factor models in population genetics and ecological genomics with R. *Mol. Ecol. Resour.* **2021**, 1–11. [[CrossRef](#)]
30. Wickham, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*; Springer: New York, NY, USA, 2016; ISBN 978-3-319-24277-4. Available online: <https://ggplot2.tidyverse.org> (accessed on 21 April 2021).
31. Jombart, T. adegenet: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* **2008**, *24*, 1403–1405. [[CrossRef](#)]
32. Goudet, J.; Jombart, T. Hierfstat: Estimation and Tests of Hierarchical F-Statistics. R Package Version 0.5-7. 2020. Available online: <https://CRAN.R-project.org/package=hierfstat> (accessed on 21 July 2021).
33. Paradis, E.; Schliep, K. ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* **2019**, *35*, 526–528. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
34. Yu, G. Using ggtree to Visualize Data on Tree-Like Structures. *Curr. Protoc. Bioinform.* **2020**, *69*, e96. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
35. Dray, S.; Dufour, A.-B. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *J. Stat. Softw.* **2007**, *22*, 1–20. [[CrossRef](#)]
36. Ndjiondjop, M.N.; Semagn, K.; Zhang, J.W.; Gouda, A.C.; Kpeki, S.B.; Goungoulou, A.; Wambugu, P.; Drame, K.N.; Bimpong, I.K.; Zhao, D.L. Development of species diagnostic SNP markers for quality control genotyping in four rice (*Oryza* L.) species. *Mol. Breed.* **2018**, *38*, 131. [[CrossRef](#)]
37. Loko, Y.L.E.; Ewedje, E.E.; Orobiyi, A.; Djedatin, G.; Toffa, J.; Gbemavo, C.D.S.J.; Tchakpa, C.; Gavoedo, D.; Sedah, P.; Sabot, F. On-farm management of rice diversity, varietal preference criteria, and farmers' perceptions of the African (*Oryza glaberrima* Steud.) versus Asian rice (*Oryza sativa* L.) in the Republic of Benin (West Africa): Implications for breeding and conservation. *Econ. Bot.* **2021**, *75*, 1–29. [[CrossRef](#)]
38. Arouna, A.; Lokossou, J.C.; Wopereis, M.C.S.; Bruce-Oliver, S.; Roy-Macauley, H. Contribution of improved rice varieties to poverty reduction and food security in sub-Saharan Africa. *Glob. Food Secur.* **2017**, *14*, 54–60. [[CrossRef](#)]
39. Mokuwa, A.; Nuijten, E.; Okry, F.; Teeken, B.; Maat, H.; Richards, P.; Struik, P.C. Robustness and Strategies of Adaptation among Farmer Varieties of African Rice (*Oryza glaberrima*) and Asian Rice (*Oryza sativa*) across West Africa. *PLoS ONE* **2013**, *8*, e34801. [[CrossRef](#)]

3. La conclusion

Nos résultats montrent qu'il existe une grande diversité génétique dans les échantillons de la zone géographique étudiée, ce qui est en accord avec les études préalables de la diversité du riz au Burkina Faso (Sié *et al.*, 1999 ; Kam *et al.*, 2017). Documenter et préserver cette agrobiodiversité est important pour faire face aux défis actuels de la demande croissante de riz et du changement global.

Au niveau des 27 variétés homologuées, nous avons montré que la diversité génétique globale était de 0,282, et que ces variétés représentaient divers groupes génétiques : majoritairement *indica*, environ un quart de *japonica* et une seule variété assignée 'admix'. La diversité à l'intérieur des groupes était également mise en évidence, car nous avons remarqué que les cultivars certifiés du Burkina Faso ne sont pas si proches les uns des autres à l'intérieur des groupes de diversité *indica* et *japonica*. Nos résultats montrent cependant que la diversité utilisée pour les cultivars certifiés au Burkina Faso pourrait encore être élargie en mobilisant des génotypes non représentés parmi la diversité génétique mondiale du riz.

Pour les échantillons de feuilles de riz collectés dans les rizières des paysans, ils se révèlent tous, sauf un, correspondre à du riz *indica*, ce qui est attendu pour la riziculture irriguée et de bas-fond en Afrique (Sié *et al.*, 1999). Le seul échantillon non *indica* correspond au groupe génétique *Aus*. Il est issu d'une parcelle du site de Tengrela (bas-fonds de la zone de Karfiguela), qui se distingue globalement des autres sites, avec un niveau de diversité élevé (0,132) et des différenciations fortes avec les cinq autres sites, notamment le site de Banzon (0,328).

Dans les cinq autres sites étudiés, les résultats montrent la prédominance d'une variété homologuée dans les champs paysans, la variété TS2, importée de Taïwan, et homologuée sous le nom de FKR64. Cependant, la correspondance entre les données issues des enquêtes et les données génétiques, lorsque l'on regarde échantillon par échantillon, n'est pas bonne, suggérant une connaissance restreinte des variétés par les producteurs, ou des problèmes d'assignation des semences aux variétés.

La génétique de la plante hôte est un facteur important affectant la dynamique des micro-organismes pathogènes et non-pathogènes associés aux plantes. Cette étude montre que les données issues d'enquêtes auprès des producteurs permettent de caractériser la répartition des

variétés à l'échelle des sites, mais restent de qualité douteuse, pour caractériser le génotype de la plante hôte à l'échelle d'une parcelle rizicole en particulier.

Chapitre IV : La structuration du microbiome associé aux racines de riz dans des systèmes de rizicultures contrastés

1. L'introduction

Les plantes recrutent des micro-organismes du sol pour assurer diverses fonctions dont leur nutrition, leur croissance ou même pour assurer une protection contre les agents pathogènes (Singh *et al.* 2020). Les plantes cultivées et leurs communautés microbiennes associées sont donc de plus en plus étudiées conjointement. Cependant, en général, les mécanismes qui contrôlent l'assemblage du microbiome associé aux racines (sa composition, structuration et dynamique) restent difficiles à démêler (Brunel *et al.*, 2020) en particulier dans les écosystèmes rizicoles (Ding *et al.*, 2019).

Dans cette étude, nous décrivons l'assemblage du microbiome associé aux racines du riz échantillonnées dans les champs de petits agriculteurs de l'ouest du Burkina Faso par une approche de metabarcoding sur les marqueurs 16S (procaryotes) et ITS (champignons). Notre objectif est d'étudier les facteurs de structuration des microbiomes, en testant l'effet du compartiment (microenvironnement : racine/rhizosphère), du type de riziculture (irrigué/bas-fonds), de la zone géographique (trois zones d'études) et de l'interaction entre ces deux derniers facteurs (six sites d'étude).

Nous nous plaçons dans les mêmes sites d'études préalablement caractérisés en termes de pratiques culturales (chapitre II), prévalence des maladies majeures (chapitre II) et diversité génétique du riz (chapitre III). Outre la caractérisation des microbiomes associés aux racines, ce chapitre décrit les paramètres physicochimiques des sols des parcelles étudiées, car ces paramètres sont attendus pour avoir un effet fort sur la structuration des communautés de micro-organismes.

La comparaison des communautés microbiennes associées aux racines du riz entre riziculture irriguée et riziculture de bas-fonds nous intéresse particulièrement, avec l'hypothèse suivante : les bas-fonds, cultivés de manière moins intensive, abriteraient des communautés microbiennes plus riches et complexes que les zones irriguées (Reichardt *et al.*, 1997). Si cette hypothèse est vérifiée, la complexité des communautés microbiennes des bas-fonds pourrait contribuer à expliquer la fréquence réduite des maladies dans cette écologie (chapitre II).

2. The impact of the rice growing system on the structuration of root-associated microbiome in western Burkina Faso

En cours de rédaction pour le journal *FEMS Microbiology Ecology*

Résumé : En raison de ses applications potentielles en matière de sécurité alimentaire, la communauté microbienne associée aux racines du riz suscite un intérêt croissant. Si les microbiotes associés au riz ont été examinés de près dans divers pays producteurs de riz, à ce jour, les études portant sur les agrosystèmes et les génotypes de plantes sont peu étudiées, et peu d'études ont été rapportées sur les conditions de terrain des agriculteurs. Ici, nous décrivons l'assemblage du microbiote associé aux racines du riz échantillonné dans de petits champs d'agriculteurs de l'ouest du Burkina Faso en utilisant une approche de métabarcodage par amplicon 16S (procaryotes) et ITS (champignons). En plus de la structuration classique en fonction du compartiment racinaire et de la zone géographique, nous montrons que le système de production du riz, bas-fonds par rapport aux périmètres irrigués, est un facteur majeur de la structuration des communautés microbiennes, tant pour les procaryotes que pour les champignons. La diversité des communautés de procaryotes de la rhizosphère était plus élevée dans les zones irriguées que dans les bas-fonds. De cooccurrence de procaryotes plus complexes ont également été trouvés dans les zones irriguées. Des taxons principaux ont été identifiés pour les procaryotes et les champignons, ainsi que des espèces indicatrices associées à chacun des systèmes de riziculture contrastés. Enfin, certaines espèces pathogènes, responsables de maladies majeures du riz, sont suspectées dans cet ensemble de données de métabarcoding. L'échantillonnage intensif réalisé dans les champs des agriculteurs pour cette étude permet de détecter un modèle clair de structuration des microbiomes associés aux racines de riz. Nos résultats mettent en évidence les différences entre les zones irriguées et les bas-fonds, de sorte que les systèmes de production contrastés devraient être pris en compte pour les applications potentielles de l'ingénierie microbienne.

Mots clés : Microbiome ; Métabarcoding ; Système de production du riz ; Micro-organismes associés aux racines ; Pathogènes ; Afrique de l'Ouest.

The impact of the rice production system (irrigated vs lowland) on the structuration of root-associated microbiome in western Burkina Faso

Mariam Barro^{1,2,3}, Issa Wonni², Abalo Itolou Kassankogno², Agnieszka Klonowska², Irénée Somda³, Marie Simonin^{1,4}, Lionel Moulin¹, Gilles Béna¹, Caroline Brunel^{1,5§}, Charlotte Tollenaere^{1§*}

¹ PHIM Plant Health Institute, Univ Montpellier, IRD, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France

² INERA, Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles du Burkina Faso, Laboratoire de Phytopathologie, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

³ Univ Nazi Boni, Institut du Développement rural, Laboratoire des Systèmes naturels, Agrosystèmes et Ingénierie de l'Environnement (SyNAIE), Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

⁴ Present address: Univ Angers, Institut Agro, INRAE, IRHS, SFR QUASAV, F-49000 Angers, France

⁵ Present address: CIRAD, UPR HortSys, F-34398, Montpellier, France

§ equal contribution

* Corresponding author, E-mail : mariakinabarro@gmail.com

Abstract

As a consequence of its potential applications for food safety, there is a growing interest in the rice root-associated microbial community. If rice-associated microbiota have been investigated in various rice producing countries, to date, (1) rice African agrosystems and plant genotypes are understudied, and (2) few studies were reported from farmer's field conditions.

Here, we describe the assemblage of root-associated microbiota in rice sampled in small farmer's fields in western Burkina Faso using a 16S (Prokaryotes) and ITS (fungi) amplicon metabarcoding approach. In addition to the classical structuration according to the root compartment and geographical zone, we show that the rice production system is a major driver of structuration of microbial communities, both for prokaryotes and fungi, with contrasted microbiomes in rainfed lowlands compared to irrigated perimeters. The diversity of prokaryote communities from rhizosphere was higher in irrigated areas compared to rainfed lowlands, and more complex prokaryotes co-occurrence networks were found in irrigated rice as well. Core taxa were identified for both prokaryotes and fungi, as well as indicator species associated with each of the contrasted rice growing system. Both contribute to better characterize the specificity of each of irrigated and rainfed lowlands microbiomes. Finally, some pathogen species, causing major rice diseases, are suspected in this metabarcoding dataset.

The intensive sampling performed in farmer's fields for this study allow to detect a clear pattern of structuration of rice root associated microbiota. Our results highlight the differences between irrigated areas and rainfed lowlands, so that contrasted production systems should be taken into account for potential microbial engineering applications.

Key words

Microbiome ; Metabarcoding ; Rice production system; Root associated micro-organisms; Pathogens; Africa.

Introduction

Root-associated microbiota: importance and assembly rules

The interface of plant roots and soils hosts megadiverse and dynamic communities of microorganisms that are crucial to the plants they associate with. Their role is particularly recognized for crops as the below-ground microbiota supply plants with nutrients and provide protection against pathogens (Chialva et al. 2021; Singh et al. 2020). Recent research suggests that root-associated microbes can improve plant tolerance to environmental stressors (Egamberdieva et al. 2017), and modify phenology (Lu et al. 2018) and morphological traits (Senthil Kumar et al. 2018). Cultivated plants and their associated microbial communities are thus increasingly studied jointly, as holobionts (concept reviewed in Vandenkoornhuyse et al., 2015), because a deeper understanding of their interaction might help develop microbial engineering applications for modern sustainable agricultural systems (Tamburini et al. 2020).

While much progress has been made, the mechanisms that control root-associated microbiome assembly (i.e., structure, composition and dynamic) remain difficult to disentangle (Brunel et al. 2020). Vertical transmission of the microorganisms (i.e., across plant generation) exists as well as the horizontal transmission (i.e., recruitment from the soil “seed bank”), with variable contributions of the seed and soil to the seedling microbiome (Rochefort et al. 2021; Walsh et al. 2021). Beyond the environmental drivers known to shape bulk soil communities (e.g., climate, soil properties, agricultural practices, see Vieira et al. 2020), the influence of the cultivated plant in structuring communities is more and more documented and now referred as the extended root phenotype (see de la Fuente Cantó et al. 2020). While the root-associated micro-habitats (i.e., rhizosphere, rhizoplan, endosphere) modulate the intensity of assembly processes (Beattie 2018), the plant identity (e.g., species, genotype, age, etc.) plays a major role in recruiting specific group of taxa (i.e., the core microbiome) (Schweitzer et al. 2008).

Rice and its root-associated microbiota

Rice is the most important food crop in the world, grown in variable climatic conditions and representing the staple food of more than half of the world’s population, mostly Asia, Africa and Latin America (Pandey et al. 2010). The major species cultivated worldwide is *Oryza sativa*

L. ('Asian rice'), and this is also true in Africa, where a second rice species was domesticated (*O. glaberrima*, 'African rice'), but is less grown because of lower yield (Linares 2002).

Given its importance for food security, and the impact of microbiota on plant productivity, it is not surprising that many recent studies used metabarcoding approaches to describe the root-associated microbial communities associated to *O. sativa* (reviewed by Ding et al. 2019). Microbial communities inhabiting rice roots are distinct from those found in other crops, with for example a particular abundance of *Deltaproteobacteria*, *Euryarchaeota*, *Chytridiomycota* (Ding et al. 2019). On the other hand, like for other crops, their structuration is driven both by the host plant (in terms of root compartment / microhabitats, plant genotype) and its environment (geographical zone, soil parameters, agricultural practices, Ding et al. 2019).

In terms of microhabitats, differences between rhizosphere and endosphere compartments are clear (see e.g. Edwards et al. 2015; Guo et al. 2021) and recent evidence shows differences in microbiota composition between root types and along root axes (Kawasaki et al. 2021). An effect of host genotype (subspecies/cultivars) were evidenced in some cases (Alonso et al. 2020; Edwards et al. 2015), but it is generally weak compared to other factors, or even absent (Edwards et al. 2018; Guo et al. 2021).

Environmental factors, such as the geographical zone and agricultural practices, are important drivers of microbiota structuration as well. For example, Edwards et al. (2015) evidenced an effect of geographical location and cultivation practices, namely organic vs conventional farming. Other environmental factors, such as drought stress (Santos-Medellín et al. 2017), water management (Chialva et al. 2020), phosphorus (Long and Yao 2020), were also shown to affect rice root-associated microbiota. In addition, bacterial and archaeal communities evolve during the vegetative phase of plant growth, then shift and stabilize compositionally at the transition to reproductive growth flowering stage (Edwards et al. 2018). Vertical transmission through seeds seems quite weak or even absent (Guo et al. 2021).

However, the rice microbiome remains unexplored in African context in spite of **(1)** the importance to cover geographical areas (as a consequence of the effect of geographical zone, see above) and **(2)** the growing importance of rice in Africa (recent surge in rice consumption with 8% yearly increase from 2009 to 2019, Soullier et al. 2020). More generally, there is a lack of knowledge concerning crop-associated microbiota in the African continent. This results in a biased view of the microbial world associated with crops due to sampling worldwide repartition

(Hughes et al. 2021), and it is of particular concern due to the potential of microbial engineering for future agriculture.

Diversity of rice growing systems

Rice is grown around the world in a diversity of rice-growing systems, three of them being the most important (Rao et al. 2017). First, irrigated lowlands, with full water control, produces 75 % of the global rice production. Second, rainfed lowlands (including flood prone), represents around 19 % of the world's rice production. Finally, rainfed upland rice, only possible under high rainfall, results in 4 % of the global total rice production.

In Burkina Faso, irrigated rice represents small areas (costly infrastructures representing less than 30% of harvest areas; CountrySTAT), but produces more than half of national rice production (MAHRH 2011). On the other hand, rainfed lowlands represents the majority of rice growing surfaces (67% between 1984 and 2009), but only 42% of the production as a consequence of lower yields compared to irrigated areas (MAHRH 2011).

The differences between irrigated areas (IR) and neighboring rainfed lowlands (RL) in terms of agricultural practices were characterized by Barro et al. (2021) in western Burkina Faso, revealing contrasted practices. In particular, the possibility to grow rice twice a year was restricted to irrigated areas, while direct sowing was performed only in rainfed lowlands. Mineral fertilization was more frequent in irrigated areas while the opposite was found for organic fertilization, the latter practice being known to enhance belowground biodiversity (Tamburini et al. 2020). In addition, there were few differences between irrigated areas and rainfed lowlands in the varieties grown in general, with only *O. sativa indica* grown, except in one of the study sites, the rainfed lowland of Karfiguela, where a distinct genetic group *O. sativa Aus* and high genetic diversity was found (Barro et al., in press).

Objectives of the current study

This study aims at describing rice root-associated microbial communities in farmer's fields located in western Burkina Faso. More specifically, we investigate whether rice roots from contrasted rice growing systems (irrigated vs rainfed lowland areas) host different microbial communities. To this aim, we collected rice root and rhizosphere samples in farmer's fields

from three geographical zones, each consisting of an irrigated rice-growing area and neighboring rainfed lowlands.

A previous study performed in the same study sites showed that major diseases circulate at higher level in irrigated areas compared to rainfed lowlands (Barro et al. 2021). We hypothesize that rainfed lowland inhabit more complex microbial communities than the irrigated areas where rice is grown more intensively (Barro et al. 2021). If true, such a higher complexity of microbiota in rainfed lowland may contribute to reduce disease load in these less intensive, subsistence production system (Wei et al. 2015).

Material and methods

Rice root sampling in six sites from western Burkina Faso

The study sites are located in three geographic zones in western Burkina Faso (Figure 1a). Each zone comprises one irrigated area and the neighboring rainfed lowland (Figure 1b). These six sites were studied from 2016 to 2019, with the characterization of agricultural practices and the follow-up of major rice diseases symptoms (Barro et al. 2021), see further details on the methodology and raw data at <https://dataverse.ird.fr/dataset.xhtml?persistentId=doi:10.23708/8FDWIE>). Genotyping data on rice samples collected in 2018 in these six sites are also available (Barro et al., in press).

Within these six sites, we investigated a total of 19 fields, with three fields per site, except in Bama, the largest irrigated perimeter studies, where four fields were sampled (Figure 1b). Each field studied correspond to a square of approximately 20 meters on a side (400 m²). Root and rhizosphere sampling was performed at the maturation stage, between October, 16 and December 3rd 2018. We chose this developmental stage based on a previous study showing that the rice microbiome composition evolves during the growing season until a ‘mature’ microbiome at the flowering stage (Edwards et al. 2018). Within each field, we sampled three plants located on the diagonal of the square, and at least 5 meters apart. Sampling was performed with gloves and scissors (ethanol sanitized between two sampling) and involved nodal, bases and seminal roots (all sampled together). Roots were roughly shaken to remove non-adherent soil, and placed in 50 mL sterile tubes containing sterile Phosphate Buffered Saline (PBS) solution for a rapid (15s) rinse and then stored in another 50 mL sterile PBS-

containing tube. We placed the tubes in a cooler and then at 4°C when back to the laboratory, on the same day.

Soil physicochemical properties: data acquisition and analysis

The three geographical zone studied (Figure 1a) are Lixisols (soils with subsurface accumulation of low activity clays and high base saturation) according to the Harmonized World Soil Database (HWSD) map (FAO/IIASA/ISRIC/ISSCAS/JRC 2012). Soil sampling was performed on the same day as rice root sampling, and in three locations nearby sampled plants, using a 10 cm depth auger. Back from the field, sampled soil was kept dried in the shade at room temperature.

INERA/GRN service performed the analyses of soil samples according to a standardized methodology. Briefly, physical properties were assessed by soil particle size distribution following (Bouyoucos 1962). In terms of chemical properties, pH was estimated according to (AFNOR 1981), total organic carbon with the method of Walkley and Black (1934), total concentrations of nitrogen with Kjeldhal method (Hillebrand et al. 1953), and finally phosphorus and potassium content as described respectively in Novozansky et al. (1983) and Walinga et al. (1989). Finally, we estimated cation exchange capacity (CEC), as a measure of fertility, nutrient retention capacity, and the capacity to protect groundwater from cation contamination (FAO), and Sorptive Bioaccessibility Extraction (SBE), that relates to the environmental mobility, partitioning and toxicity of soil pollutants, following Metson (1956). Soil data are publicly available on the IRD Dataverse (preliminary link: <https://dataverse.ird.fr/privateurl.xhtml?token=eal1f0c71-233a-4f58-a2ab-b799fb14e721>).

Rice root conditioning, DNA extraction and sequencing

Less than 24h after sampling, root samples (rice roots including rhizosphere), stored at 4°C, were processed, in order to separate the different root compartment. The tubes were vortexed vigorously one minute to separate the soil from the root surface and then, then roots were removed from the PBS solution using sterile forceps. The remaining PBS solution was considered as the ‘rhizosphere’ compartment. Roots were then surface-sterilized with 70% alcohol (30s), 1% bleach (30s) and finally rinsed three times in sterile water. We considered this surface-sterilized roots as the ‘root’ compartment, which comprises both endosphere microorganisms as well as persistent DNA from the rhizoplane. DNA extraction from the

rhizosphere and root samples were performed on the same day as the process of compartment separation.

For DNA extractions, 0.25 g of rhizosphere and 0.25 g of root sample (crushed in liquid nitrogen beforehand) were extracted using the DNeasy PowerSoil Kit (Qiagen, Hilden, Germany), following manufacturer's recommendations. DNA quality and quantity was verified using a NanoDrop ND-1000 spectrophotometer. PCR amplification, library and MiSeq Illumina sequencing were performed by Macrogen (Seoul, South Korea) using primers 341F (16S V3F, 5'-CCTACGGGNGGCWGCAG-3') and 785R (16S V4R, 5'-GACTACHVGGGTATCTAATCC-3') to amplify the V3 -V4 regions of the 16S rRNA gene, and using primers ITS1f: CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA and ITS2: GCTGCGTTCTTCATCGATGC to amplify the internal transcribed spacer 1 (ITS1) region. We specifically focused on the factors structuring prokaryotic communities (16S sequencing), but were also interested to see whether the same tendencies hold for fungal communities (ITS sequencing). We consequently chose the following approach: sequencing was performed for each sampled plant (19 fields * 3 plants = 57 samples per compartment) for 16S sequencing and for a composite sample for the ITS marker (3 plant samples were pooled to result in one sample per field, so that the total number of samples per compartment is 19). Negative controls (three for 16S and one for ITS) were sequenced to remove potential contaminants. Sequence data will be retrievable from NCBI (National Center for Biotechnology Information) under the Bioproject ID: PRJNA763095.

Bioinformatic analyses of obtained sequences

All bioinformatics and statistical analyses were performed in R software v 3.6.3 (R Core Team 2018) and the package *ggplot2* was used for the visualization.

Raw sequences were processed using a custom script from the *dada2* pipeline, which is designed to resolve exact biological sequences (ASVs for Amplicon Sequence Variants) from Illumina sequence data without sequence clustering (Callahan et al. 2016). Raw sequences were first demultiplexed by comparing index reads with a key, and paired sequences were trimmed to uniform lengths. Sequences were dereplicated, and the unique sequence pairs were denoised using the *dada* function. Primers and adapters were screened and removed using a custom script with *cutadapt* (Martin 2011). Next, paired-end sequences were merged, and chimeras were removed. Contaminants were identified and removed using negative controls and the *decontam*

package. Rarefaction curves were drawn for each sample, using with the *rarecurve* function of the *vegan* R package, and the rarefaction plateau was reached for all samples (Supplementary Figure 1). To account for differences in sequencing depths, samples were rarefied to 4236 and 7828 for 16S and ITS, respectively. Taxonomy assignments were determined against the UNITE 2020 (Nilsson et al. 2019) and the SILVA SSU r138 (Quast et al. 2013) taxonomic databases for ITS and 16S, respectively using the *idtaxa* function from the *decipher* R package. Mitochondria and chloroplast sequences were then removed. ASVs not seen more than once in at least 2 % of the samples were removed. We then obtained 2 116 969 (8260 ASVs) final sequences for 16S and 1 486 542 (2439 ASVs) sequences for ITS. A figure showing the phyla relative abundances was constructed and presented according to the rice-growing system, site and root compartment.

Indices of α -diversity (observed richness and Shannon diversity index) were calculated using the *estimate_richness* function from the *phyloseq* package (McMurdie and Holmes 2013). Members of the core microbiota were identified for 16S and ITS communities (including both rhizosphere and roots compartments) in each rice grown system using the prevalence threshold of 60%.

For 16S dataset only, we inferred co-occurrence networks using the *SpiecEasi* pipeline (Kurtz et al. 2015), independently for each rice growing system: rainfed lowland and irrigated areas. Networks were calculated for ASVs present in more than 15% of the samples using the method 'mb' and setting the lambda.min.ratio to 1e-3 and nlambd to 50. We identified hub taxa i.e. the potential keystone of the microbial network belonging to the most connected ASVs, based on their node parameters (method developed by Berry and Widder 2014): a low betweenness centrality (lower quantile, < 0.9), and a high closeness centrality (higher quantile, > 0.75), transitivity (higher quantile, > 0.25) and degree (higher quantile, > 0.75). The node and network parameters were determined using the R package *igraph* (Csardi and Nepusz 2006) and *qgraph* (Epskamp et al. 2012). Complete networks were further described by calculating the number of nodes and hubs, the network mean degree, mean closeness and betweenness centralities, the total number of edges, and the positive to negative edges ratio. Core taxa (prevalent in more than 60 % of the samples) were also identified respectively for each system. Further, we screened the table of assignation of all 16S and ITS ASVs in order to search the genus or species names of a number of pathogen species listed a priori (Supplementary Table S6). When

required, the taxonomic affiliation of specific (e.g., hub, core, indicator) taxa was refined using nucleotide basic local alignment search tool (BLASTn) analyses on NCBI nr database.

Statistical analyses

We first analyzed soil physico-chemical parameters. To this purpose, permanova were performed on soil physical properties (texture, i.e. relative amount of sand, silt, and clay) on the one hand, and soil chemical properties (7 variables: pH, total carbon, total nitrogen, total phosphorus, total potassium, SBE, CEC) on the other hand. For both models, we included as explanatory factors the ‘geographical zone’ and ‘rice-growing system’, as well as their interaction, using *adonis2* function from the *vegan* R package (Oksanen et al 2017). Posthoc tests were done using the *pairwiseAdonis* function (<https://github.com/pmartinezarbizu/pairwiseAdonis>). In addition, we performed Kruskal-Wallis non-parametric tests on each soil variable independently, testing for an effect of the geographical zone or the rice growing system, using the *kruskal_test* function from the *rstatix* package. Dunn tests (*dunn_test* function) were then performed in case of significant effect evidenced to identify statistically differing groups.

For microbial communities, PERMANOVA (*adonis* function from the package *vegan*, 999 permutations) were used to test for significant effects of root compartments, geographical zones and rice growing systems on microbial β -diversity, based on a Bray–Curtis dissimilarity matrix. Sites differences were further tested using the *pairwise.adonis* function of the same *vegan* package. The graphical representation of β -diversity was based on Non-metric Multi-Dimensional Scaling (NMDS, *metaMDS* function). The effect of edaphic variables (i.e., pH, total organic carbon, total phosphorus, total nitrogen, total potassium, CEC and SBE) in structuring β -diversity was tested using the *envfit* function (9999 permutations, *vegan* R package, ref). Structuring soil properties were thus fitted onto the ordination space.

We tested for an effect of the rice growing system on obtained indices of alpha diversity (Shannon diversity index and observed richness). To this purpose, we performed non-parametric statistical tests (*kruskal_test* function from the library *rstatix*) independently for each kingdom (Prokaryotes 16S and fungi ITS) and each compartment (rhizosphere and root associated). In addition, for 16S data only (because of insufficient sample size for ITS), we also tested for an effect of the specific site, using Kruskal-Wallis test, and then performed posthoc tests using *dunn_test* function.

Finally, we identified particular soil taxa that were associated with lowlands or irrigated systems using indicator analyses with the function *multipatt* implemented in the *indicspecies* package (De Cáceres et al. 2010). The algorithm determines both fidelity and consistency to a system.

R code used to perform the analyses and generate the figures are available upon request.

Results

Structuration of rice soil properties, and rice root associated microbial communities (beta diversity)

Permanova analysis performed on the Bray-Curtis distance matrix of soil characteristics to describe the overall soil properties, highlight no significant influence of the rice growing system, but a structuration according to the geographical zone, for both physical ($F = 6.420$, $r^2 = 0.448$, $p = 0.006$, Figure 1b) and chemical ($F = 4.121$, $r^2 = 0.346$, $p = 0.026$) soil parameters. More precisely, we found no effect of the rice growing system but significant effect of the geographical zone on the clay and sand contents, as well as total Phosphorus, total Potassium, SBE and CEC (Supplementary Table S1). Posthoc tests revealed that the geographic zones differing were the same for the six above-mentioned variables, namely Banzon and Karfiguela zones (Figure 1c).

To determine whether and how the geographical zones (Karfiguela, Bama or Banzon), the rice-growing systems (irrigated vs. rainfed lowlands), or their interactions, structured root-associated or rhizosphere microbial communities, we performed Permanova analysis on the Bray-Curtis distance matrix of 16S and ITS ASVs, respectively (Supplementary Table S2, Supplementary Figure S2). As different structures were revealed between root and rhizosphere communities of both prokaryotes ($F = 6.777$, $r^2 = 0.051$, $p < 0.001$) and fungi ($F = 2.453$, $r^2 = 0.058$, $p < 0.001$), we further subset the datasets to observe the relative influence of the rice-growing systems and the geographical zones in shaping root and rhizosphere communities separately (Table 1, Figure 2).

In the rhizosphere, prokaryotic communities were mainly structured by the rice growing system ($F=4.759$, $r^2 = 0.079$, $p < 0.001$, Table 1), the geographical zone ($F=2.143$, $r^2 = 0.069$, $p < 0.001$) and the interaction between rice growing system and zone ($F=1.737$, $r^2 = 0.058$, $p < 0.001$). Posthoc tests revealed that most of the pairs of sites (i.e., irrigated and lowland from the same geographical zone) were significantly different, and interestingly revealed no significant difference between communities originating from irrigated systems, whereas all communities from rainfed lowland sites exhibited distinct structures (Supplementary Table S3). Fungal communities of the rhizosphere were also mostly structured by the rice growing system ($F=1.723$, $r^2 = 0.088$, $p < 0.001$, Table 1). The geographical zone ($F=1.264$, $r^2 = 0.129$, $p = 0.012$) and the interaction between rice growing system and the geographical zone ($F=1.175$, $r^2 = 0.120$, $p = 0.037$) were also structuring the rhizosphere fungal microbiome. The low number of samples did not allow to detect statistically significant differences between sites in communities' structures (Table S3).

As observed for rhizosphere communities, the root-associated prokaryotic communities were mainly shaped by the rice growing system ($F=5.155$, $r^2 = 0.078$, $p < 0.001$, Table 1), the interaction between rice growing system and the geographical zone ($F=2.450$, $r^2 = 0.074$, $p < 0.001$) and the geographical zone ($F=2.246$, $r^2 = 0.068$, $p = 0.003$). Most of the pairs of sites (from the same geographical zone) were significantly different. No significant difference was detected between communities originating from irrigated systems, whereas all communities from rainfed lowland sites exhibited distinct structures (Table S2). Root-associated fungal communities were also mostly structured by the rice growing system ($F=1.783$, $r^2 = 0.091$, $p < 0.001$, Table 1), and to a lesser extent by the interaction between rice growing system and the geographical zone ($F=1.266$, $r^2 = 0.129$, $p = 0.017$). The effect of the geographical zone on root-associated fungal communities was not evidenced ($F=1.113$, $r^2 = 0.114$, $p = 0.147$). As for rhizosphere, posthoc tests on root-associated fungal communities were all non-significant (Table S3).

The influence of soil chemical parameters on microbial community structure is reported in Figure 2 as arrows and in Supplementary Table S4. We noticed that the prokaryote communities (16S) of both rhizosphere and roots are affected by the same three parameters: SBE ($r^2 = 0.482$, $p < 0.001$ for rhizosphere, and $r^2 = 0.175$, $p = 0.006$ for roots), CEC ($r^2 = 0.314$, $p < 0.001$ for rhizosphere, and $r^2 = 0.204$, $p = 0.003$ for roots) and total phosphorus ($r^2 = 0.132$, $p = 0.023$ for rhizosphere, and $r^2 = 0.179$, $p = 0.004$ for roots). For fungal communities, we only detected

significant effects of organic carbon content ($r^2=0,379$, $p = 0,021$) and total nitrogen ($r^2=0,401$, $p = 0,016$) in the rhizosphere, and no chemical property showed a significant influence on root-associated communities.

Composition of rice root microbiomes and structuration of alpha-diversity

While 16S data were assigned at the genus level for 64 % of SVs, only 21 % of ITS ASVs could be assigned (see Supplementary Figure 3). Assignment at the phylum level were obtained for all (100%) 16S ASVs, but only for 32% for ITS ASVs (see Supplementary Figure 3). Assigned prokaryotic taxa represent 17 phyla, most abundant ones being *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Mixococcota* and *Acidobacteriota*. For ITS, eleven phyla were found, with the most abundant one being Basidiomycota.

We tested the effect of the rice growing system on the diversity indices (alpha-diversity). No effect could be evidenced on the fungal communities, or root-associated prokaryote communities (Figure 3). On the other hand, the rice growing system had a significant effect on the prokaryote communities of the rhizosphere, with a higher Shannon diversity index, and observed richness in irrigated areas (5.03 ± 0.13) , compared to rainfed lowlands (4.39 ± 0.12) and a higher observed richness (275.6 ± 26.4 in irrigated areas compared to 143.7 ± 17.4 in rainfed lowlands) (Figure 3).

This effect of the rice growing system on 16S rhizosphere data is clearly observed also when plotting the diversity indices in each site (Supplementary Figure S4). In addition, we found that the specific site had an effect on the prokaryote communities of rhizosphere, and also, but in a lesser extent, in roots (Supplementary Figure S4 and Supplementary Table S5). In the rhizosphere, highest diversity was found in the irrigated perimeter of Karfiguela, and to a lesser extent in the irrigated area of Bama, while a particularly low diversity was found in the rainfed lowland of Karfiguela zone, and to a lesser extent in the rainfed lowland of Banzon. Conversely, we notice slightly higher diversity in fungal root associated communities in the rainfed lowland of Karfiguela (Supplementary Figure S4).

Core microbiome and co-occurrence networks in the two rice-growing systems

ASVs belonging to the core microbiome of lowland vs. irrigated rice were respectively identified with a threshold set to 60%. For 16S, we identified 26 core ASVs associated to the

irrigated systems, and two core ASVs in lowlands (Figure 4). Among the cores in irrigated areas, the vast majority of phylotypes (25/26) belonged to the *Burkholderiaceae* family, with 24 assigned to *Ralstonia pickettii* and one to *Paraburkholderia kururiensis*. One of the core ASVs is common to both irrigated area and rainfed lowlands systems. Its best blast hit corresponds to *Bradyrhizobium tropiciagri* (Bradyrhizobiaceae) with a 99.5% sequence similarity. Another core phylotype in rainfed lowlands is assigned to the same species with 99.3% sequence similarity.

For ITS, we identified five cores in the irrigated systems, compared to 11 cores associated to the lowlands, with four of them being common to both rice growing systems (Figure 4). The best blast hit of these four ASVs are: *Nigrospora magnolia* (Sordariomycetes, 99.5 % similarity), *Quixadomyces hongheensis* (Dothideomycetes, 100% similarity), *Staurosphaeria rhamnicola* (Dothideomycetes, 100% similarity) and *Curvularia chonburiensis* (Dothideomycetes, 100 % similarity). The only ASVs found as core in irrigated areas but not in rainfed lowlands were assigned to *Pulveroboletus sinensis* (Agaricomycetes, 100% similarity). Seven ASVs were identified as core members in rainfed lowlands but not in irrigated areas. Two of them had their best blast hit with *Operculomyces laminatus* (Chytridiomycetes, 100% similarity), three assigned to Dothideomycetes (*Cladosporium chasmanthicola* - 100% similarity, *Paraphaeosphaeria michotii* - 100% similarity and *Sympodiella acicula* - 100% similarity), one to *Pseudothielavia arxii* (Sordariomycetes, 100% similarity), and one to *Pseudobaeospora wipapatiae* (Agaricomycetes, 100% similarity).

Then, we compared the prokaryotic co-occurrence networks in each rice growing system respectively (Table 2). We identified 15 hub ASVs in the irrigated systems and 20 in rainfed lowlands. We found higher edge number in irrigated compared to rainfed lowlands: 1720 positive and 269 negative resulting in 2029 total edges in irrigated areas, while only 1163 positive and 85 negative resulting in 1248 total edges were found in rainfed lowlands. Finally, the network of samples from irrigated areas had higher connectivity compared to samples from rainfed lowlands (9.8 vs 7.9 node mean degrees, respectively).

None of the identified hub taxa were also core in any of the two rice growing systems. Only one ASVs was identified as hub in both irrigated and rainfed lowland systems, assigned to *Enterobacter mori* (Enterobacteriaceae). Hub taxa in irrigated areas (15 ASVs) were assigned to eight different species from five families, while hub taxa in rainfed lowland (20 ASVs) only corresponded to four species from two families (Table 2).

Indicator taxa of the two rice growing systems

For 16S data, we found 128 indicator taxa in irrigated areas, including ASVs from eight bacterial family, most of them assigned to *Acinetobacter*, *Ralstonia*, *Aeromonas*, *Comamonas*, *Clostridium*, *Aeromonas* and *Enterobacter* (Table 3). On the other hand, only 63 were identified in rainfed lowlands, most of them within the Bacillaceae family, including ASVs assigned to *Exiguobacterium* and *Priestia*, and Bradyrhizobiaceae family, genus *Bradyrhizobium* (Table 3).

The ASV assigned to *Paraburkholderia kururiensis* (Burkholderiaceae) revealed as indicator in irrigated areas (Table 3) is also a core taxa in irrigated areas. Also, among the 24 indicator ASVs in irrigated assigned to *Ralstonia pickettii* (Burkholderiaceae), 16 were also core in the same production system. In addition, four ASVs indicator taxa in irrigated areas were also hubs in this system: two assigned to *Aeromonas hydrophilai* (Aeromonadaceae), another assigned to *Enterobacter cloacae* (Enterobacteriaceae), and finally one corresponding to *Acinetobacter soli* (Moraxellaceae). Three ASVs assigned to *Priestia flexa* (Bacillaceae) are hubs in rainfed lowlands.

For ITS data, we found 16 indicator taxa in irrigated areas, and 27 in rainfed lowlands (Table 3). Indicator taxa in irrigated areas were assigned to seven phyla. Indicator taxa in rainfed lowlands were assigned to nine phyla, with eight ASVs in rainfed lowlands assigned to the phylum of Chytridiomycetes, and eight ASVs to Dothideomycetes (Table 3).

One ITS ASV identified as indicator taxa in irrigated, with best hit is *Pulveroboletus sinensis* (Agaricomycetes), is also a core taxa in this rice growing system. Two ASVs identified as indicator taxa in rainfed lowlands, one assigned to *Pseudobaeospora wipapattia* (Agaricomycetes) and another to *Paraphaeosphaeria michotii* (Dothideomycetes), were also core taxa in this system.

Putative pathogen taxa in datasets

The screening of all assigned ASVs for a set of pathogen species defined *a priori* (see the list in the Supplementary Table S6).

For 16S, we found 147 ASVs including *oryzae* in their names, corresponding to 20 different species (Supplementary Table S7). Seven ASVs were assigned to *Xanthomonas* genus, the

species being *Xanthomonas theicola* [closed to the rice associated *X. sontii*, Bansal 2019 bioRxiv]. A total of 349 ASVs were of the genus *Pseudomonas* but none of them was *P. fuscovaginae*. We found 125 ASVs within the genus *Burkholderia*, two of them being *B. glumae*. 37 ASVs were of the genus *Acidovorax*, four of them being *A. avenae*. 46 ASVs were of the genus *Pantoea*, four of them being *P. stewartii*. Finally, 150 ASVs were assigned to the *Sphingomonas* genus.

For ITS, we did not identify any species including *oryzae* in its name. On the other hand, we found the following genera: *Curvularia* (17 ASVs), *Microdochium* (7 ASVs) and one ASVs of each of the following genera: *Sarocladium*, *Cercospora*, *Exserohilum*.

Discussion

This study aimed at characterizing the rice root-associated microbiome in Burkina Faso and to compare contrasted rice growing systems in farmer's fields. We found that the rice growing system was a structuring factor for rice root-associated microbiomes, and that the diversity of Prokaryotes community from rhizosphere was higher in irrigated area compared to rainfed lowland. In addition, we identified various phylotypes with potential ecological role in the two contrasted systems, as well as putative pathogen species.

The structuration of microbial diversity is affected by the rice growing system

Although Edwards et al. (2018) showed that the root-associated microbiome of distant field sites converge in similarity during the growing season, our study performed at the maturity stage of rice still evidenced some drivers of structuration of rice root-associated microbial communities. Firstly, as for most other studies, we found an effect of the compartment / micro-habitat (Edwards et al. 2015; Guo et al. 2021; Kawasaki et al. 2021; Santos-Medellín et al. 2017), and the geographical zone (Edwards et al. 2015) on the beta-diversity of rice root-associated microbiome. In addition, our study shows that the contrasted rice-growing systems, namely irrigated perimeters vs. rainfed lowlands, harbor contrasted rice root-associated microbial communities, both for prokaryotic and fungal communities, and for rhizosphere and root compartment. We notice that the soil physicochemical properties weakly differ between irrigated areas and rainfed lowland, the soil composition was instead mostly affected by the geographical zones. Consequently, we evidence a structuring effect of the rice-growing system

that was only slightly related to contrasted soil physicochemical properties. Our results are in line with a previous study comparing microbiomes from two contrasted water management conditions (upland vs lowland rice) in controlled settings (a field experiment in northern Italy), which showed differentiation in microbial communities, particularly for root microbiome, and to a lesser extent in soil samples (Chialva et al. 2020).

Only few other studies compared variable water management agricultural systems. Cui et al. (2019) showed that irrigation water quality affected bacterial community alpha and beta diversity in maize, with pH and available phosphorus being the major factors shaping microbiome soil composition. Mavrodi et al. (2018) evidenced a slight effect of the three seasons of irrigation on the overall diversity within the rhizosphere microbiome in wheat, but significant differences in the relative abundances of specific taxa.

In our study, some of the soil physicochemical parameters affected rice root-associated microbial communities. In particular, two parameters reflecting soil exchange capacity and bioaccessibility (CEC and SBE) were the most important soil parameters for the structuration of both rhizosphere and root prokaryote communities. These parameters were not commonly measured, nor identified as important, in other studies of root-associated microbiome. Our results argue for including them in soil chemical characterization, to investigate whether their impact in microbiome structuration is general or not. In addition, phosphorus content significantly structured the prokaryote communities in rhizosphere and roots. Such an effect of phosphorus is known for the rice root associated microbiome (Long and Yao 2020). On the other hand, soil chemical parameters shown to structure fungal rhizosphere communities were the total nitrogen, and organic carbon content, and this is in accordance with a study by Chen et al. (2019) showing that nitrogen input drive changes in the microbial root-associated community structure in wheat.

Effect of rice growing system on alpha-diversity and network topology

We found a higher taxonomic diversity in irrigated areas, compared to rainfed lowlands, for prokaryote communities of the rhizosphere. Our findings differ from Chialva et al. (2020)'s results, where the 16S diversity was similar in lowland and upland rice, while significant differences were observed for ITS with higher diversity in lowland rice. Our sampling is however performed in farmer's fields, while their results were obtained in field trials, potentially explaining the differences.

Indeed, in our study, various factors, such as rice cultivars, fertilization regime and rotation, exhibit variability between fields, because of the sampling performed directly in farmer's fields. However, rice genetic diversity was shown to be comparable in irrigated areas and rainfed lowlands (Barro et al., in press), so that the effect of rice growing system on alpha-diversity of microbiomes could not be attributed to result from difference in terms of host genetic diversity.

Considering the irrigated areas as systems with more intensive agricultural practices, compared to rainfed lowland, we expected an opposite pattern of microbiome diversity. Indeed, agricultural intensification was shown to reduce microbial network complexity and the abundance of keystone taxa in roots (Banerjee et al. 2019). In addition, the fertilization regime is known to have strong impact on root-associated microbiota (Ding et al. 2019; Xiong et al. 2021). Various studies showed that organic fertilization enhance microbial diversity (Liu et al. 2020). For example, recommended fertilization preserved belowground microbial populations, compared to the fertilization mostly used ('conventional fertilization') that depressed bacterial diversity, in experiments performed in China (Ullah et al. 2020). We considered the irrigated areas as intensified systems, compared to rainfed lowland, because only irrigated areas allow growing rice twice a year, and because only rainfed lowland sites presented fields with no mineral fertilization at all (Barro et al. 2021). We notice however that organic fertilization remains rare, and its frequency was not drastically affected by the rice growing system (Barro et al. 2021). Finally, transplantation was always performed in irrigated areas, while direct sowing was the most common practice in rainfed lowlands.

On the other hand, paddy soils studied here in western Burkina Faso are particularly poor if compared for example to a study of more than 8 000 soils in Hunan Province (Duan et al. 2020) where average organic carbon was 1.972%, compared to 0.922% in our study, and total nitrogen was 0.191%, compared to 0.072% in our study. The studies previously cited, evidencing fertilization effects, were performed in soils with higher carbon and nitrogen contents (see for example Ullah et al. 2020 where minimum average organic carbon is 2% and total nitrogen 0.1%). In poor soil systems such as in this study, the effect of fertilization on microbial diversity may actually be positive (see for example a correlation between microbial richness and soil carbon content, Bastida et al. 2021).

Finally, the literature shows that higher microbiome diversity may be associated to a lower infection rate (see for example Rutten et al. 2021). We found an opposite pattern with irrigated perimeters harboring more diverse root-associated microbiome compared to rainfed lowlands

(this study), but also higher prevalence of major rice diseases (Barro et al. 2021). The relationship between the diversity of root-associated microbiome and diseases remain however to be studied in more controlled conditions.

Distant rainfed lowlands differ more than distant irrigated perimeters

Our results showed that the prokaryote communities in rice rhizosphere from the three irrigated sites do not differ significantly from each other. On the other hand, the same analysis revealed significant differentiation between the three rainfed lowland study sites. Also, we found very few core phylotypes in rainfed lowland, with only two core ASVs for 16S. Our sampling size was much lower for ITS and this likely explain the absence of an effect of the rice growing system on alpha diversity. Alternatively, the pattern may be different for fungal diversity, as suggested by the higher number of core taxa in rainfed lowlands than in irrigated areas.

In irrigated rice, the farmer has the potential to control irrigation water during the whole growing season. On the other hand, irrigation in rainfed lowland is dependent on weather conditions and may differ between the three geographical zone sampled, the precipitation being largely local. In addition, we showed a high diversity of agricultural practices in rainfed lowlands: for example, legume rotation was common in the rainfed lowland of Bama zone, but absent in the two other rainfed lowland sites, and organic fertilization was common in the rainfed lowland of Karfiguela zone, while uncommon elsewhere (Barro et al. 2021). The genetic diversity of rice was particularly high in one of the rainfed lowland site of Karfiguela zone, compared to the five other sites; and the genetic differentiation between this peculiar site and others was specifically high (Barro et al., in press). These specificities of the rainfed lowland from Karfiguela zone, in terms of rice grown and agricultural practices may drive its specific patterns of alpha diversity, with a particularly low prokaryote diversity (in rhizosphere and also, in a lesser extent, in roots), and a tendency for higher fungal diversity in roots. However, the site level effects on ITS data could not be addressed formally in this study, because our sampling design did not allow us to deeply describe fungal patterns.

Identification of core microbiota, indicator taxa, hubs and putative pathogens

The prevalent taxa, indicator taxa and hubs may be considered as having an important ecological role in microbiome assembly and ecosystem functions (Banerjee et al. 2018). In this study, we identified the core microbiota in terms of prokaryote and fungi in both irrigated and

rainfed lowland environments. While four fungal taxa were found to be cores in both systems, only one bacterial core taxa was shared between the two rice growing systems: assigned to *Bradyrhizobium tropiciagri*, a nitrogen-fixing symbiont isolated from tropical forage legumes (Delamuta et al. 2015), known as rice root endophytes capable of fixing N₂ (Ding et al. 2019). In addition, the core taxa in irrigated areas likely includes *Paraburkholderia kururiensis*, a bacterium with potential phytobeneficial properties (bioremediation, biofertilization and biocontrol of plant pathogens, Dias et al. 2019). Various ASVs identified as core in irrigated areas were assigned to *Ralstonia pickettii*, a bacterium common in moist environments with low concentration of nutrients. This bacterium was also described as human emerging pathogen, causing nosocomial infections.

One ASVs assigned to *Enterobacter mori* (Enterobacteriaceae) was identified as hub of the 16S-based interaction networks both in irrigated areas and rainfed lowland site. On the other hand, most of the bacterial taxa identified as hubs differed between irrigated areas and rainfed lowlands reflect a very contrasted structuration of bacterial communities in the two rice growing systems.

We identified indicator taxa for each rice growing systems, with a higher number in irrigated for procaryotes (128, vs only 63 in rainfed lowlands) while the opposite was found for fungi (27 in rainfed lowlands vs only 16 in irrigated areas). For prokaryote, five taxa identified as indicator species in irrigated areas were also core or hub: the previously mentioned *Paraburkholderia kururiensis* and *Ralstonia pickettii* as well as *Aeromonas hydrophila*, *Enterobacter cloacae* and *Acinetobacter soli*. In rainfed lowlands, it was the case for *Priestia flexa*. In particular, we notice that *Acinetobacter soli* was identified as potent phosphorus solubilizer in rice and consequently promising for growth promotion (Rasul et al. 2019).

For fungi, we identified as indicator taxa and core: *Pulveroboletus sinensis* in irrigated and *Pseudobaeospora wipapatiae* and *Paraphaeosphaeria michotii*. Eight ASVs assigned to *Chytridiomycota* were identified as indicator species for rainfed lowland environment. Members of this fungal division of aquatic fungi (Barr 2001) were found in the rhizosphere compartment in our study. They are known as particularly abundant in microbial communities associated with rice roots, compared to other crops (Ding et al. 2019) and were preferentially associated to lowland conditions compared to upland by Chialva et al. (2020) as well.

Various pathogen species are found among the best blast hit of the sequence variants detected in this study. In particular, the 16S dataset contained ASVs assigned to *Burkholderia glumae* and *Acidovorax avenae*. The presence of *B. glumae* was described in Burkina Faso (but with no molecular data, Ouedraogo et al. 2004), and targeted detection performed in two sites failed to detect these two pathogen species (Bangratz et al. 2020). For fungal pathogens, we found ASVs assigned to *Curvularia*, *Cercospora*, *Sarocladium* and *Exserohilum*. Various pathogen species known to cause foliar diseases (*Pyricularia oryzae*, *Bipolaris oryzae*, *Xanthomonas oryzae*), and whose symptoms were observed in the study sites (Barro et al. 2021) were not detected in this root-associated metabarcoding data.

Perspectives

We are only at the beginning of understanding the complexity of rice root microbial communities, especially for rice cultivation in Africa. A limitation of our study is that, because samples were collected in farmer fields, it globally compares the two contrasting rice production systems that differs in various management practices, and it cannot tease apart the specific effect of each individual factor. More investigations are now required to decipher the factors structuring rice root microbiota at smaller scale: in particular between fields within each site, where the rice cultivar and specific agricultural practices (such as fertilization/amendments, water management, application of pesticides) are likely to play a significant role (Delitte et al. 2021).

In addition, scientific interest in the relationship between root-associated microbiota and plant disease is growing (Trivedi et al. 2020; Vannier et al. 2019). In rice, various studies evidenced the effect of root associated micro-organisms to inhibit disease development, for bacterial diseases (Yasmin et al. 2016), or rice blast (Law et al. 2017; Spence et al. 2014). On the other hand, pathogen infection affects root-associated microbiome, with higher richness in *Magnaporthe grisea* inoculated plants compared to the mock (Tian et al. 2021). A promising avenue of research is consequently to investigate the relationship between root-associated microbiota and rice diseases in the particular rice-growing systems of Burkina Faso.

Describing rice microbiota through metabarcoding is a first mandatory step that needs to be combined to culturomics and experimental work in an integrative approach required to

potentially lead to microbiota management methodologies. Such microbiota-based strategies could contribute to improve rice health and productivity (Sessitsch and Mitter 2015), while preserving human health. They are consequently an important component of the toolbox of science-based strategies to achieve zero-hunger in Africa.

Figures

Figure 1

Location of the study sites and soil physico-chemical properties

Location of the study sites in western Burkina Faso on the soil Harmonized World Soil Database (HWSD) map of West Africa (<https://webarchive.iiasa.ac.at/Research/LUC/External-World-soil-database/HTML/>). The three geographical zones studied are in Lixisols (LX: soils with subsurface accumulation of low activity clays and high base saturation)

Location of the field studied within each geographical zones. Soil texture, are indicated for each of the 19 studied fields, with pie charts representing relative proportions of sand (in yellow), silt (in green), and clay (in blue). Soil chemical properties estimated in each geographical zones, with colors representing the rice growing system (irrigated areas in blue and rainfed lowlands in red). Each point corresponds to one field studied. Averages over the 19 studied fields are indicated for each parameter, as well as the results of statistical tests for the geographical zone effect.

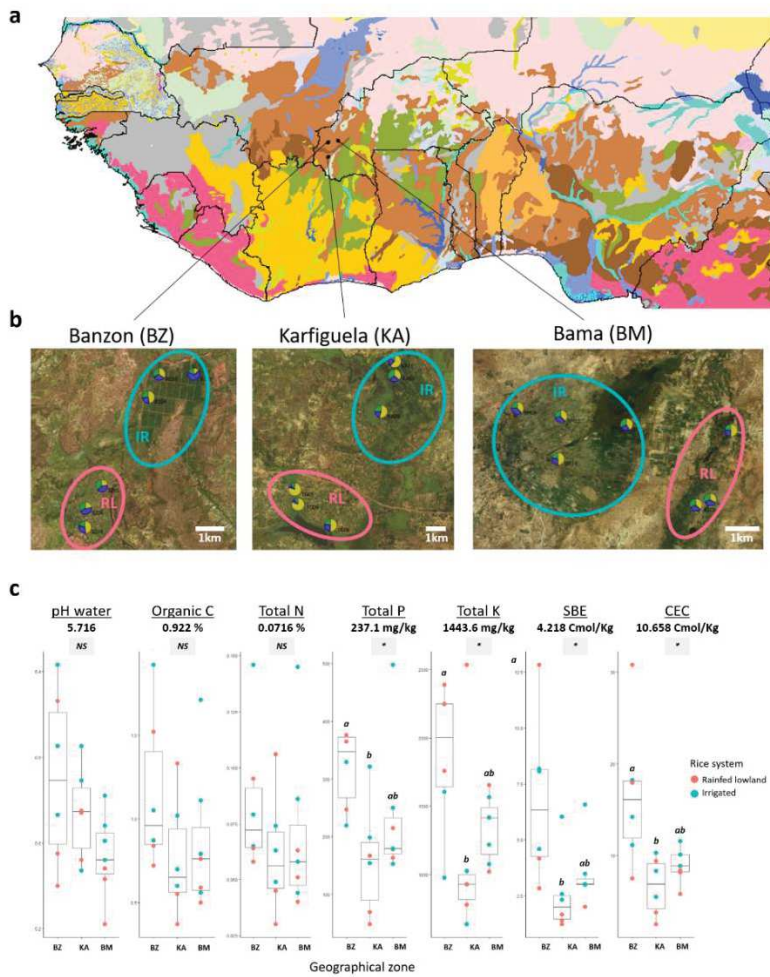


Figure 2

NMDS ordination showing the three factors identified as drivers of the structuration of rice root microbial communities: the color of points represent the rice growing system (irrigated vs rainfed lowland), while the shape shows the geographical zone (Banzon, Karfiguela and Bama).

On the left side are presented the analyses based on 16S rRNA gene reflecting Prokaryote communities, where one point corresponds to one plant. On the right side are shown the analyses based on ITS reflecting fungal communities, where one point corresponds to one field. The root compartment is presented on the upper side of the figure while the rhizosphere data appear on the bottom side. Only the soil physicochemical parameter that revealed as having a significant effect (see Supplementary Table S4) are represented with arrows: cation exchange capacity (CEC), Sorptive Bioaccessibility Extraction (SBE), total concentrations of phosphorus (Total P), total concentrations of nitrogen (Total N), total organic carbon (Organic C).

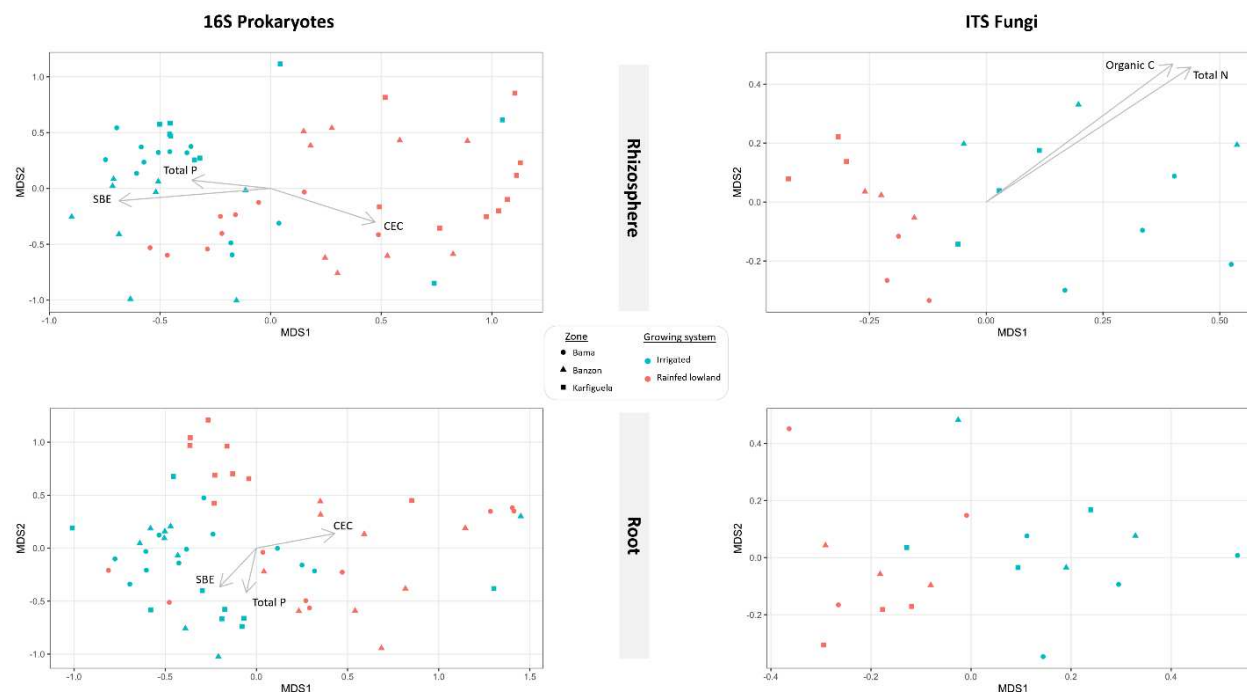


Figure 3

Comparison of root-associated microbiota α -diversity in contrasted rice-growing systems: irrigated (in blue) vs rainfed lowland (in red).

Observed richness and Shannon indices are reported for each sample (i.e. one plant for 16S and one field for ITS), as violin diagram for each rice growing system. The left side of the figure presents the results obtained for 16S microbiome, while the right side shows the results obtained for ITS analysis. On top are shown the results of the rhizosphere compartment and on the bottom are the results obtained for the root associated compartment.

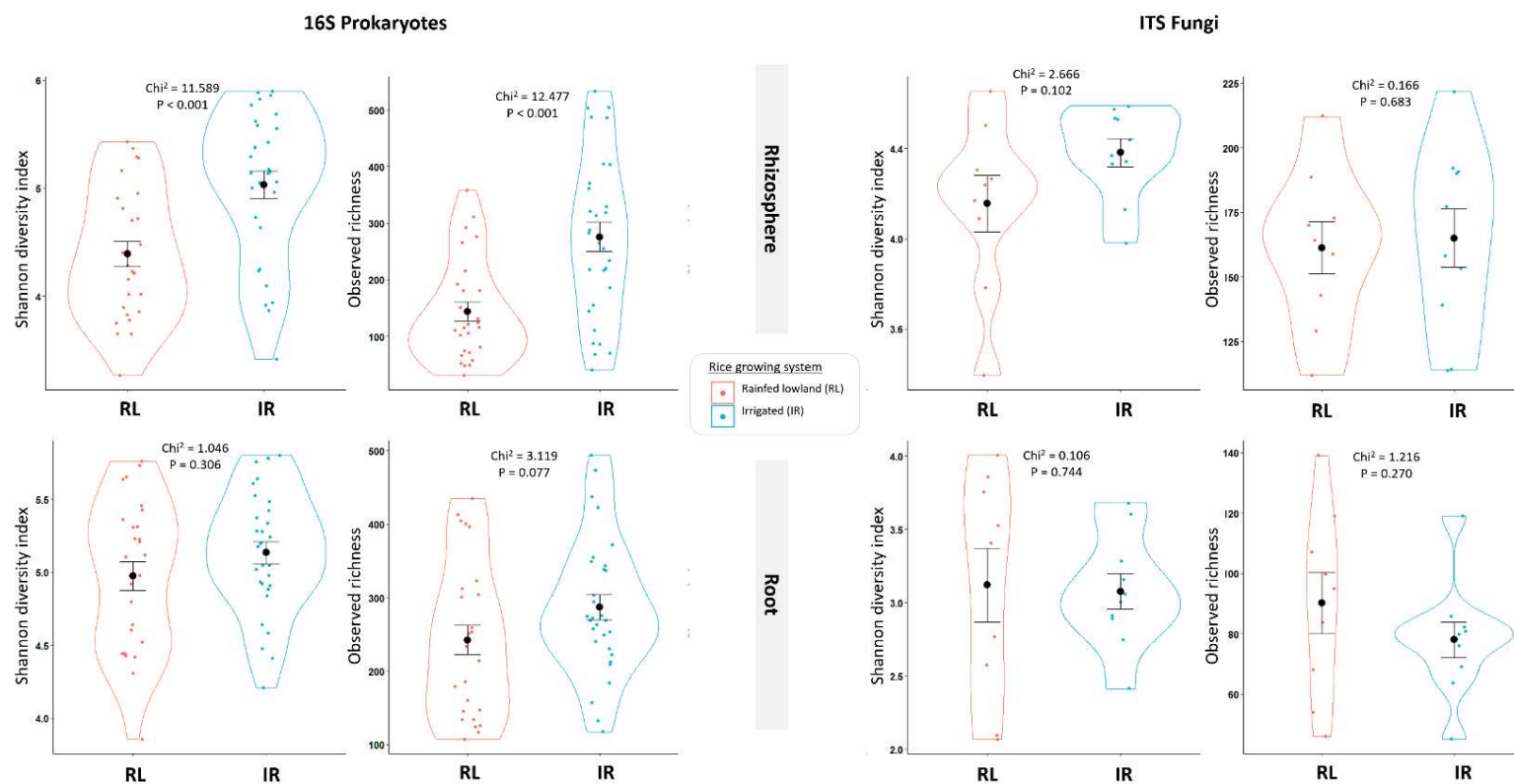
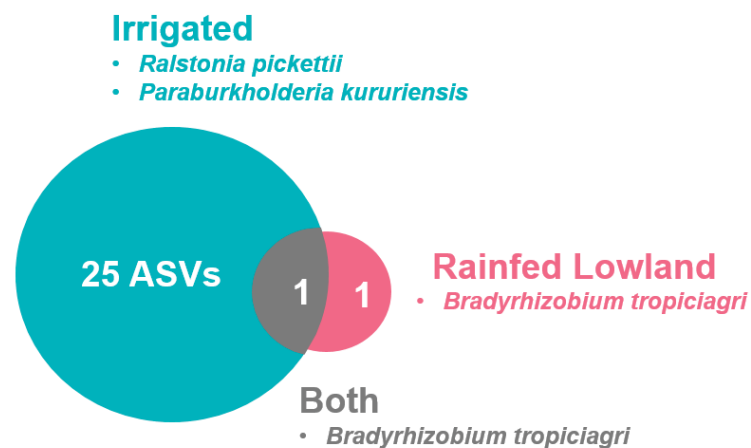


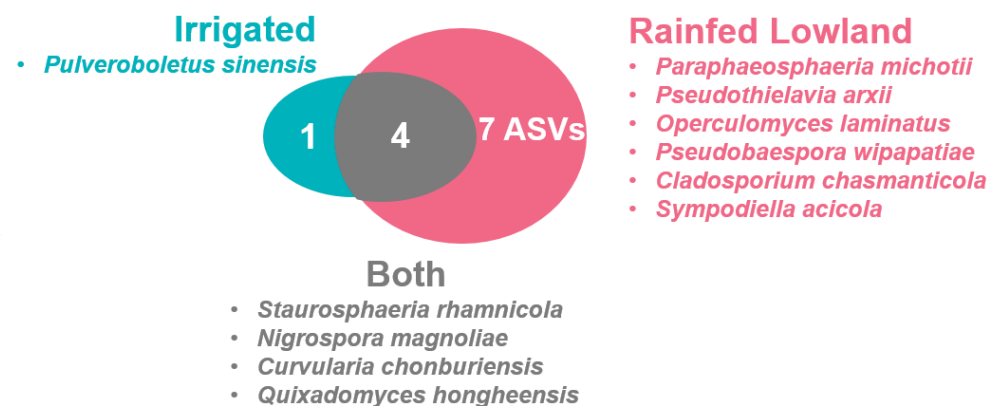
Figure 4

Venn diagram representing the core sequence variants for each rice growing system : irrigated vs rainfed lowlands. A. For prokaryotes B. For fungi

A. Prokaryotes (16S)



B. Fungi (ITS)



Tables

Table 1

Results of permanova analysis performed independently for rhizosphere compartment and root compartment, for 16S and ITS microbiome data.

		Prokaryotes 16S					Fungi ITS				
		Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)
Rhizosphere	Rice growing system	1	1.890	0.079	4.759	0.001	1	0,625	0,088	1,723	0,001
	Geographical zone	2	1.645	0.069	2.143	0.001	2	0,917	0,129	1,264	0,012
	Rice growing system	2	1.393	0.058	1.737	0.001	2	0,853	0,120	1,175	0,037
	* Geographical zone										
	Residual	51	18.919	0.793	NA	NA	13	4,717	0,663	NA	NA

	Total	56	23.848	1.000	NA	NA	18	7,112	1,000	NA	NA
Root	Rice growing system	1	1.613	0.078	5.155	0.001	1	0,742	0,091	1,783	0,001
	Geographical zone	2	1.406	0.068	2.246	0.003	2	0,927	0,114	1,113	0,147
	Rice growing system	2	1.534	0.074	2.450	0.001	2	1,054	0,129	1,266	0,017
	* Geographical zone										
	Residual	51	15.966	0.778	NA	NA	13	5,412	0,665	NA	NA
	Total	56	20.521	1.000	NA	NA	18	8,135	1,000	NA	NA

Table 2

Properties of co-occurrence networks of Prokaryote taxa in rhizosphere and root-associated samples from irrigated areas in the one hand, and rainfed lowlands in the other hand.

	Irrigated areas	Rainfed lowlands
Number of nodes	414	313
Degree	9.802 ± 2.913	7.974 ± 2.619
Closeness	0.00076 ± 0.00006	0.00093 ± 0.00009
Betweenness	450.271 ± 336.298	389.978 ± 370.222
Total edges	2029	1248
(Positive + Negative edges)	(1760 + 269)	(1163 + 85)
Number of hubs	15	20
Hub's families	Hub species (Number of ASV)	
Aeromonadaceae	<i>Aeromonas hydrophila</i> (2)	
Bacillaceae	<i>Bacillus zanthoxyli</i> (6)	
	<i>Neobacillus cucumis</i> (5)	
	<i>Priestia flexa</i> (4)	
Bradyrhizobiaceae	<i>Bradyrhizobium oligotrophicum</i> (1)	
Enterobacteriaceae	<i>Enterobacter cloacae</i> (2)	
	<i>Enterobacter hormaechei</i> (2)	
	<i>Enterobacter mori</i> (5)	<i>Enterobacter mori</i> (5)
Moraxellaceae	<i>Acinetobacter modestus</i> (1)	
	<i>Acinetobacter soli</i> (1)	
Weeksellaceae	<i>Elizabethkingia anophelis</i> (1)	

Table 3

List of species assignment and number of sequence variants (ASVs) identified as indicator taxa in irrigated and rainfed lowland environment.

The species in bold were also found as potential hub or core taxa.

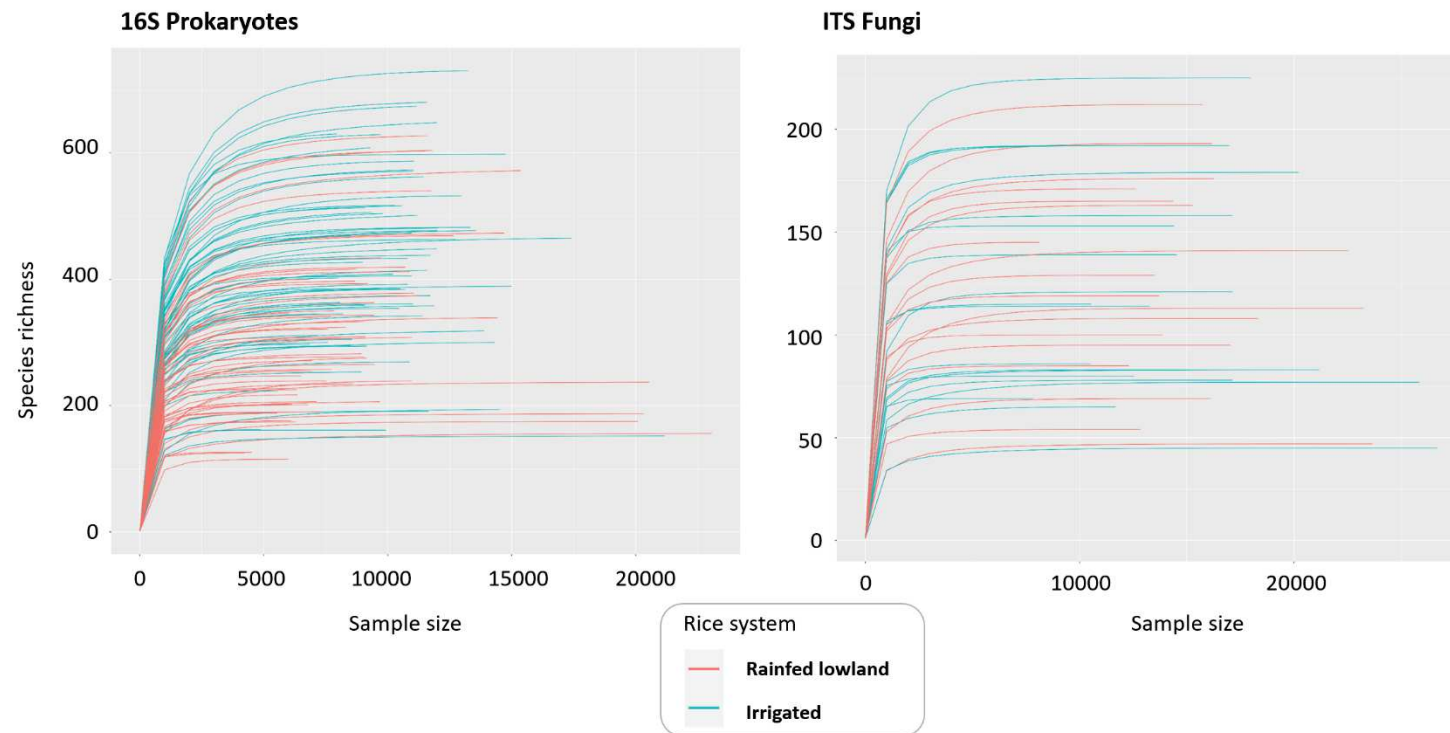
Kingdom	Family	Irrigated	Lowlands
Prokaryotes	Acidobacteriaceae		<i>Occallatibacter savannae</i> (2)
	Aeromonadaceae	<i>Aeromonas hydrophila</i> (7)	
	Bacillaceae		<i>Bacillus zanthoxyli</i> (1) <i>Priestia flexa</i> (10) <i>Exiguobacterium acetylicum</i> (25) <i>Exiguobacterium indicum</i> (19)
	Bradyrhizobiaceae		<i>Bradyrhizobium tropiciagri</i> (6)
	Burkholderiaceae	<i>Paraburkholderia kururiensis</i> (1) <i>Ralstonia pickettii</i> (24)	
	Clostridiaceae	<i>Clostridium beijerinckii</i> (10) <i>Clostridium huakuii</i> (9)	
	Comamonadaceae	<i>Comamonas testosteroni</i> (19)	
	Enterobacteriaceae	<i>Enterobacter cloacae</i> (7) <i>Enterobacter mori</i> (1)	
	Moraxellaceae	<i>Acinetobacter modestus</i> (1) <i>Acinetobacter soli</i> (46)	
	Pseudomonadaceae	<i>Pseudomonas glareae</i> (2)	
	Weeksellaceae	<i>Elizabethkingia anophelis</i> (1)	
		128	63
	Phylum		
Fungi	Agaricomycetes	<i>Corneriella bambusarum</i> (1) <i>Pulveroboletus sinensis</i> (1) <i>Pseudosperma notodryinum</i> (1)	<i>Cortinarius violaceomaculatus</i> (1) <i>Pseudobaeospora wipapatiae</i> (1)
	Chytridiomycetes	<i>Lobulomyces poculatus</i> (1)	<i>Clydaea vesicula</i> (5) <i>Lobulomyces poculatus</i> (1) <i>Operculomyces laminatus</i> (1) <i>Clydaea vesicula</i> (1)
	Dothideomycetes	<i>Aureoconidiella foliicola</i> (2) <i>Bambusicola didymospora</i> (1) <i>Gordonomyces mucovaginatus</i> (1)	<i>Bambusicola splendida</i> (1) <i>Paraphaeosphaeria michotii</i> (1) <i>Poaceascoma filiforme</i> (1) <i>Valsaria rudis</i> (1) <i>Stemphylium botryosum</i> (2)

		<i>Neocamarosporium salsolae</i> (1)
		<i>Muyocopron laterale</i> (1)
Geoglossomycetes	<i>Hemileucoglossum pusillum</i> (1)	
Glomeromycetes		<i>Dentiscutata savannicola</i> (1)
Leotiomycetes	<i>Curvoclavula anemophila</i> (2)	
Saccharomycetes		<i>[Candida] boidinii</i> (1)
Schizosaccharomycetes		<i>Schizosaccharomyces cryophilus</i> (1)
Sordariomycetes	<i>Idriellomyces eucalypti</i> (1)	<i>Diatrypella vulgaris</i> (1)
	<i>Ophiostoma pityokteinis</i> (1)	<i>Tristratipерidium microsporum</i> (1)
	<i>Achroiostachys aurantispora</i> (1)	
	<i>Acremonium persicinum</i> (1)	
Tremellomycetes		<i>Hannaella surugaensis</i> (1)
		<i>Papiliotrema zeae</i> (1)
Ustilaginomycetes	<i>Violaceomyces palustris</i> (1)	<i>Cintractiella scirpodendri</i> (1)
		<i>Farysia acheniorum</i> (1)
	16	27

Supplementary Material

Supplementary Figure 1

Rarefaction curves (plot of the number of ASVs obtained against the number of analysed reads) for each analyzed samples. On the left, are shown 16S metabarcoding data, representing prokaryotic communities. On the right are presented the ITS metabarcoding data, representing fungal communities.



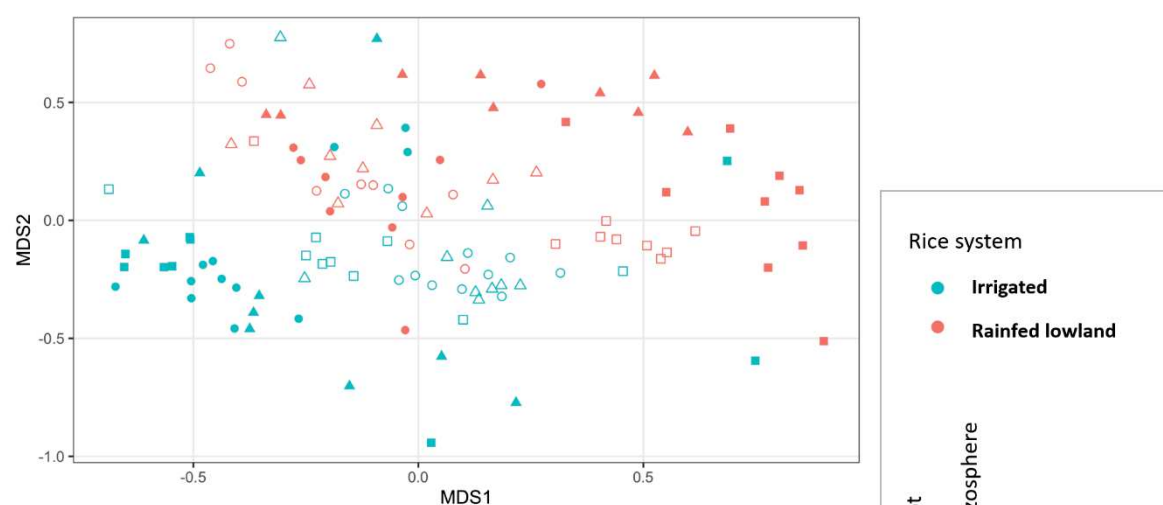
Supplementary Figure 2

NMDS ordination showing the three factors identified as drivers of the structuration of rice root microbial communities: the color of points represent the rice growing system (irrigated vs rainfed lowland), while the shape shows the compartments (rhizosphere vs roots) and the geographical zone (Banzon, Karfiguela and Bama).

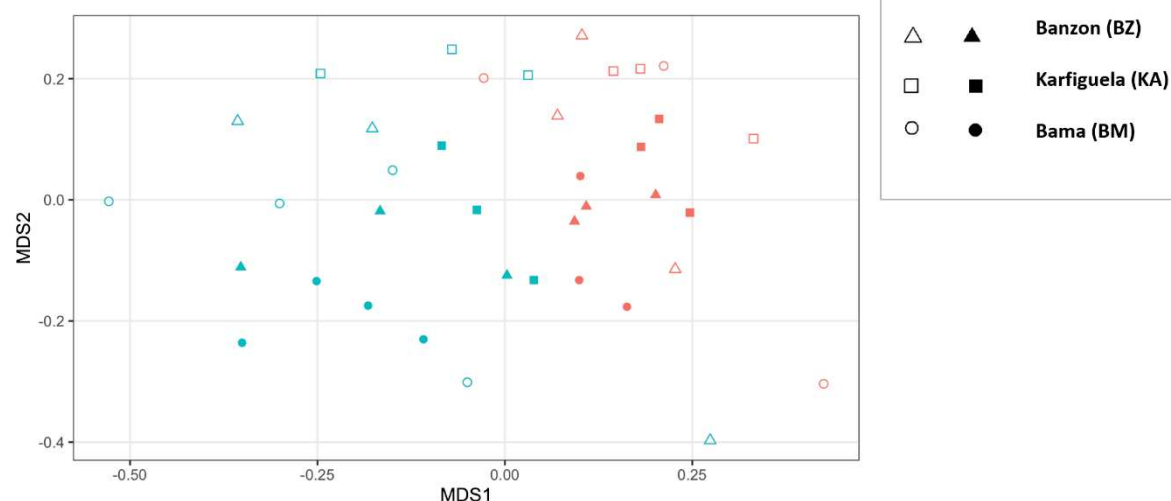
a. Analysis based on 16S rRNA gene reflecting Prokaryote communities. One point corresponds to one plant.

b. Analysis based on ITS reflecting fungal communities. One point corresponds to one field.

a 16S Prokaryotes

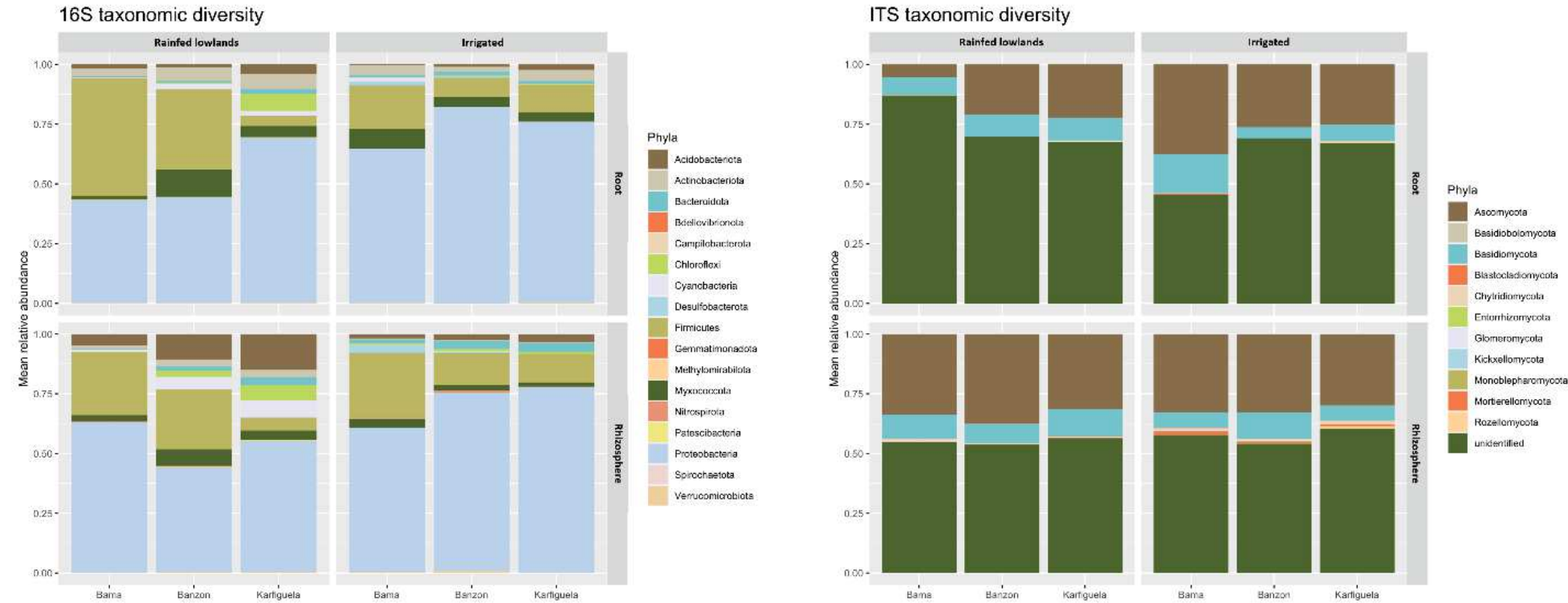


b ITS Fungi



Supplementary Figure 3

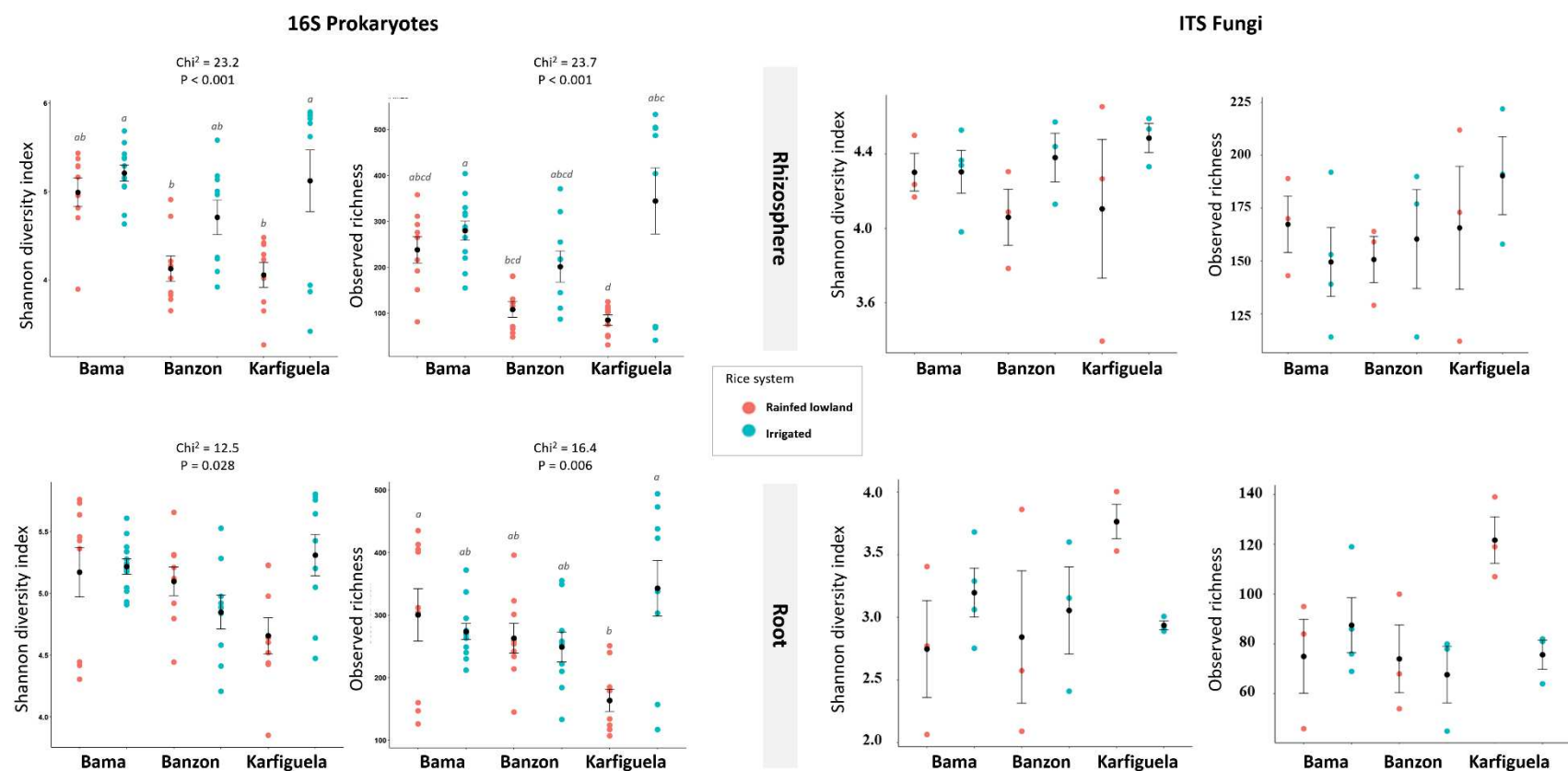
Prokaryote (16S) and fungi (ITS) taxonomic diversity obtained for each study site and each compartment



Supplementary Figure 4

Comparison of root-associated microbiota α -diversity in the six study sites: for Prokaryotes (16S data) on the left and for fungi (ITS data) on the right.

Data obtained for the rhizosphere compartment are presented on top and roots data are on the bottom of the figure. The study sites from irrigated areas are represented in blue, while the ones from rainfed lowlands appears in red.



Supplementary Table S1

Non-parametric tests (Wilcoxon tests) on the soil physico-chemical parameters

		Rice growing system		Geographical zone	
		W	P- value	W	P- value
Physical parameters	Clay %	43,000	0,902	9,765	0,008
	Silt %	41,000	0,775	2,831	0,243
	Sand %	49,000	0,775	8,382	0,015
Chemical parameters	pH water	23,500	0,086	3,456	0,178
	Organic C	27,000	0,156	3,574	0,168
	Total N	29,000	0,205	2,952	0,229
	Total P	31,500	0,288	7,577	0,023
	Total K	60,000	0,243	6,063	0,048
	SBE	24,000	0,094	8,282	0,016
	CEC	27,000	0,153	7,577	0,023

Supplementary Table S2

Results of permanova analysis on 16S and ITS microbiome data (all dataset for each of the two markers)

	Prokaryotes 16S					Fungi ITS				
	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)
Root compartment	1	2.418	0.051	6.777	0.001	1	0,942	0,058	2,453	0.001
Rice growing system	1	2.255	0.048	6.090	0.001	1	0,952	0,058	2,477	0.001
Geographical zone	2	2.258	0.048	3.117	0.001	2	1,169	0,072	1,522	0.001
Rice growing system * Geographical zone	2	2.155	0.046	2.930	0.001	2	1,217	0,075	1,584	0.001
Residual	107	37.00	0.805	NA	NA	31	11,909	0,735	NA	NA
Total	113	46.787	1.000	NA	NA	37	16,190	1.000	NA	NA

Supplementary Table S3

Results of Posthoc tests realized after permanova analysis on 16S and ITS microbiome data, and each compartment independently.

Type of comparison	Pair of sites	16S Prokaryotes						ITS Fungi					
		Rhizosphere			Roots			Rhizosphere			Roots		
		F	R2	p adj	F	R2	p adj	F	R2	p adj	F	R2	p adj
Within-zone, between rice systems	BZ-IR vs BZ-RL	2,265	0,124	0,015	3,667	0,186	0,045	1,310	0,247	1,000	1,392	0,258	1,000
	KA-IR vs KA-RL	3,225	0,168	0,015	2,982	0,157	0,015	1,412	0,261	1,000	1,713	0,300	1,000
	BM-IR vs BM-RL	3,342	0,150	0,045	3,343	0,150	0,015	1,362	0,214	0,780	1,280	0,204	0,480
Between zone, within irrigated sites	BM-IR vs BZ-IR	1,717	0,083	0,120	1,749	0,084	0,600	1,072	0,177	1,000	1,033	0,171	1,000
	BM-IR vs KA-IR	1,693	0,082	0,360	1,658	0,080	0,285	1,337	0,211	0,450	1,236	0,198	0,825
	BZ-IR vs KA-IR	1,758	0,099	0,330	2,075	0,115	0,195	1,153	0,224	1,000	1,330	0,250	1,000
Between zone, within rainfed lowland sites	BM-RL vs BZ-RL	2,299	0,126	0,015	1,688	0,095	1,000	1,147	0,223	1,000	0,927	0,188	1,000
	BM-RL vs KA-RL	3,075	0,161	0,015	3,768	0,191	0,015	1,461	0,268	1,000	1,409	0,260	1,000
	BZ-RL vs KA-RL	1,728	0,097	0,015	3,022	0,159	0,015	1,168	0,226	1,000	1,276	0,242	1,000
Others	BM-RL vs BZ-IR	2,536	0,137	0,030	3,480	0,179	0,045	1,570	0,282	1,000	1,441	0,265	1,000
	BM-RL vs KA-IR	3,891	0,196	0,015	2,623	0,141	0,105	1,509	0,274	1,000	1,377	0,256	1,000
	BM-IR vs BZ-RL	3,091	0,140	0,015	3,245	0,146	0,015	1,378	0,216	0,495	1,168	0,189	1,000
	BM-IR vs KA-RL	3,866	0,169	0,015	3,934	0,172	0,015	1,368	0,215	0,450	1,483	0,229	0,510
	BZ-IR vs KA-RL	2,811	0,149	0,015	4,113	0,205	0,015	1,234	0,236	1,000	1,669	0,294	1,000
	KA-IR vs BZ-RL	2,704	0,145	0,030	2,458	0,133	0,015	1,397	0,259	1,000	1,085	0,213	1,000

Supplementary Table S4

Results of the statistical analyses testing for the effect of soil chemical parameters on microbiome communities (each compartment analyzed separately).

Soil chemical parameter	Prokaryotes 16S				Fungi ITS			
	Rhizosphere		Roots		Rhizosphere		Roots	
	r ²	p-value	r ²	p-value	r ²	p-value	r ²	p-value
pH water	0,001	0,985	0,024	0,519	0,277	0,077	0,056	0,631
Organic C	0,089	0,079	0,076	0,122	0,379	0,021	0,294	0,062
Total N	0,086	0,089	0,059	0,198	0,401	0,016	0,305	0,057
Total P	0,132	0,023	0,179	0,004	0,242	0,112	0,253	0,099
Total K	0,037	0,372	0,066	0,159	0,016	0,877	0,001	0,992
SBE	0,482	0,000	0,175	0,006	0,160	0,249	0,111	0,388
CEC	0,314	0,000	0,204	0,003	0,059	0,641	0,068	0,565

Supplementary Table S5 Results of Posthoc tests on the effect of the particular site on alpha diversity indices (Shannon diversity index and observed richness) for 16S microbiome data only and for each compartment independently.

Type of comparison	Pair of sites	Rhizosphere						Roots					
		Shannon diversity index			Observed richness			Shannon diversity index			Observed richness		
		statistic	p	p.adj	statistic	p	p.adj	statistic	p	p.adj	statistic	p	p.adj
Within-zone, between rice systems	BZ-IR vs BZ-RL	-1,803	0,071	1,000	-1,725	0,084	1,000	1,164	0,244	1,000	0,263	0,793	1,000
	KA-IR vs KA-RL	-3,110	0,002	0,028	-3,352	0,001	0,012	-2,826	0,005	0,071	-3,742	0,000	0,003
	BM-IR vs BM-RL	0,721	0,471	1,000	0,786	0,432	1,000	-0,053	0,958	1,000	-0,478	0,632	1,000
	BM-IR vs BZ-IR	-1,556	0,120	1,000	-1,416	0,157	1,000	-1,844	0,065	0,977	-0,660	0,509	1,000
Between zone, within irrigated sites	BM-IR vs KA-IR	-0,144	0,885	1,000	-0,201	0,841	1,000	0,615	0,539	1,000	1,199	0,230	1,000
	BZ-IR vs KA-IR	1,321	0,187	1,000	1,136	0,256	1,000	2,300	0,021	0,321	1,740	0,082	1,000
	BM-RL vs BZ-RL	-2,584	0,010	0,146	-2,315	0,021	0,309	-0,611	0,541	1,000	-0,802	0,422	1,000
	BM-RL vs KA-RL	-2,570	0,010	0,152	-2,805	0,005	0,076	-2,300	0,021	0,321	-3,068	0,002	0,032
Between zone, within rainfed lowland sites	BZ-RL vs KA-RL	0,014	0,989	1,000	-0,490	0,624	1,000	-1,690	0,091	1,000	-2,265	0,024	0,353
	BM-RL vs BZ-IR	-0,781	0,435	1,000	-0,589	0,556	1,000	-1,775	0,076	1,000	-1,065	0,287	1,000
	BM-RL vs KA-IR	0,540	0,589	1,000	0,547	0,585	1,000	0,525	0,599	1,000	0,675	0,500	1,000
	BM-IR vs BZ-RL	-3,484	0,000	0,007	-3,260	0,001	0,017	-0,600	0,549	1,000	-0,380	0,704	1,000
Others	BM-IR vs KA-RL	-3,469	0,001	0,008	-3,784	0,000	0,002	-2,406	0,016	0,242	-2,801	0,005	0,076
	BZ-IR vs KA-RL	-1,789	0,074	1,000	-2,215	0,027	0,401	-0,525	0,599	1,000	-2,002	0,045	0,679
	KA-IR vs BZ-RL	-3,124	0,002	0,027	-2,862	0,004	0,063	-1,136	0,256	1,000	-1,477	0,140	1,000

Supplementary Table S6

List of the pathogen species searched for within the microbiome data

Kingdom	Pathogen species	Known rice diseases
Bacteria	<i>Xanthomonas oryzae</i>	Bacterial Leaf Blight (BLB) and Bacterial Leaf Streak (BLS)
	<i>Pseudomonas fuscovaginae</i>	Bacterial sheath brown rot
	<i>Burkholderia glumae</i>	Bacterial panicle blight
	<i>Burkholderia gladioli</i>	
	<i>Acidovorax avenae subsp. avenae</i>	Bacterial leaf blight
	<i>Pantoea ananatis, P. stewartii, P. agglomerans</i>	Bacterial blight
	<i>Sphingomonas</i>	
Fungi	<i>Pyricularia oryzae (syn. Magnaporthe oryzae)</i>	Rice blast
	<i>Bipolaris maydis</i>	Brown spot
	<i>Bipolaris oryzae</i>	
	<i>Bipolaris victoriae</i>	
	<i>Bipolaris zeicola</i>	
	<i>Exserohilum rostratum</i>	
	<i>Curvularia spp</i>	Curvularia (black kernel)
	<i>Microdochium oryzae</i>	Leaf Scald
	<i>Rhynchosporium oryzae</i>	
	<i>Sphaerulina oryzina (syn. Cercospora janseana, C. oryzae)</i>	Narrow brown leaf spot
	<i>Fusarium spp.</i>	Rice bakanae disease
	<i>Rhizoctonia solani</i>	Sheath blight
	<i>Sarocladium oryzae</i>	Sheath rot
	<i>Acrocylindrium oryzae</i>	
	<i>Sarocladium oryzae</i>	

Supplementary Table S7

List of the 16S assignation including ‘oryzae’ in the species name

Allokutzneria oryzae
Azospira oryzae
Azospirillum oryzae
Chromobacterium rhizoryzae
Daejeonella oryzae
Flavobacterium oryzae
Intrasporangium oryzae
Leeia oryzae
Longilinea arvoryzae
Methanobacterium oryzae
Methanocella arvoryzae
Mucilaginibacter oryzae
Novosphingobium oryzae
Paenibacillus oryzae
Rhizobium oryzae
Rhizobium rhizoryzae
Rhizobium straminoryzae
Serratia oryzae
Spirosoma oryzae

Acknowledgments

This work was performed thanks to the facilities of the “International joint Laboratory LMI PathoBios: Observatory of plant pathogens in West Africa: biodiversity and biosafety” (www.pathobios.com; twitter.com/PathoBios), and conducted within E-SPACE project (www6.inrae.fr/e-space/). We are very grateful to Kader Guigma, Yacouba Kone, Moumouni Traoré and Arzouma Diasso for their contributions to the fieldwork in Burkina Faso. We thank the rice farmers from Badala, Bama, Senzon, Banzon, Tengrela and Karfiguela for their kind collaboration. We thank AfricaSys for the technical assistance in data management. We thank Christian Vernière and Philippe Roumagnac for the constructive discussions throughout the project and/or helpful comments on earlier versions of the manuscript.

Funding

This work was publicly funded through ANR (the French National Research Agency) under «Investissements d’avenir» programme with the reference ANR-10-LABX-001-01 Labex Agro (E-Space and RiPaBIOME projects), coordinated by Agropolis Fondation under the frame of I-SITE MUSE (ANR-16-IDEX-006) and by the CGIAR Research Program on Rice Agri-food Systems (RICE).

Reference cited

AFNOR. 1981. Détermination du pH. (Association Française de Normalisation) NF ISO 10390. Pages 339-348, AFNOR qualité des sols. Paris.

Alonso, P., Blondin, L., Gladieux, P., Mahé, F., Sanguin, H., Ferdinand, R., Filloux, D., Desmarais, E., Cerqueira, F., Jin, B., Huang, H., He, X., Morel, J.-B., Martin, D. P., Roumagnac, P., and Vernière, C. 2020. Heterogeneity of the rice microbial community of the Chinese centuries-old Honghe Hani rice terraces system. *Environmental Microbiology* 22:3429-3445.

Banerjee, S., Schlaeppi, K., and van der Heijden, M. G. A. 2018. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. *Nature Reviews Microbiology* 16:567-576.

Banerjee, S., Walder, F., Büchi, L., Meyer, M., Held, A. Y., Gattinger, A., Keller, T., Charles, R., and van der Heijden, M. G. A. 2019. Agricultural intensification reduces microbial network complexity and the abundance of keystone taxa in roots. *The ISME Journal* 13:1722-1736.

Bangratz, M., Wonni, I., Kini, K., Sondo, M., Brugidou, C., Béna, G., Gnacko, F., Barro, M., Koebnik, R., Silué, D., and Tollenaere, C. 2020. Design of a new multiplex PCR assay for rice pathogenic bacteria detection and its application to infer disease incidence and detect co-infection in rice fields in Burkina Faso. *PLOS ONE* 15:e0232115.

Barr, D. J. S. 2001. Chytridiomycota. Pages 93-112 in: *Systematics and Evolution: Part A*. D. J. McLaughlin, E. G. McLaughlin and P. A. Lemke, eds. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Barro, M., Kassankogno, A. I., Wonni, I., Sereme, D., Somda, I., Kaboré, K. H., Bena, G., Brugidou, C., Tharreau, D., and Tollenaere, C. 2021. Spatiotemporal Survey of Multiple Rice

Diseases in Irrigated Areas Compared to Rainfed Lowlands in the Western Burkina Faso. *Plant Disease*. <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-21-0579-RE>

Barro, M.; Konate, A.; Wonni, I.; Kassankogno, A.I.; Sabot, F.; Albar, L.; Somda, I.; Béna, G.; Ghesquière, A.; Kam, H.; Sié, M., Curby, P., Tollenaere, C. In press. Assessment of Genetic Diversity of Rice in Registered Cultivars and Farmers' Fields in Burkina Faso. *Crops*.

Bastida, F., Eldridge, D. J., García, C., Kenny Png, G., Bardgett, R. D., and Delgado-Baquerizo, M. 2021. Soil microbial diversity–biomass relationships are driven by soil carbon content across global biomes. *The ISME Journal* 15:2081-2091.

Beattie, G. A. 2018. Metabolic coupling on roots. *Nature Microbiology* 3:396-397.

Berry, D., and Widder, S. 2014. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. *Frontiers in Microbiology* 5:219.

Bouyoucos, G. J. 1962. Hydrometer Method Improved for Making Particle Size Analysis of Soils. *Agronomy Journal* 54:464-465.

Brunel, C., Pouteau, R., Dawson, W., Pester, M., Ramirez, K. S., and van Kleunen, M. 2020. Towards Unraveling Macroecological Patterns in Rhizosphere Microbiomes. *Trends in Plant Science* 25:1017-1029.

Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J. A., and Holmes, S. P. 2016. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods* 13:581-583.

Chen, S., Waghmode, T. R., Sun, R., Kuramae, E. E., Hu, C., and Liu, B. 2019. Root-associated microbiomes of wheat under the combined effect of plant development and nitrogen fertilization. *Microbiome* 7:136.

Chialva, M., Lanfranco, L., and Bonfante, P. 2021. The plant microbiota: composition, functions, and engineering. *Current Opinion in Biotechnology*.

Chialva, M., Ghignone, S., Cozzi, P., Lazzari, B., Bonfante, P., Abbruscato, P., and Lumini, E. 2020. Water management and phenology influence the root-associated rice field microbiota. *FEMS Microbiology Ecology* 96.

Csárdi, G and Tamás Nepusz T.. 2006. The igraph software package for complex network research.

Cui, E., Fan, X., Li, Z., Liu, Y., Neal, A. L., Hu, C., and Gao, F. 2019. Variations in soil and plant-microbiome composition with different quality irrigation waters and biochar supplementation. *Applied Soil Ecology* 142:99-109.

De Cáceres, M., Legendre, P., and Moretti, M. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119:1674-1684.

de la Fuente Cantó, C., Simonin, M., King, E., Moulin, L., Bennett, M. J., Castrillo, G., and Laplace, L. 2020. An extended root phenotype: the rhizosphere, its formation and impacts on plant fitness. *The Plant Journal* 103:951-964.

Delamuta, J. R. M., Ribeiro, R. A., Ormeño-Orrillo, E., Parma, M. M., Melo, I. S., Martínez-Romero, E., and Hungria, M. 2015. *Bradyrhizobium tropiciagri* sp. nov. and *Bradyrhizobium embrapense* sp. nov., nitrogen-fixing symbionts of tropical forage legumes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 65:4424-4433.

Delitte, M., Caulier, S., Bragard, C., and Desoignies, N. 2021. Plant Microbiota Beyond Farming Practices: A Review. *Frontiers in Sustainable Food Systems* 5:66.

Dias, G. M., de Sousa Pires, A., Grilo, V. S., Castro, M. R., de Figueiredo Vilela, L., and Neves, B. C. 2019. Comparative genomics of *Paraburkholderia kururiensis* and its potential in bioremediation, biofertilization, and biocontrol of plant pathogens. *MicrobiologyOpen* 8:e00801-e00801.

Ding, L.-J., Cui, H.-L., Nie, S.-A., Long, X.-E., Duan, G.-L., and Zhu, Y.-G. 2019. Microbiomes inhabiting rice roots and rhizosphere. *FEMS Microbiology Ecology* 95.

Duan, L., Li, Z., Xie, H., Li, Z., Zhang, L., and Zhou, Q. 2020. Large-scale spatial variability of eight soil chemical properties within paddy fields. *CATENA* 188:104350.

Edwards, J., Johnson, C., Santos-Medellin, C., Lurie, E., Podishetty, N. K., Bhatnagar, S., Eisen, J. A., and Sundaresan, V. 2015. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:E911-E920.

Edwards, J. A., Santos-Medellín, C. M., Liechty, Z. S., Nguyen, B., Lurie, E., Eason, S., Phillips, G., and Sundaresan, V. 2018. Compositional shifts in root-associated bacterial and archaeal microbiota track the plant life cycle in field-grown rice. *PLOS Biology* 16:e2003862.

Egamberdieva, D., Wirth, S. J., Alqarawi, A. A., Abd Allah, E. F., and Hashem, A. 2017. Phytohormones and Beneficial Microbes: Essential Components for Plants to Balance Stress and Fitness. *Frontiers in Microbiology* 8:2104-2104.

Epskamp, S., Cramer, A. O. J., Waldorp, L. J., Schmittmann, V. D., and Borsboom, D. 2012. qgraph: Network Visualizations of Relationships in Psychometric Data. *Journal of Statistical Software* 48:1-18.

Guo, J., Ling, N., Li, Y., Li, K., Ning, H., Shen, Q., Guo, S., and Vandenkoornhuyse, P. 2021. Seed-borne, endospheric and rhizospheric core microbiota as predictors of plant functional traits across rice cultivars are dominated by deterministic processes. *New Phytologist* 230:2047-2060.

Hillebrand, W. F., Lundel, G. E. F., Bright, H. A., and Hoffman, J. I. 1953. Applied inorganic analysis. 2nd edition. New York, USA.

Hughes, A. C., Orr, M. C., Ma, K., Costello, M. J., Waller, J., Provoost, P., Yang, Q., Zhu, C., and Qiao, H. 2021. Sampling biases shape our view of the natural world. *Ecography* 44:1259-1269.

Kawasaki, A., Dennis, P. G., Forstner, C., Raghavendra, A. K. H., Richardson, A. E., Watt, M., Mathesius, U., Gilliam, M., and Ryan, P. R. 2021. The microbiomes on the roots of wheat (*Triticum aestivum* L.) and rice (*Oryza sativa* L.) exhibit significant differences in structure between root types and along root axes. *Functional Plant Biology*.

Kurtz, Z. D., Müller, C. L., Miraldi, E. R., Littman, D. R., Blaser, M. J., and Bonneau, R. A. 2015. Sparse and Compositionally Robust Inference of Microbial Ecological Networks. *PLOS Computational Biology* 11:e1004226.

Law, J. W. F., Ser, H. L., Khan, T. M., Chuah, L. H., Pusparajah, P., Chan, K. G., Goh, B. H., and Lee, L. H. 2017. The Potential of *Streptomyces* as Biocontrol Agents against the Rice Blast Fungus, *Magnaporthe oryzae* (*Pyricularia oryzae*). *Frontiers in Microbiology* 8.

Linares, O. F. 2002. African rice (*Oryza glaberrima*): History and future potential. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:16360.

Liu, Z., Guo, Q., Feng, Z., Liu, Z., Li, H., Sun, Y., Liu, C., and Lai, H. 2020. Long-term organic fertilization improves the productivity of kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch.) through increasing rhizosphere microbial diversity and network complexity. *Applied Soil Ecology* 147:103426.

Long, X.-E., and Yao, H. 2020. Phosphorus Input Alters the Assembly of Rice (*Oryza sativa* L.) Root-Associated Communities. *Microbial Ecology* 79:357-366.

Lu, T., Ke, M., Lavoie, M., Jin, Y., Fan, X., Zhang, Z., Fu, Z., Sun, L., Gillings, M., Peñuelas, J., Qian, H., and Zhu, Y.-G. 2018. Rhizosphere microorganisms can influence the timing of plant flowering. *Microbiome* 6:231.

MAHRH. 2011. Burkina Faso _ National Rice Development Strategy (NRDS).

Martin, M. 2011. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.journal*; Vol 17, No 1: Next Generation Sequencing Data Analysis.

Mavrodi, D. V., Mavrodi, O. V., Elbourne, L. D. H., Tetu, S., Bonsall, R. F., Parejko, J., Yang, M., Paulsen, I. T., Weller, D. M., and Thomashow, L. S. 2018. Long-Term Irrigation Affects the Dynamics and Activity of the Wheat Rhizosphere Microbiome. *Frontiers in Plant Science* 9:345.

McMurdie, P. J., and Holmes, S. 2013. phyloseq: An R Package for Reproducible Interactive Analysis and Graphics of Microbiome Census Data. PLOS ONE 8:e61217.

Metson, A. J. 1956. Methods of chemical analysis for soil survey samples. N Z Soil Bur Bull n° 12.

Nilsson, R. H., Larsson, K.-H., Taylor, A. F S., Bengtsson-Palme, J., Jeppesen, T. S., Schigel, D., Kennedy, P., Picard, K., Glöckner, F. O., Tedersoo, L., Saar, I., Kõljalg, U., and Abarenkov, K. 2019. The UNITE database for molecular identification of fungi: handling dark taxa and parallel taxonomic classifications. Nucleic Acids Research 47:D259-D264.

Novozansky, I. V., Houba, J. G., Vaneck, R., and Van Vark, W. 1983. A novel digestion technic for multi-element analysis. Commun Soil Sci. Plant Anal.:239-249.

Oksanen J, Kindt R, Legendre P *et al.* The vegan package. *Community Ecol Package* 2007.<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>.

Ouedraogo, S., Somda, I., Borro, F., and Sere, Y. 2004. Detection and characterization of plant pathogenic bacteria transmitted by seed rice in Burkina Faso. Agronomie Africaine 6:9-17.

Pandey, S., Byerlee, D., and Dawe, D. 2010. Rice in the global economy: strategic research and policy issues for food security. Los Banos (Philippines).

Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., Peplies, J., and Glöckner, F. O. 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. Nucleic acids research 41:D590-D596.

R Core Team 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rao, A., Wani, S., Ramesha, M., and Ladha, J. 2017. Chapter 8 Rice Production Systems. in: Rice Production Worldwide. B. Chauhan, K. Jabran and G. Mahajan, eds. Springer International Publishing AG 2017.

Rasul, M., Yasmin, S., Suleman, M., Zaheer, A., Reitz, T., Tarkka, M. T., Islam, E., and Mirza, M. S. 2019. Glucose dehydrogenase gene containing phosphobacteria for biofortification of Phosphorus with growth promotion of rice. Microbiological Research 223-225:1-12.

Rocheftort et al 2021. Seed microbiota revealed by a large-scale meta-analysis including 50 plant species. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.06.08.447541v1.full>

Rutten, G., Hönig, L., Schwaß, R., Braun, U., Saadani, M., Schuldt, A., Michalski, S. G., and Bruehlheide, H. 2021. More diverse tree communities promote foliar fungal pathogen diversity,

but decrease infestation rates per tree species, in a subtropical biodiversity experiment. *Journal of Ecology* 109:2068-2080.

Santos-Medellín, C., Edwards, J., Liechty, Z., Nguyen, B., Sundaresan, V., and Ausubel Frederick, M. 2017. Drought Stress Results in a Compartment-Specific Restructuring of the Rice Root-Associated Microbiomes. *mBio* 8:e00764-00717.

Schweitzer, J. A., Bailey, J. K., Fischer, D. G., LeRoy, C. J., Lonsdorf, E. V., Whitham, T. G., and Hart, S. C. 2008. Plant-Soil-Microorganism Interactions: Heritable Relationship between Plant Genotype and Associated Soil Microorganisms. *Ecology* 89:773-781.

Senthil Kumar, C. M., Jacob, T. K., Devasahayam, S., Thomas, S., and Geethu, C. 2018. Multifarious plant growth promotion by an entomopathogenic fungus *Lecanicillium psalliotae*. *Microbiological Research* 207:153-160.

Sessitsch, A., and Mitter, B. 2015. 21st century agriculture: integration of plant microbiomes for improved crop production and food security. *Microbial biotechnology* 8:32-33.

Singh, B. K., Trivedi, P., Egidio, E., Macdonald, C. A., and Delgado-Baquerizo, M. 2020. Crop microbiome and sustainable agriculture. *Nature Reviews Microbiology* 18:601-602.

Soullier, G., Demont, M., Arouna, A., Lancon, F., and del Villar, P. M. 2020. The state of rice value chain upgrading in West Africa. *Global Food Security-Agriculture Policy Economics and Environment* 25.

Spence, C., Alff, E., Johnson, C., Ramos, C., Donofrio, N., Sundaresan, V., and Bais, H. 2014. Natural rice rhizospheric microbes suppress rice blast infections. *Bmc Plant Biology* 14.

Tamburini, G., Bommarco, R., Wanger, T. C., Kremen, C., van der Heijden, M. G. A., Liebman, M., and Hallin, S. 2020. Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. *Science Advances* 6:eaba1715.

Tian, D., Chen, Z., Lin, Y., Liang, T., Chen, Z., Guo, X., Wang, F., and Wang, Z. 2021. The Interaction between Rice Genotype and *Magnaporthe oryzae* Regulates the Assembly of Rice Root-Associated Microbiota. *Rice* 14:40.

Trivedi, P., Leach, J. E., Tringe, S. G., Sa, T., and Singh, B. K. 2020. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology* 18:607-621.

Ullah, S., He, P., Ai, C., Zhao, S., Ding, W., Song, D., Zhang, J., Huang, S., Abbas, T., and Zhou, W. 2020. How Do Soil Bacterial Diversity and Community Composition Respond under Recommended and Conventional Nitrogen Fertilization Regimes? *Microorganisms* 8:1193.

Vandenkoornhuyse, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., and Dufresne, A. 2015. The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytologist* 206:1196-1206.

Vannier, N., Agler, M., and Hacquard, S. 2019. Microbiota-mediated disease resistance in plants. *PLOS Pathogens* 15:e1007740.

Vieira, S., Sikorski, J., Dietz, S., Herz, K., Schrumpf, M., Bruelheide, H., Scheel, D., Friedrich, M. W., and Overmann, J. 2020. Drivers of the composition of active rhizosphere bacterial communities in temperate grasslands. *The ISME Journal* 14:463-475.

Walinga, J., Van Vark, W., Houba, V. J., and Van Der Lee, J. J. 1989. Plant analysis procedures. Pages Part 7: 197-200 in: *Soil and plant analysis*. Wageningen and A. University, eds., Wageningen : Landbouwniversiteit, 1986-1995.

Walkley, A., and Black, I. A. 1934. An examination method of the detjareff and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil science* 37:29-38.

Walsh, C. M., Becker-Uncapher, I., Carlson, M., and Fierer, N. 2021. Variable influences of soil and seed-associated bacterial communities on the assembly of seedling microbiomes. *The ISME Journal* 15:2748-2762.

Wei, Z., Yang, T., Friman, V.-P., Xu, Y., Shen, Q., and Jousset, A. 2015. Trophic network architecture of root-associated bacterial communities determines pathogen invasion and plant health. *Nature Communications* 6:8413.

Xiong, Q. Q., Hu, J. L., Wei, H. Y., Zhang, H. C., and Zhu, J. Y. 2021. Relationship between Plant Roots, Rhizosphere Microorganisms, and Nitrogen and Its Special Focus on Rice. *AGRICULTURE-BASEL* 11.

Yasmin, S., Zaka, A., Imran, A., Zahid, M. A., Yousaf, S., Rasul, G., Arif, M., and Mirza, M. S. 2016. Plant Growth Promotion and Suppression of Bacterial Leaf Blight in Rice by Inoculated Bacteria. *PLOS ONE* 11:e0160688.

3. La conclusion

Nos résultats sont novateurs puisque les communautés microbiennes associées aux racines de riz ont très rarement été étudiées dans le contexte particulier de la riziculture africaine.

Pour les communautés bactériennes (marqueur 16S), nous mettons en évidence un effet clair du type de riziculture, du compartiment, du site et de la zone géographique. Les communautés de procaryotes (16S) de la rhizosphère et des racines de riz sont affectées par les trois mêmes paramètres chimiques à savoir SBE, la CEC et le phosphore total. D'autre part, en considérant les indices de la diversité alpha, le système de riziculture a un effet significatif sur les communautés de procaryotes de la rhizosphère, avec un indice de diversité de Shannon et une richesse observée plus élevés dans les périmètres irrigués, par rapport aux bas-fonds. De plus, c'est aussi dans cette communauté rhizosphérique que nous avons identifié un effet du site qui montre une diversité forte dans le périmètre irrigué de Karfiguela, et dans une moindre mesure dans la zone irriguée de Bama. Alors qu'une diversité particulièrement faible a été trouvée dans le bas-fond de Karfiguela (village de Tengrela), et dans une moindre mesure dans le bas-fond de Banzon (village de Senzon).

En outre, nous avons identifié 26 phylotypes centraux ('core ASVs') associés aux systèmes irrigués, et deux phylotypes centraux dans les bas-fonds pour les communautés bactériennes. Dans les zones irriguées, la grande majorité des phylotypes centraux (25/26) appartenait à la famille des Burkholderiaceae, avec 24 attribués à *Ralstonia pickettii* et un à *Paraburkholderia kururiensis*. Aussi, nous avons trouvé un nombre total d'interactions plus élevé dans les zones irriguées que dans les bas-fonds et le réseau des échantillons provenant des zones irriguées présentait une connectivité plus élevée que celui des échantillons provenant des bas-fonds. L'espèce *Enterobacter mori* a été retrouvée comme taxon 'hub' à la fois pour le réseau construit en irrigué et celui des bas-fonds.

Au niveau des taxons indicateurs, nous avons obtenu un nombre plus important dans les zones irriguées (128) que dans les bas-fonds (63). Dans les zones irriguées, ces taxons ont été assignés aux genres : *Acinetobacter*, *Ralstonia*, *Aeromonas*, *Comamonas*, *Clostridium*, *Paraburkholderia*, *Pseudomonas*, *Elizabethkingia* et *Enterobacter*. Dans les bas-fonds, ce sont surtout la famille des Bacillaceae (*Exiguobacterium*, *Bacillus* et *Priestia*) et le genre *Bradyrhizobium*, qui ont été identifiés comme indicateurs. En outre, nous avons trouvé 20 espèces différentes possiblement pathogènes présentes dans nos données du 16S, avec les genres *Xanthomonas*, *Burkholderia*, *Acidovorax*, *Pantoea* et *Sphingomonas*.

Au niveau des communautés fongiques (marqueur ITS), nous avons trouvé que les communautés de la rhizosphère étaient principalement structurées par le système de culture du riz, tandis que le type de riziculture, et l'interaction entre type de riziculture et zone (mais pas la zone géographique seule) avaient un effet significatif sur les communautés fongiques des racines. En termes de paramètres du sol, nous n'avons pu détecter qu'un effet significatif du contenu en carbone organique et de l'azote total seulement pour la rhizosphère. Le plus faible nombre d'échantillons séquencé pour les ITS que les 16S n'a pas permis de détecter des différences statistiquement significatives au niveau des diversités alpha. Nous remarquons cependant une tendance à une diversité plus élevée dans le bas-fond de Karfiguela (village de Tengrela) pour les communautés fongiques des racines (mais pas dans la rhizosphère).

La fréquence des phylotypes assignés était relativement faible pour les ITS par rapport aux 16S, mais une recherche de type Blast a permis de proposer une assignation pour la majorité des phylotypes fongiques obtenus. Nous avons identifié cinq phylotypes centraux dans les systèmes irrigués, par rapport à 11 phylotypes centraux associés aux bas-fonds, dont quatre sont communs aux deux systèmes de riziculture. Le seul phylotype trouvé comme 'central' dans les zones irriguées mais pas dans les bas-fonds a été assigné à *Pulveroboletus sinensis*. Nous avons trouvé 16 taxons indicateurs dans les zones irriguées, et 27 dans les bas-fonds. Ces derniers comprenaient plusieurs phylotypes assignés au phylum des Chytridiomycetes. Enfin, pour ces données ITS, les espèces potentiellement pathogènes trouvées dans le jeu de données correspondaient aux genres *Curvularia*, *Microdochium*, *Sarocladium*, *Cercospora* et *Exserohilum*.

La caractérisation des communautés microbiennes a été faite à l'échelle de la plante pour les communautés bactériennes, mais seulement à l'échelle du champ (analyse d'un mélange de trois plantes) pour les communautés fongiques. Cela explique probablement les résultats moins clairs obtenus pour ces dernières, qui mériteraient des études plus approfondies.

Cette étude avait pour objectif de comparer globalement deux systèmes de production de riz contrastés, qui diffèrent par différents aspects en termes de pratiques culturales. Ainsi, cet échantillonnage ne permet pas de démêler l'effet de chaque facteur, tels que la fertilisation ou le génotype du riz par exemple. Cependant, elle ouvre des pistes de recherche prometteuses vers la compréhension de la structuration des communautés microbiennes associées aux racines du riz en Afrique, ce qui est un préalable à leur manipulation dans un but d'optimisation des performances agronomiques.

Chapitre V : La discussion générale

L'insécurité alimentaire est toujours d'actualité dans de nombreuses zones à l'échelle mondiale. Des estimations faites par la FAO (2020) révèlent qu'à l'échelle mondiale, 42 pays dont 32 en Afrique continuent d'avoir besoin d'une aide alimentaire extérieure, et le Burkina Faso occupe la première place dans la liste. C'est un pays où l'agriculture est dominée par les céréales qui constituent la base de l'alimentation des populations. Parmi les céréales, le riz occupe une place non négligeable car c'est la 4ème tant du point de vue des superficies, de la production, que de la consommation annuelle par personne (Fall, 2016). Par ailleurs, la production est en forte augmentation, notamment en conséquence de l'aménagement de nouvelles surfaces rizicoles suite à la crise alimentaire de 2008 (MAAH, 2021). Cependant, elle reste néanmoins insuffisante face à la demande qui augmente rapidement, avec des besoins en riz qui pourraient atteindre 600 000 tonnes en 2025 selon Badini *et al.* (2010).

L'essentiel de la production du riz au Burkina Faso est assuré par la riziculture irriguée occupant seulement 23% des superficies totales, mais donnant des rendements de 4 à 7 tonnes (t) /hectare (ha) et fourni près de 80% de la production totale du pays en riz sur la période 2011-2020 exception faite à l'année 2014 (MAAH, 2021). Les bas-fonds, eux, occupent plus de la moitié des superficies (67% des superficies totales) et fournissent cependant un rendement faible (en moyenne 1,3 t/ha selon MAHRH, 2011). Dans le but de comparer ces deux systèmes de riziculture, complémentaires pour la production du riz dans le pays, nous avons réalisé le présent travail sur trois périmètres irrigués (Bama, Banzon et Karfiguela) et trois des bas-fonds non aménagés voisins (Badala, Senzon et Tengrela) situés dans les régions de Hauts-Bassins et des Cascades. Au total, 143 enquêtes ont été réalisées au-près des producteurs de riz entre 2016 et 2019. Dans l'ensemble des sites étudiés ce sont majoritairement les hommes qui cultivent le riz (83-100% des champs considérés), à l'exception de Tengrela où tous les producteurs interrogés étaient des femmes (Annexe 3). Toutefois, il faut noter que dans tous les sites étudiés la terre appartient majoritaire aux hommes. Dans les bas-fonds, les femmes ont juste le droit d'exploitation. Pour ce qui concerne l'âge des producteurs, la majorité avait plus de 30 ans, indépendamment du type de riziculture ou de la zone. Par ailleurs, la majorité des producteurs enquêtés avait une longue expérience en riziculture qui évoluait pour la plupart de 30 ans et plus.

La production du riz se heurte à de nombreuses contraintes au nombre desquelles les maladies occupent une place importante. Le présent travail a cherché à comprendre la dynamique des

maladies majeures du riz dans les zones étudiées. Pour cela, il s'est aussi intéressé aux facteurs pouvant influencer ces infections, en particulier en décrivant la génétique de la plante hôte, les pratiques culturales et les communautés microbiennes associées aux racines du riz.

1. Des systèmes rizicoles contrastés en termes de pratiques culturales, fréquences de certaines maladies et microbiome associé aux racines

1.1 Les pratiques culturales diffèrent entre riziculture irriguée et de bas-fonds

Nos résultats indiquent qu'une majorité de pratiques culturales en riziculture sont différentes entre les périmètres irrigués et les bas-fonds non aménagés étudiés. En particulier, dans les périmètres irrigués, toutes les parcelles sont repiquées, tandis que dans les bas-fonds, c'est le semis à la volée qui est pratiqué dans presque toutes les parcelles. C'est un résultat attendu car selon la FAO (2021), les modes de semis préconisés sont : (1) semis à la volée en culture pluviale après une forte pluie et en bas fond en présence d'une fine lame d'eau afin de palier la perte par volatilisation ou par lessivage ; (2) et le repiquage en riziculture irriguée.

Pour les rotations culturales, nous avons identifié des rotations riz-légumes-jachère, présents dans les deux systèmes de riziculture, et des rotations monoculturelles (riz – riz), uniquement en irrigué. En effet, c'est uniquement dans les périmètres irrigués qu'existe la possibilité d'enchaîner deux saisons de riziculture (46,4% des cas), grâce à l'eau apportée par l'irrigation en saison sèche. Cette pratique monoculturelle entraîne une exploration par les plantes du même profil cultural, ce qui ne permet pas de valoriser les éléments nutritifs perdus en profondeur (Traoré *et al.*, 2015a). Pourtant, une rotation avec des cultures diversifiées favorise des prélèvements différentiels des cultures présentes et contribue à réduire l'incidence des insectes, des agents pathogènes des plantes, des nématodes et des mauvaises herbes (Francis et Clegg, 1990). La pratique de la rotation est donc indispensable pour un système de production durable car la monoculture a un effet dépressif sur la culture de riz (Coulbaly *et al.*, 2019). Une succession ordonnée et cyclique des cultures sur la même parcelle (rotation) contribuerait donc à améliorer la fertilité du sol.

Pour ce qui concerne la fertilisation, nos entretiens avec les producteurs révèlent une différence dans les pratiques de fertilisation entre riziculture irriguée et de bas-fond. Cependant, nous n'avons pas trouvé de différence claire en termes de paramètres physico-chimiques du sol. En effet, le type de riziculture n'était pas un facteur structurant les variables du sol, avec une analyse globale ou en considérant chaque paramètre du sol indépendamment. Nous avons

seulement un effet significatif de la zone géographique sur les teneurs en argile et en sable, ainsi que sur le phosphore total, le potassium total, la SBE et la CEC. Ainsi, malgré le fait que les trois zones d'étude appartiennent au même type de sol (Lixisols) selon le HWSD (FAO/IIASA/ISRIC/ISSCAS/JRC 2012), les sols des trois zones géographiques se distinguent par certains aspects. De façon générale, les sols du Burkina Faso sont pauvres en matière organique et présentent une carence généralisée en éléments nutritifs majeurs, surtout le phosphore (Coulibaly *et al.*, 2019). Or, les principaux éléments nutritifs dont le plant de riz a besoin pour se développer sont l'azote (N), le phosphore (P) et le potassium (K) (Arrauudeau, 1998).

Nos résultats montrent des pratiques plus intensives dans les périmètres irrigués avec l'application systématique de la fertilisation minérale (100% des parcelles), contrairement aux bas-fonds où 69,7% des parcelles sont fertilisées avec du NPK. La proportion de champs amendés avec la fumure organique est seulement de 15,8% sur l'ensemble des champs étudiés dans les deux systèmes de riziculture. Ces résultats sont en accord avec ceux de MASA (2013) montrant que la part des superficies de riz cultivées au Burkina Faso bénéficiant de fumure organique est estimée à 21,6% en 2010. Pourtant, l'apport de nutriments est déterminant pour la croissance de la plante, la physiologie et les processus métaboliques, dont la résistance aux maladies (Agrios *et al.* 2005 ; Dordas *et al.*, 2008 ; Barro, 2018). Cette situation expose à des baisses de fertilité car la longue utilisation d'une fertilisation exclusivement minérale conduit à une dégradation des terres (Tiwari *et al.*, 2002).

1.2 La bactériose à stries foliaires et la pyriculariose sont plus fréquentes en riziculture irriguée qu'en riziculture de bas-fonds

Nous avons caractérisé la distribution spatiale des principales maladies du riz que sont la panachure jaune du riz, la bactériose à stries foliaires translucides (BLS), la pyriculariose et l'helminthosporiose. En tenant compte de la fréquence des parcelles infectées (présence/absence de symptômes dans une parcelle étudiée) ainsi que la fréquence des plantes symptomatiques (présence/absence de symptômes sur une plante donnée), nous avons constaté que la BLS et la pyriculariose sont plus fréquentes dans les périmètres irrigués que dans les bas-fonds.

Des pratiques agronomiques, plus intensives en riziculture irriguée qu'en bas-fonds (voir 1.1), pourraient favoriser la propagation des épidémies. En particulier, la fréquence plus forte de fertilisation minérale pourrait être à l'origine de ces résultats puisque l'utilisation de fortes

doses d'intrants azotés est favorable au développement de la pyriculariose (Ou, 1985 et Long *et al.* 2000). Pour les bactérioses, une étude a montré que des niveaux d'azote élevés favorisaient les épidémies de bactériose vasculaire (Reddy *et al.*, 1979). En outre, des résultats préliminaires de notre équipe suggèrent que la fertilisation minérale augmente les prévalences de BLS et diminuent celles de l'helminthosporiose (Wonni, Tollenaere *et al.*, données non publiées). Ces résultats suggèrent donc que l'effet du type de riziculture soit dû à l'effet de la fertilisation. Alternativement, le microclimat, qui serait plus humide dans le système irrigué, pourrait aussi être impliqué dans les différences observées, car des conditions humides plus stables dans les périmètres irrigués pourraient ainsi favoriser le développement de ces maladies (Wonni, 2013 ; Kassankogno, 2016).

1.3 Les microbiomes associés aux racines de riz se distinguent entre rizicultures irriguée et de bas-fonds

En plus des effets attendus du compartiment (micro-environnement racinaire) et de la zone géographique, nous avons obtenu un effet significatif du type de riziculture sur la diversité beta pour les communautés de prokaryotes (marqueur 16S) et les communautés fongiques (marqueur ITS) associées aux racines du riz. Ce résultat est en accord avec les autres études montrant l'effet de pratiques culturales en général sur la structuration des communautés microbiennes (Ding *et al.*, 2019 ; Alonso *et al.*, 2020 ; Kawasaki *et al.*, 2021, Guo *et al.*, 2021 ; Wang, 2021).

En outre, nos résultats ont montré une diversité alpha plus élevée dans les communautés microbiennes en irrigué (avec des réseaux plus complexes) par rapport aux bas-fonds pour les bactéries rhizosphériques. Cela ne correspond pas à nos attendus qui s'appuyaient sur les travaux de Reichardt *et al.* (1997) montrant que la culture intensive du riz irrigué pourrait réduire considérablement l'abondance et la diversité fonctionnelle des microorganismes. Cependant, cette diversité plus élevée en irriguée qu'en bas-fonds pourrait être liée à des sols plus riches.

Le système de riziculture affecte donc le microbiome et il est possible d'identifier des espèces, appelées indicatrices retrouvées plus spécifiquement dans un certain type de riziculture. Nos résultats ont permis de mettre en évidence 128 taxons indicateurs des périmètres irrigués, contre 63 taxons dans les bas-fonds pour les communautés bactériennes. De nombreux phylotypes indicateurs des systèmes irrigués sont été assignés à l'espèce *Acinetobacter soli* (Moraxellaceae). Ce résultat est particulièrement intéressant, puisque des travaux réalisés sur le riz Basmati au Pakistan par Rasul *et al.* (2019) ont démontré pour la première fois, que les

bactéries *Acinetobacter soli* sont de puissants solubilisateurs de phosphore pour le riz, pouvant constituer une alternative pour réduire les dépendances aux engrais chimiques dans les sols agricoles déficitaires en phosphore.

Parmi les phylotypes identifiés comme indicateurs des systèmes de bas-fonds, ceux assignés à l'espèce *Exiguobacterium acetylicum* de la famille des Bacillacées étaient plus nombreux. Le genre *Exiguobacterium* est connu pour sa capacité à dégrader des déchets domestiques, agricoles et industriels (Kasana et Pandey, 2018). L'espèce *Exiguobacterium acetylicum* est connue pour survivre dans les endroits à pH faible (Jinendiran *et al.*, 2019), mais bien que nous n'ayons pas obtenu de différences significatives entre les bas-fonds et le système irrigué concernant les valeurs du pH, une tendance à un pH plus faible dans les bas-fonds a été observé.

2. Des particularités propres à certains sites et non au système de riziculture

2.1 Le site de Tengrela se distingue de tous les autres sites étudiés

Les différences entre riziculture irriguée et riziculture de bas-fonds en termes de maladies et de microbiome associés aux racines ne peuvent pas s'expliquer facilement par des différences en termes de génétique de la plante hôte. En effet, nous n'avons pas obtenu de différences entre la génétique des échantillons de riz des zones irriguées et celle du riz de bas-fonds, à l'exception du village de Tengrela qui diffère de tous les autres sites. C'est seulement à Tengrela qu'un échantillon a été assigné au groupe génétique *Aus*. Aussi, tous les échantillons de riz de Tengrela sont distincts de ceux des cinq autres sites, et des variétés homologuées analysées. Ces résultats de l'analyse génétique du riz sont en accord avec les enquêtes réalisées auprès des riziculteurs, révélant l'utilisation des variétés homologuées dans tous les sites d'étude, sauf Tengrela, où nous avons recensé que des variétés paysannes dont les noms étaient désignés par un nom générique.

Par ailleurs, lorsque nous comparons les niveaux de diversité alpha des communautés procaryotiques dans la rhizosphère, c'est le site de Tengrela qui présente la plus faible diversité et dans une moindre mesure, le site de Senzon. Toutefois, pour les communautés fongiques associées aux racines, nous avons remarqué à l'inverse, une diversité élevée à Tengrela. Cela pourrait être en lien avec le niveau de fertilisation des sols de Tengrela qui sont faibles par rapport aux autres sites.

2.2 La panachure jaune du riz est particulièrement fréquente sur le périmètre irrigué de Banzon

Contrairement à la pyriculariose et à la bactériose à stries foliaires, nos résultats montrent que les fréquences de parcelles présentant des symptômes de panachure jaune du riz (dû au virus RYMV) varient selon le site et non en fonction du type de riziculture. Ces résultats confirment ceux de Amancho *et al.* (2008) qui ont mené une enquête phytosanitaire sur le RYMV dans des zones irriguées et pluviales dans le sud de la Côte d’Ivoire, montrant une différence significative dans l’infection par le RYMV entre les localités étudiées avec des apparitions sous formes de foyers. Aussi, les travaux menés au Burkina Faso par Traoré *et al.* (2015b) et Barro (2018) ont montré que la panachure jaune du riz était la contrainte majeure des producteurs du périmètre irrigué de Banzon.

En plus de l’observation des symptômes dont les résultats sont présentés dans l’article 1, nous avons réalisé des analyses ELISA dans tous les champs où des symptômes de la maladie ont pu être observés (données non publiées), confirmant cet effet spécifique du site, plutôt que du type de riziculture, sur la distribution de la panachure jaune. Le site de Banzon est donc confirmé comme un hotspot de la panachure jaune du riz au Burkina Faso. Les données de symptômes et de diagnostic sérologique indiquent aussi que le bas-fond de Badala (zone de Bama) est fortement affecté par la panachure jaune.

Le maintien de la maladie dans certains sites pourrait être lié à la présence de réservoirs de virus, en particulier les résidus de la récolte antérieure. En effet, les travaux de Sarra (2005) ont montré que la paille virosée enfouie dans le sol constituait une source d’inoculum pour une transmission du RYMV aux jeunes plants. Par ailleurs, lorsque nous regardons à l’échelle plante, les données ELISA montrent une distribution agrégée des plantes malades à l’intérieur du champ (données non publiées), ce qui confirme la transmission mécanique (plante à plante) du RYMV (Traoré *et al.*, 2008).

3. Des résultats ayant des applications concrètes pour les riziculteurs

3.1 Une congruence partielle entre les variétés nommées par les producteurs et les résultats de l’analyse génétique

Pour mettre en place des stratégies de sélection et d’amélioration variétale appropriées, il est indispensable de connaître au préalable l’étendue et la structure de la diversité des espèces

(Singh *et al.*, 2016). En effet, pour des croisements, le choix des parents pourra se faire en fonction du contenu génétique des variétés sélectionnées. Notre étude a caractérisé conjointement la diversité génétique du riz dans six sites de bas-fonds et de zones irriguées de l'ouest du Burkina Faso, ainsi que la diversité au sein d'un lot de variétés homologuées.

D'après Hamon (1987), chaque variété est désignée chez les paysans par un nom générique, qui varie selon les différentes ethnies mais permet toujours de différencier le riz des autres cultures. Les noms génériques ont été assimilés souvent à tort à des noms de variétés et le nom spécifique quant à lui permet l'identification des variétés. Cependant, en comparant les données génétiques obtenues avec le nom du cultivar donné par l'agriculteur pour chaque champ, il apparaît que l'attribution de l'agriculteur ne correspond pas toujours à son assignation génétique. Dans l'arbre phylogénétique, ainsi que dans les analyses multivariées (PCA), de nombreux échantillons des sites de Senzon, Banzon, Karfiguela, Badala et Bama ont été identiques au cultivar de référence FKR64 (communément appelé TS2) alors que d'autres noms lui ont été attribués tels que samagrin, FKR 62N et autres variétés homologuées.

Cela indique qu'une amélioration de la traçabilité des variétés de riz est importante. Le développement de marqueurs spécifiques discriminants pour les variétés de riz serait utile pour cela et les données génétiques obtenues au cours de cette thèse pourraient y contribuer.

Nos résultats sur la génétique du riz sont cependant congruents avec les données d'enquêtes à l'échelle des sites. Ainsi, dans le site de Tengrela, où seules des variétés paysannes avaient été rapportées par les producteurs, nous n'avons pas obtenu d'échantillons correspondant génétiquement aux variétés homologuées. De plus, dans les cinq autres sites, la variété TS2, issue de Taïwan et homologuée au Burkina Faso sous le nom de FKR64, avait été citée le plus fréquemment par les producteurs et ressort bien comme la plus fréquente au niveau des analyses génétiques. C'est une variété très appréciée par les consommateurs pour son goût.

3.2 Une carte sanitaire utile pour le déploiement des stratégies de lutte

L'objectif principal des recherches épidémiologiques est d'aboutir aux recommandations pour la gestion des maladies (Savary *et al.*, 2011). Au Burkina Faso, les agents pathogènes sont caractérisés et des criblages variétaux sont réalisés, généralement dans le but de mettre au point des variétés résistantes. Mais il est aussi très important de connaître la distribution des agents pathogènes. Et c'est pourquoi nous avons donc établi la carte sanitaire des principales maladies dans six sites de l'ouest du Burkina Faso. Nos résultats montrent le besoin critique de poursuivre

le développement de stratégies efficaces de contrôle des maladies, particulièrement applicables par les petits agriculteurs dans les zones irriguées où nous avons eu plus de symptômes en général, mais aussi spécifiquement plus de pyriculariose et de BLS. Cette dernière est une maladie émergente d'après Wonni *et al.* (2015) et la pyriculariose est de loin la maladie fongique du riz la plus importante, en termes de dégâts et d'étendue géographique puisqu'elle est présente dans tous les continents (Kassankogno, 2016).

En outre, nous avons identifié des sites 'hotspots' de maladie, tel que le périmètre de Banzon pour la panachure jaune du riz (voir chapitre II). Lors des entretiens, les producteurs ont affirmé avoir décalé les dates de semis sur l'ensemble du périmètre irrigué à Banzon afin de réduire les dégâts dus à cette maladie.

3.3 Des micro-organismes associés aux racines de riz identifiés comme potentiellement prometteurs pour de nouvelles voies d'intensification durable

Dans le contexte actuel d'intensification agricole, il est nécessaire de mettre au point des techniques limitant les intrants chimiques, et ainsi plus respectueuses pour l'environnement et la santé de l'homme. L'une des alternatives est l'utilisation de micro-organismes pour favoriser la croissance et le rendement des plantes.

Nous avons caractérisé le microbiome racinaire dans des contextes de riziculture contrastés, un sujet de recherche innovant en Afrique et qui permettrait le développement de nouvelles stratégies de fertilisation ou de gestion des bioagresseurs par l'inoculation de micro-organismes. Nos résultats permettent l'identification de phylotypes particuliers (core, hubs, indicateurs). Ces phylotypes particuliers des microbiomes ont été identifiés comme particulièrement importants pour la biologie de l'hôte (Risely, 2020). En effet, nous avons identifié un seul taxon bactérien 'core' commun dans les deux systèmes de riziculture attribué à *Bradyrhizobium tropiciagri*, un symbiote fixateur d'azote isolé des légumineuses fourragères tropicales (Delamuta *et al.*, 2015), connu comme endophytes des racines de riz capables de fixer le N₂ (Ding *et al.*, 2019)

Nos résultats se révèlent particulièrement intéressants, mais il serait nécessaire d'y associer d'autres études incluant de l'expérimentation végétale. Des travaux sont en cours avec du criblage sur le riz de microorganismes racinaires. Les résultats préliminaires suggèrent l'identification de plusieurs isolats ayant des effets : i) bio-contrôle contre *Xanthomonas oryzae* pv *oryzae* à travers une réduction des symptômes sur les variétés FKR64 et FKR62N et ii)

d'amélioration du rendement des grains sur les variétés FKR19, FKR62N et FKR64 (Sondo *et al.*, données non publiées). Les résultats, bien qu'en cours de validation, sont prometteurs quant à la capacité de certaines souches à contribuer à la croissance du riz et à réduire la sévérité de certaines maladies. Nos données sur la répartition spatiale des microbiomes seront aussi utiles après avoir identifié les micro-organismes intéressants parmi les souches testées, puisqu'il sera important de connaître leur distribution pour voir s'ils sont déjà présents ou pas dans les sites où on souhaiterait les inoculer.

Conclusion générale et perspectives

1. Conclusion générale

L'infection d'une plante est classiquement considérée comme déterminée par trois facteurs ('triangle' de la maladie) la plante, l'agent pathogène et son environnement. Ce dernier peut être vu au sens large comme comprenant l'environnement biotique de la plante, ou alternativement, celui-ci peut aussi être vu comme un quatrième facteur, formant un tétraèdre de la maladie (Brader *et al.*, 2017). L'environnement biotique de la plante, influençant l'infection, comprend les autres agents pathogènes (co-infection), ainsi que d'autres micro-organismes, dont ceux associés aux racines.

La présente thèse s'est inscrite dans ce cadre conceptuel de tétraèdre de la maladie, ainsi que dans une démarche de type 'Phytobiome', qui prône la prise en compte de l'environnement de la plante au sens large, incluant les communautés de micro-organismes vivant dans, et à proximité, de la plante pour l'amélioration du rendement et de la santé des plantes. Le travail a porté sur le riz au Burkina Faso, une céréale dont la consommation augmente plus rapidement que la production, comme dans les autres pays d'Afrique de l'Ouest. Pour faire face à ce défi, la gestion des bio-agresseurs est un élément important et la compréhension de la dynamique des maladies majeures en est un préalable.

L'étude des infections multiples (co-infection) par plusieurs espèces d'agents pathogènes a été initiée au préalable de cette thèse sur le riz au Burkina Faso. Nos résultats antérieurs avaient montré que la co-infection par RYMV et *Xanthomonas oryzae* pv *oryzicola* entraîne une augmentation des symptômes spécifiques bactériens, tandis qu'une diminution de la charge virale est observée par rapport au modèle témoin mono-infecté (Tollenaere *et al.*, 2017). Durant cette étude, nous avons obtenu des niveaux élevés de cooccurrence entre diverses maladies du riz. Nous avons constaté des niveaux de co-occurrence entre RYMV et BLS élevés dans un site particulier. Cependant, comme cette étude ne se basait que sur l'observation de symptômes et que ceux-ci peuvent s'avérer peu clairs en cas de co-infection (Tollenaere *et al.*, 2016), des travaux supplémentaires, avec du diagnostic sérologique et moléculaire, sont nécessaires pour poursuivre l'étude de l'infection multiple par divers agents pathogènes du riz en Afrique de l'Ouest. Cette thèse a permis de décrire la répartition spatiale des maladies majeures, dans des sites rizicoles caractérisés pour leurs pratiques culturales et la diversité génétique de la plante hôte. Elle a permis de montrer que les symptômes des maladies majeures étaient plus fréquents

en riziculture irriguée qu'en riziculture de bas-fonds, et d'obtenir une carte sanitaire dans les sites étudiés.

En outre, l'environnement biotique de la plante, qui comprend une multitude de micro-organismes, peut aujourd'hui être appréhendé grâce aux nouvelles techniques de séquençage, et notamment l'approche de métagénomique. L'intérêt de cette approche, y compris dans un pays comme le Burkina Faso, vient des découvertes récentes sur la diversité de ces communautés microbiennes et de l'importance du microbiome dans la santé des plantes hôtes et donc la production agricole. En effet, de nombreuses études ont montré l'importance des microorganismes qui interagissent avec les agents pathogènes et régulent les maladies (Bean, 2017 ; Sahu *et al.*, 2021), ce qui constitue un argument important pour montrer l'importance de la prise en compte de l'environnement biotique d'un agent pathogène pour une meilleure compréhension des mécanismes de l'infection et l'épidémiologie. Nous avons obtenu des résultats qui constituent des bases pour l'étude du microbiome racinaire du riz en Afrique, montrant l'effet structurant du type de riziculture sur les microbiomes, et identifiant des phylotypes particuliers, pouvant correspondre à des micro-organismes importants.

Nos résultats ont ainsi permis de décrire la dynamique des maladies majeures du riz, de caractériser la diversité génétique du riz, et d'initier la compréhension des facteurs gouvernant la structuration des communautés microbiennes associées aux racines du riz. Nous espérons que ces résultats et leurs perspectives contribueront au développement de pratiques culturales qui luttent contre les bio-agresseurs, et permettent une bonne productivité tout en respectant la santé des agriculteurs et l'environnement.

2. Perspectives

2.1 Des études complémentaires afin de comprendre la dynamique de l'helminthosporiose

L'helminthosporiose reste jusqu'alors une maladie fongique peu étudiée. Nos résultats, comme d'autres études (Ouédraogo, 2008 ; Kaboré et Tharreau données non publiées) montrent cependant qu'elle est très fréquente, et ce un peu partout dans le monde (Barnwal *et al.*, 2013). Nos données ne permettent pas vraiment de mettre en évidence des différences entre systèmes de riziculture et entre les sites. Il est probable que nos données de fréquences de champs infectés, et d'incidence ne soient pas assez discriminantes pour une maladie chronique fréquente comme l'helminthosporiose. Nous préconisons de documenter les sévérités de cette

maladie, ce qui pourrait probablement permettre de mettre en évidence des différences entre les sites. En effet, des études suggèrent un effet de la fertilisation et de la composition du sol. Le riz serait ainsi plus sensible aux attaques de ce champignon en absence de fertilisation (Singh et Sharma, 2002) et la maladie serait plus susceptible de se développer sur des sols peu fertiles (Ouédraogo, 2008).

2.2 L'extension de cette étude à la riziculture pluviale stricte et/ou à d'autres régions du Burkina Faso

Notre étude s'est focalisée sur la comparaison des deux modes de production du riz les plus utilisés au Burkina Faso. Pourtant, on assiste de plus en plus à la promotion de la culture du riz pluvial suite aux efforts du gouvernement à travers des ONG et projets (tels que le PRP : Projet Riz Pluvial) (Kaboré, 2007). Ainsi, bien que le riz pluvial reste jusqu'alors marginal au Burkina Faso (5% de production avec 10% des superficies), il pourrait être intéressant d'inclure ce mode de culture dans les études à venir. En effet, en plus de pratiques culturelles probablement différentes dans ce type de riziculture, les variétés de riz se distinguent, avec la préconisation de cultiver des variétés *japonica*, adaptées à la riziculture pluviale. Ces variétés ont été caractérisées parmi les variétés homologuées de l'INERA mais n'ont pas été mises en évidence dans nos parcelles d'études en riziculture irriguée et de bas-fonds.

En outre, notre étude est restreinte à trois zones géographiques de l'Ouest du Burkina Faso. Même si ces trois zones sont situées dans les principales régions de production du riz, il serait intéressant de prendre en compte les autres régions de manière à couvrir au maximum la diversité des zones de productions, en termes de types d'aménagement, niveau de fonctionnalité ou de performance, et position dans un bassin hydrographique. Cela est d'autant plus important pour l'étude sur l'épidémiologie des maladies qui sont fortement affectée par les conditions environnementales (climat, température et humidité de l'air). Lorsque nous considérons la bactériose vasculaire par exemple, elle est surtout présente au Sourou et à Bagré (Diallo, 2021). En outre, les variétés de riz peuvent varier selon les régions. Ainsi, une étude préalable avait montré que la région du Sourou présentait la diversité génétique la plus forte pour le riz (Kam *et al.*, 2017).

2.3 Des études complémentaires nécessaires pour mieux comprendre les facteurs gouvernant la dynamique du microbiome du riz et le lien entre microbiome et maladie

Notre étude a porté sur des communautés de microorganismes racinaires directement issues de parcelles rizicoles paysannes. Les facteurs pouvant influencer la structuration du microbiome n'étaient donc pas contrôlés, mais seulement caractérisés. En particulier, le génotype de la plante joue un rôle très particulier sur la structuration du microbiome du riz (Edwards *et al.*, 2015 ; Edwards *et al.*, 2018 ; Roman-Reyna *et al.*, 2019 ; Alonso *et al.*, 2020). Bien que nous ayons des données sur le microbiome et la caractérisation génétique du riz sur les mêmes parcelles, nous n'avons pas testé l'effet du génotype sur le microbiome du riz. En effet, la structure de l'échantillonnage faisant varier un grand nombre de facteurs simultanément, nous n'aurons probablement pas de pouvoir statistique pour une telle analyse.

Les autres facteurs, tels que les pratiques culturales ou les stress biotiques (maladies surtout) ou abiotiques, jouent très probablement un rôle dans la structuration du microbiome et des études ciblant spécifiquement certains facteurs, en conditions au moins partiellement contrôlées (essai au champ) seraient nécessaires pour les étudier dans le cas de la riziculture au Burkina Faso. En effet, quelques études ont déjà montré des effets des infections d'agents pathogènes sur le microbiome du riz. Ainsi, lorsqu'une plante est inoculée par *Magnaporthe grisea* (agent responsable de la pyriculariose), son microbiome racinaire développe une richesse plus importante (Tian *et al.*, 2021). Une autre étude réalisée par Bez (2021) a montré que l'infection par *Dickeya zeae* (agent responsable de la pourriture du pied du riz) est associée à une altération de la communauté bactérienne résidente, en termes de composition des espèces et d'abondance. De manière réciproque, des microorganismes peuvent agir sur le développement des maladies des plantes. C'est le cas par exemple des bactéries des genres *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Streptomyces* qui sont utilisées comme bio formulations sur les agents pathogènes bactériens du riz (*Xanthomonas*, *Pantoea* et *Pseudomonas*) (Ngalimat *et al.*, 2021) ou encore des isolats non pathogènes appartenant au genre *Bacillus* qui ont un effet inhibiteur sur *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Krishanti *et al.*, 2015).

Les résultats issus de la présente thèse apportent une description des microbiomes du riz au Burkina Faso et constituent un préalable aux études à venir examinant spécifiquement le lien entre microbiome et maladie.

Références bibliographiques

ABDULLAH A. S., MOFFAT C. S., LOPEZ-RUIZ F. J., GIBBERD M. R., HAMBLIN J., et ZERIHUN A., 2017. Host–Multi-Pathogen Warfare: Pathogen Interactions in Co-infected Plants. In *Pant Science* doi: 10.3389/fpls.2017.01806.

ABO M.E., SY A. et ALEGBEJO M.D, 1998. Rice Yellow Mottle Virus (RYMV) in Africa: Evolution, Distribution, Economic Significance on Sustainable Rice Production and Management Strategies. *Journal of Sustainable Agriculture*, 11, 51-58.

ADRAO, 2000. Rapport annuel ADRAO : le virus de la panachure jaune du riz, 27-37 p. (www.warda.org).

AFRICARICE, 2014. Les maladies du riz autres que les insectes, Fondation Agromisa et CTA Wageningen

AFRICARICE-IRAG, 2010. Renforcement de la disponibilité et de l'accès aux services statistiques rizicoles : une contribution à l'initiative d'urgence pour le Riz en Afrique Subsaharienne/Guinée-Conakry.

AGRIOS G. N., 2005. Parasitism and Disease Development. In *Plant Pathology* (5th edn). Elsevier Academic Press: UK, 901.

AGU C. M. et UKWEZE G.U.G., 2002. Effects of fungicides used before plantations on yields and diseases of rice in southeastern Nigeria. *Bionature* 22(1): 21-30.

AGUNBIADE T. A., 2008. Rice Stem Borers: Biology, Ecology and Control – Field. Guide and Technical Manual. Africa Rice Center (WARDA). Cotonou, Benin: 28 p.

AKPESSE A. A., KOUASSI P. K., TANO Y. et LEPAGE M., 2008. Impact des termites dans les champs paysans de riz et de maïs en savane sub-soudanienne (Booro-Borotou, Côte-d'Ivoire). *Sciences et Nature*, 5, 121-131. DOI: 10.4314/scinat.v5i2.42158

ALBERTSEN M., 2013. Genome sequences of rare, uncultured bacteria obtained by differential coverage binning of multiple metagenomes. *Nature Biotechnology* 31(6): 533.

ALIZON S., 2013. Multiple infections and the evolution of virulence. *Ecology Letters* 16(4): 556-567.

ALONSO P., 2020. Influence de l'hôte et de phytovirus sur l'assemblage du microbiote du riz à l'échelle de deux agrosystèmes. Microbiologie / Bio-informatique. Université de Montpellier, France. 242p.

ALONSO P., BLONDIN L., GLADIEUX P., MAHE F., SANGUIN H., FERDINAND R., FILLOUX D., DESMARAIS E., CERQUEIRA F., JIN B., HUANG H., HE X., MOREL J.-B., MARTIN D. P., ROUMAGNAC P. et VERNIERE C., 2020. Heterogeneity of the rice microbial community of the Chinese centuries-old Honghe Hani rice terraces system. *Environmental Microbiology* 22:3429-3445.

ALUKO M. O., 1975. Crop losses caused by the brown leaf spot disease of rice in Nigeria. *Plant Disease Reporter* 59 : 609-613.

AMANCHO A. N., KOUASSI N. K., DIALLO H., BOUET A., AIDARA D., et SANGARE A., 2008. Epidemiologie de la panachure jaune du riz : distribution et incidence sur les variétés de riz (*Oryza Sativa*) cultivées en Côte d'Ivoire, *Agronomie Africaine* 20 (2) : 201 – 211p.

APS (American Phytopathological Society), 2016. Phytobiomes: A Roadmap for Research and Translation (American Phytopathological Society, St. Paul). Available at www.phytobiomes.org/Roadmap/Documents/PhytobiomesRoadmap. Téléchargé le 16 mai 2021;

ARRAUDEAU A., 1998. Le riz irrigué - Le technicien d'agriculture tropicale. Edition Maisonneuve et Larose, 321 p.

ASHIKARI M. et MATSUOKA M., 2006. Identification, isolation and pyramiding of quantitative trait loci for rice breeding. *Trends in Plant Science*, 11(7):344–350.

AULAKH K. S., MATHUR S. B., et NEERGAARD P., 1974. Seed health testing of rice and comparison of field incidence with laboratory counts of *Drechslera spp.* and *Pyricularia oryzae*. *Seed Science and Technology* 2 : 393-398

AWODERU V. A., 1981. Sélection et analyse génétique de variétés de riz résistant au Nigeria. In : Comptes-rendus du symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose. GERDAT, Montpellier, France, 205-216.

BA N. M., DAKUO D. et NACRO S., 2008. Seasonal abundance of lepidopteran stemborers and diopsid flies in irrigated fields of cultivated (*Oryza sativa*) and wild rice (*Oryza*

longistaminata) in western Burkina Faso. International journal of Tropical Insect Science. 28 (01): 30-36 p.

BADINI Z., OUEDRAOGO S., KABORE M. et SINON / KIEMTORE M., 2010. Stratégie pour une relance durable de la filière riz au Burkina Faso, Comité Interprofessionnel du Riz Burkina Faso C I R – B, 93p.

BAGAYOKO I, CELLI M. G., ROMAY G., POULICARD N., PINEL-GALZI A., JULIAN C., FILLOUX D., ROUMAGNAC P., SEREME D., BRAGARD C., et HEBRARD E., 2021. Genetic Diversity of *Rice stripe necrosis virus* and New Insights into Evolution of the Genus Benyvirus. Apr 23,13(5):737. doi: 10.3390/v13050737. PMID: 33922593

BAKKER W., 1970. *Rice Yellow Mottle*, a Mechanically Transmissible Virus Disease of Rice in Kenya. Netherlands Journal of Plant Pathology, 76, 53-63. <https://doi.org/10.1007/BF01974433>

BAO Y., DOLFING J., GUO Z., CHEN R., WU M., LI Z., LIN X. et FENG Y., 2021. Important ecophysiological roles of non-dominant Actinobacteria in plant residue decomposition, especially in less fertile soils. Microbiome 9, 84. <https://doi.org/10.1186/s40168-021-01032-x>.

BARDGETT R. D. et VAN DER PUTTEN W. H., 2014. Belowground Biodiversity and Ecosystem Functioning. Nature 515 (7528): 505–11.

BARKER R. et HERDT R. W., 1979. Rainfed lowland rice as a research priority - an economist's view. In Rainfed lowland rice, Los Baños, Philippines, IRRI. 3-50 p.

BARNWAL M. K., KOTASTHANE A., MAGCULIA N., MUKHERJEE P. K., SAVARY S., SHARMA A. K., SINGH H. B., SINGH U. S., SPARKS A. H, VARIAR M. ET ZAIDI N., 2013. A review on crop losses, epidemiology and disease management of rice brown spot to identify research priorities and knowledge gaps. Eur J Plant Pathol 136, 443–457. <https://doi.org/10.1007/s10658-013-0195-6>.

BARRETT, L. G., KNISKERN, J. M., BODENHAUSEN, N., ZHANG, W. et BERGELSON, J., 2009. Continua de spécificité et de virulence dans les interactions plantes-hôtes-pathogènes : causes et conséquences. New Phytologist 183:513-529.

BARRO M., 2016. Co-infection *Rice Yellow Mottle Virus-Xanthomonas oryzae* pv *oryzicola*: Analyse épidémiologique dans les rizières à l'Ouest du Burkina Faso. Mémoire d'ingénieur. Université Polytechnique de Bobo-Dioulasso, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso. 83p.

BARRO M., 2018. Diagnostic et distribution des communautés de micro-organismes pathogènes dans les rizières de la région ouest du Burkina Faso. Mémoire de Master2. Université Polytechnique de Bobo-Dioulasso, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso. 70p.

BARRY M. B., PHAM J. L., COURTOIS B. C. BILLOT et AHMADI N., 2007. Rice genetic diversity at farm and village levels and genetic structure of local varieties reveal need for in situ conservation. *Genet Resour Crop Evol* 54, 1675–1690. <https://doi.org/10.1007/s10722-006-9176-3>

BASS D., STENTIFORD G. D., WANG H.-C., KOSKELLA B. et TYLER C. R., 2019. The Pathobiome in Animal and Plant Diseases. *Trends in Ecology and Evolution* 34, 996-1008.

BATIONO A., KIMETU J., IKERRA S., KIMANI S., MUGENDI D. N., ODENDO M., SILVER M., SWIFT M. J. et SANGINGA N., 2004. The African Network for Soil Biology and Fertility: New challenges and opportunities. Academy Science Publishers (ASP), A Division of the African Academy of Sciences (AAS). <https://vtechworks.lib.vt.edu/handle/10919/65408>

BEANS C., 2017. Core concept: probing the phytobiome to advance agriculture. *Proc Natl Acad Sci U S A* 114(34):8900–8902.

BENDER F., WAGG C. et VAN DER HEIJDEN M. C., 2016. An Underground Revolution: Biodiversity and Soil Ecological Engineering for Agricultural Sustainability, *Trends in Ecology & Evolution*, 31(6) 440-452, ISSN 0169-5347, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.016>.

BERENDSEN R. et SCHLAEPI K., 2019. Editorial overview: Environmental microbiology: Plant Microbiome. *Curr Opin Microbiol*. [http://doi: 10.1016/j.mib.2019.11.002](http://doi:10.1016/j.mib.2019.11.002). PMID: 31810536.

BERENDSEN R. L., PIETERSE C. M. J. et BAKKER P., 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Science* 17(8): 478-486.

BERG G., 2014. Unravelling the plant microbiome: looking back and future perspectives. *Frontiers in Microbiology* 5.

BERRY D. et WIDDER S. 2014. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. *Frontiers in Microbiology* 5:219.

BEZANÇON G., 1995. Riziculture traditionnelle en Afrique de l'Ouest : valorisation et conservation des ressources génétiques. *In: Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 37^e année, bulletin n °2, 1995. pp. 3-24, doi : <https://doi.org/10.3406/jatba.1995.3575>
https://www.persee.fr/doc/jatba_0183-5173_1995_num_37_2_3575.

BEZANÇON G. et DIALLO S., 2006. *Oryza glaberrima* Steud. [Internet] Fiche de Protabase. PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Pays Bas.

BISPO A et SCHNEBELEN N., 2018. Synthèse des outils, indicateurs, référentiels disponibles pour comprendre et piloter la biologie des sols. *Innovations Agronomiques*, INRAE, 69, 91-100.

BOUET A., AMANCHO NA., SANOGO S. et CAMARA M., 2012. Effet de la fertilisation azotée et phosphorée sur le développement de la Panachure jaune en riziculture aquatique en Côte d'Ivoire, *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 6, 4071-4079.

BRADBURY J. F. 1984. “*Xanthomonas*.” *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, Vol. 1. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20057029462>.

BRADER G., COMPANT S., VESCIO K., MITTER B., TROGNITZ F., MA L.-J. et SESSITSCH A., 2017. Ecology and Genomic Insights into Plant-Pathogenic and Plant-Nonpathogenic Endophytes. *Annual Review of Phytopathology* 55, 61-83

BRENIERE J., 1983. Principal insect pests of rice in West Africa and their control. 2^{ème} édition ADRAO, Monrovia, Liberia, 87 p.

BRUNEL C., POUTEAU R., DAWSON W., PESTER M., RAMIREZ K. S., et VAN KLEUNEN M., 2020. Towards Unraveling Macroecological Patterns in Rhizosphere Microbiomes. *Trends in Plant Science* 25:1017-1029.

CABI, 2021. Invasive Species Compendium : detailed coverage of invasive species threatening livelihoods and the environment worldwide. www.cabi.org

CAROF M., LAPERCHÉ A., CANNAVO P., MENASSERI-AUBRY S. et GODINOT O., 2018. Valorisation des interactions plante-sol pour la nutrition et la santé des plantes. *Innovations Agronomiques*, INRA, 69,71 - 82.

CARVAJAL-YEPES M., CARDWELL K., NELSON A., GARRETT K. A., GIOVANI B., SAUNDERS D. G. O., KAMOUN S., LEGG J. P., VERDIER V., LESSEL J., NEHER R. A., DAY R., PARDEY P., GULLINO M. L., RECORDS A. R., BEXTINE B., LEACH J. E., STAIGER S., TOHME J., 2019. A global surveillance system for crop diseases. *Science*. 364(6447):1237-1239. doi: 10.1126/science.aaw1572. PMID: 31249049.

CHANDRARATNA M. F., 1964. Genetics and breeding of rice. Longmans, London UK, 389p

CHANG C. C., CHOW C. C., TELLIER L. C. A. M., VATTIKUTI S., PURCELL S. M. et LEE J. J., 2015. Second-generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets. *GigaScience*, 4, doi:10.1186/s13742-015-0047-8.

CHEN S., WAGHMODE T. R., SUN R., KURAMAE E. E., HU C. et LIU B., 2019. Root-associated microbiomes of wheat under the combined effect of plant development and nitrogen fertilization. *Microbiome* 7:136.

CHIALVA M., GHIGNONE S., COZZI P., LAZZARI B., BONFANTE P., ABBRUSCATO P. et LUMINI E., 2020. Water management and phenology influence the root-associated rice field microbiota. *FEMS Microbiology Ecology* 96.

CIVÁŇ P. et BROWN T. A., 2017. Origin of rice (*Oryza sativa* L.) domestication genes. *Genetic Resource Crop Evol.* 64:1125–32.

CIVÁŇ P., CRAIG H., COX C. J., BROWN T. A., 2015. Three geographically separate domestications of Asian rice. *Nat Plants*.1:15164.

COOK R. J., 1980. *Fusarium* foot rot of wheat and its control in the Pacific Northwest. *Plant Diseases*, 64: 1061-1066.

COUDERT Y., PERIN C., COURTOIS B., KHONG N. G., et GANTET P., 2010. Genetic control of root development in rice, the model cereal. *Trends in Plant Science*, Volume 15, Issue 4, 219-226. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.01.008>.

COULIBALY S., TRAORE K. et BENGALY A., 2019. Effet des rotations et des fumures sur la disponibilité du phosphore dans un système de culture à base de riz pluvial strict en zone sud soudanienne du Burkina Faso. *Revue malienne de sciences et de technologie*. No. 21. 130-139.

COURTOIS B., 2007 Une brève histoire du riz et de son amélioration génétique. Cirad, France, 13 p

CRUZ J. F, 2005. Usinage du riz au Burkina Faso: Diagnostic technique des rizeries, Chambre de Commerce, d'Industrie et d'Artisanat du Burkina Faso, CIRAD, 25p.

CUBRY P., DUBREUIL C.T., THUILLET A. C., MANAT C., NDIONDJAP M. N., LABADIE K., CRAUD C., ENGELEO S., SCARCELLI N., RHONE B., BURGARELLA C., DUPUY C., LARMANDE P., WINCKER P., FRANCOIS O., SABOT F. et VIGOUROUX Y., 2018. The rise and fall of African rice cultivation revealed by analysis of 246 new genome, *Current Biology*, 28 (14): 2274-2282.

DANECEK P., BONFIELD J.K., LIDDLE J., MARSHALL J., OHAN V., POLLARD M.O., WHITWHAM A., KEANE T., MCCARTHY S.A. et DAVIES R.M., 2021. Twelve years of SAMtools and BCFtools. *GigaScience*, 10, giab008, doi:10.1093/gigascience/giab008.

DANG X., GIANG T., THI1 T., EDZESI W. M., LIANG L., LIU1 Q., LIU E., WANG Y., QIANG S., LIU1 L. et HONG D., 2015. Population genetic structure of *Oryza sativa* in East and Southeast Asia and the discovery of elite alleles for grain traits. *Sci. Rep.* 5, 11254, doi: 10.1038/ srep11254.

DATNOFF L. E. et LENTINI R. S., 1994. Brown Spot in Florida Rice. Plant Pathology Department. Institute of Food and Agricultural Sciences. University of Florida. 128 p.

DAVID O., NIÑE L., PAMIELA C. R. et ADAM J. B., 2006. *Xanthomonas oryzae* pathovars : model pathogens of a model crop. *Mol Plant Pathol* 7(5):303–324. <http://doi:10.1111/j.1364-3703.2006.00344.x>.

DE CACERES M., LEGENDRE P. et MORETTI M. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119:1674-1684.

DE COSTA D. M., PINTO M. T. C., GEETHANJALEE H. D. N. et DISSANAYAKE N., 2006. Suppression of rice pathogens by phyllosphere associated microflora of different rice varieties in Sri Lanka. *Trop. Sci.* 46:97-104.

DELAMUTA J. R. M., RIBEIRO R. A., ORMENO-ORRILLO E., PARMA M. M., MELO I. S., MARTINEZ-ROMERO E. et HUNGRIA M., 2015. *Bradyrhizobium tropiciagri* sp. nov. and *Bradyrhizobium embrapense* sp. nov., nitrogen-fixing symbionts of tropical forage legumes. Int J Syst Evol Microbiol.65; <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.000592>

DELSENY M., SALSE J. E et COOKE R., 2013. Rice genomics: A tool for breeding rice and other cereals, Cahiers Agricultures, 22, 5, p. 466 474. [URL : <http://revues.cirad.fr/index.php/cahiers-agricultures/article/view/31055>, consulté le 2 avril 2021].

DEMBELE Y. et SOME L., 1991. Propriétés hydrodynamiques des principaux types de sol du Burkina Faso. IAHS Publ. 199, 12p

DEMBELE Y., DAKUO D., OUEDRAOGO J., OUATTARA Y., SIAMBO E., TRAORE Y. et NISHIYAMA N., 2006. Création et diffusion des variétés de type NERICA au Burkina Faso. Communication à l'atelier conjoint pour une riziculture durable en Afrique, Accra, Ghana. 28p.

DEP, 2009. Rapport annuel. Analyse de la compétitivité de la filière riz local au Burkina Faso. Ministère de l'agriculture, de l'hydraulique et des ressources halieutiques. Burkina Faso. 89p.

DGPER, 2010. Résultats définitifs de la campagne agricole et la situation alimentaire et nutritionnelle: 2009-2010. Rapport d'activités, Ministère de l'agriculture, de l'hydraulique et des ressources halieutiques, Ouagadougou, Burkina Faso, 55 p.

DIALLO A., 2021. Structure génétique des populations de *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, diversité du Talome et évaluation de la résistance de variétés élites de riz au Burkina Faso. Sciences agricoles. Université Montpellier (France); Université Ouaga 1 Professeur Joseph Ki-Zerbo, Ouagadougou, Burkina Faso, 264p.

DING L.-J., CUI H.-L., NIE S.-A., LONG X.-E., DUAN G.-L. et ZHU Y.-G. 2019. Microbiomes inhabiting rice roots and rhizosphere. FEMS Microbiology Ecology 95.

DONA P., 2008. Evaluation de l'incidence de l'helminthosporiose sur la productivité du riz (*Oryza sativa* L.) en conditions contrôlées. Vol Rizicoles : Une contribution à l'initiative d'urgence pour le Riz en Afrique Subsaharienne. Annales de l'Université de Ouagadougou-Série C. Ouagadoudou, Burkina Faso.75p.

DORDAS C., 2008. Role of nutrients in controlling plant disease in sustainable agriculture A review. *Agronomy for sustainable development*. 28: 33-46.

DRAY S. et DUFOUR A.-B., 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*; Vol 1, Issue 4, doi:10.18637/jss.v022.i04.

EDWARDS J. A., SANTOS-MEDELLIN C. M., LIECHTY Z. S., NGUYEN B., LURIE E., EASON S., PHILLIPS G. et SUNDARESAN V., 2018. Compositional shifts in root-associated bacterial and archaeal microbiota track the plant life cycle in field-grown rice. *PLOS Biology* 16:e2003862.

EDWARDS J., JOHNSON C., SANTOS-MEDELLIN C., LURIE E., PODISHETTY N. K., BHATNAGAR S., EISEN J. A., et SUNDARESAN V., 2015. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:E911-E920.

ELBELTAGY A., NISHIOKA K., SUZUKI K., SATO T., SATO Y., MORISAKI H., MITSUI H. et MINAMISAWA K., 2000. Isolation and characterization of endophytic bacteria from wild and traditionally cultivated rice varieties, *Soil Science and Plant Nutrition*, 46:3, 617-629, DOI: 10.1080/00380768.2000.10409127

ELENA S. F., 2014. The games plant viruses play. *Current Opinion in Virology* 8: 62-67.

FALL A. A., 2016. Rapport final, Cadre Régional de Concertation des Organisations des Producteurs de Riz de l'Afrique de l'ouest/Réseau des organisations Paysannes et des producteurs agricoles de l'Afrique de l'Ouest, synthèse des études sur l'état des lieux chaîne de valeur riz en Afrique de Benin, Burkina Faso, Mali, Niger et Sénégal. 83 p.

FAO, 2011. Crise rizicole, évolution des marchés et sécurité alimentaire en Afrique de l'Ouest. www.fao.org

FAO, 2012. Analyse des incitations et pénalisations pour le riz au Burkina Faso. www.fao.org

FAO, 2013. Rapport sur l'amélioration de la production de riz en Afrique de l'Ouest : produire mieux avec peu. www.fao.org.

- FAO**, 2015. Évaluation du Programme de la FAO au Burkina Faso 2010-2014 : étude de cas sur l'aménagement de trois bas-fonds rizicoles dans la région Nord au Burkina Faso. www.fao.org
- FAO**, 2018. Suivi du marché de riz de la FAO. <http://www.fao.org/faostat/>
- FAO**, 2020. Perspectives de récolte et situation alimentaire - Rapport mondial trimestriel no.4, décembre 2019. Rome, Italy.
- FAO**, 2021. Calendrier des cultures. Outil d'information pour la production végétale. www.fao.org/agriculture/seed/cropcalendar
- FAOSTAT**, 2014. Production-Crops, Food and Agriculture Organization of the United Nation (www.fao.org). Téléchargé le 08 janvier 2018.
- FAOstat**, 2022. Food and Agricultural Organisation. www.fao.org
- FAUQUET C. M. et THOUVENEL J. C.**, 1983. Association d'un nouveau virus en bâtonnet avec la maladie de la nécrose à rayures du riz en Côte-d'Ivoire. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série D 296: 575– 578.
- FEWS NET (Famine Early Warning Systems Network)**, 2017. Les fondamentaux du marché des denrées de base et du bétail au Burkina Faso. Ouagadougou, 47p.
- FRANCIS C. A. et CLEGG M. D.**, 1990. Crop Rotations in Sustainable Production Systems in Edwards, C.A., Lal, R., Madden, P., Miller, R.H., et House, G. (Eds.). Sustainable Agricultural Systems (1st ed.). CRC Press. 772 p ; 16-18. <https://doi.org/10.1201/9781003070474>
- FRICKER A. M., PODLESNY D. et FRICKE W. F.**, 2019. What is new and relevant for sequencing-based microbiome research? A mini-review / Journal of Advanced Research 19. 105–112.
- FURAHA MIRINDI G.**, 2017. Analyse comparée des chaînes de valeur du riz dans la plaine de la Ruzizi de la Communauté Economique des pays des Grands Lacs (CEPGL). Thèse de doctorat de l'Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique. 212 p.
- GAIN C. et FRANÇOIS O.**, 2021. LEA 3: Factor models in population genetics and ecological genomics with R. Mol Ecol Resour. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13366>

GANDALERA E., CYNTHIA C. D. et JOSELITO D. G., 2013. Inhibitory activity of *Chaetomium globosum* Kunze extract against Philippine strain of *Pyricularia oryzae* Cavara. *Journal of Agricultural Technology* 9(2):333-348.

GARRIS A. J., TAI T. H., COBURN J., KRESOVICH S., MCCOUCH S., 2005. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics.*, 169: 1631–8.

GARUD N. R., GOOD B. H., HALLATSCHEK O. et POLLARD K. S., 2019. Evolutionary dynamics of bacteria in the gut microbiome within and across hosts. *PLoS Biol*, 17(1).

GETZKE F., THIERGART T. et HACQUARD S., 2019. Contribution of bacterial-fungal balance to plant and animal health, *Current Opinion in Microbiology*, 49: 66-72, ISSN 1369-5274, <https://doi.org/10.1016/j.mib.10.009>.

GIL-SALAS F. M., 2012. Co-infection with Cucumber vein yellowing virus and Cucurbit yellow stunting disorder virus leading to synergism in cucumber. *Plant Pathology* 61(3): 468-478.

GLASZMANN J-C, 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theor Appl Genet* 74:21-30

GNACADJA C., VIEIRA-DALODE G., RAZANABOAHIRANA C., AZOKPOTA P., SOUMANOU M. M., SIE M., 2018. Revue analytique des performances agronomiques, nutritionnelles et perspectives de valorisation du riz africain (*Oryza glaberrima*), *Journal of Applied Biosciences* 122: 12211-12230.

GOFF S. A., RICKE D., LAN T.-H., PRESTING G., WANG R., DUNN M., GLAZEBROOK J., SESSIONS A., OELLER P., VARMA H., HADLEY D., HUTCHISON D., MARTIN C., KATAGIRI F., LANGE B. M., MOUGHAMER T., XIA Y., BUDWORTH P., ZHONG J., MIGUEL T., PASZKOWSKI U., ZHANG S., COLBERT M., SUN W., CHEN L., COOPER B., PARK S., WOOD T. C., MAO L., QUAIL P., WING R., DEAN R., YU Y., ZHARKIKH A., SHEN R., SAHASRABUDHE S., THOMAS A., CANNINGS R., GUTIN A., PRUSS D., REID J., TAVTIGIAN S., MITCHELL J., ELDREDGE G., SCHOLL T., MILLER R. M., BHATNAGAR S., ADEY N., RUBANO T., TUSNEEM N., ROBINSON R., FELDHAUS J., MACALMA T., OLIPHANT A. E et BRIGGS S., 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Science*, 296 :92–100.

- GONZALEZ C., SZUREK B., MANCEAU C., MATHIEU T., SÉRÉ Y., et VERDIER V.,** 2007. Molecular and pathotypic characterization of new *Xanthomonas oryzae* strains from West Africa, *Mol Plant Microbe Interact* 20: 534-546 p.
- GOSSELE F., CRUZ C.M.V., OUTRYVE M.F.V., SWINGS J. et LEY J.D.,** 1985. Differentiation between the bacteria causing bacterial blight (BB), bacterial leaf streak (BLS), and bacterial brown blotch on rice. *Int. RiceRes. Newslett.* 10, 23–24.
- GUO J., LING N., LI Y., LI K., NING H., SHEN Q., GUO S., et VANDENKOORNHUYSE P.,** 2021. Seed-borne, endospheric and rhizospheric core microbiota as predictors of plant functional traits across rice cultivars are dominated by deterministic processes. *New Phytologist* 230:2047-2060.
- GUTIERREZ A. G., CARABALI S. J., GIRALDO O. X., MARTINEZ C. P., CORREA F., PRADO G., TOHME J., et LORIEUX M.,** 2010. Identification of a Rice stripe necrosis virus resistance locus and yield component QTLs using *Oryza sativa* × *O. glaberrima* introgression lines *BMC Plant Biology* 10:6.
- HAMON S.,** 1987. Organisation évolutive du genre *Abelmoschus* (gombo): co-adaptation et évolution de deux espèces de gombo cultivées en Afrique de l'Ouest. Edition ORSTOM. Collection Travaux et Documents n ° 46. 191p.
- HARUSHIMA Y, NAKAGAHARA M, YANO M, SASAKI T, KURATA N.,** 2002. Diverse variation of reproductive barriers in three intraspecific rice crosses. *Genetics.* 160: 313–322. <https://doi.org/10.1093/genetics/160.1.313>.
- HARZALLAH DEBBABI S.,** 2018. La relation symbiotique. Thèse en Philosophie. Université de Lyon, France. 406p. <http://www.theses.fr/2018LYSE3020>.
- HAWKSWORTH D.L.,** 2001. The Magnitude of Fungal Diversity: The 1.5 Million Species Estimate Revisited. *Mycological Research* 105 (12): 1422–32.
- HINSINGER P., BENGOUGH A.G., VETTERLEIN D., YOUNG I.M.,** 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil* 321, 117-152.
- HINSINGER P., PLASSARD C., JAILLARD B.,** 2006. Rhizosphere: A New Frontier for Soil Biogeochemistry. *Journal of Geochemical Exploration* 88 (1–3): 210–13.

HUANG X, NORI K, XINGHUA W, ZI-XUAN W, AHONG W, QIANG Z, YAN Z, KUNYAN L, HENGYUN L, WENJUN L, YUNLI G, YIQI L, CONGCONG Z, DANLIN F, QIJUN W, CHUANRANG Z, TAO H, LEI Z, YONGCHUN W, LEI F, HIROYASU F, TAKAHIKO K, TOSHIE M, XIAOPING Y, QUN X, GUOJUN D, QILIN Z, CANYANG L, ASAO F, ATSUSHI T, TINGTING L, QI F, QIAN Q., 2012. A Map of Rice Genome Variation Reveals the Origin of Cultivated Rice. *Nature* 490 (7421): 497–501.

HUSSAIN Q, PAN G, LIU YZ., 2012. Microbial community dynamics and function associated with rhizosphere over periods of rice growth. *Plant Soil and Environment* 58, 55-61.

IKEDA S., SASAKI K., OKUBO T., YAMASHITA A., TERASAWA K., BAO Z., LIU D., WATANABE T., MURASE J., ASAKAWA S., EDA S., MITSUI H., SATO T. et MINAMISAWA K., 2014. Low nitrogen fertilization adapts rice root microbiome to low nutrient environment by changing biogeochemical functions. *Microbes Environ.* 29:50–59.

IMRANI N., OUZZANI CHAHDI A., CHLIYEH M., TOUATI J., OUZZANI TOUHAMI A., BENKIRANE R. et DOUIRA A., 2014. Effet de la fertilisation par différents niveaux de N P K sur le développement des maladies foliaires du riz. *Journal of Animal & Plant Sciences*. Vol.23, Issue 1: 3601-3625. <http://www.m.elewa.org/JAPS> , ISSN 2071-7024

INERA, 2003. Programme Riz et Riziculture : Document préparatoire de la relecture du plan stratégique de la recherche scientifique, Programme Riz, INERA/Station de Farako-Ba, Bobo-Dioulasso /Burkina Faso.

INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE, 2005. Wild rice taxonomy. <http://www.knowledgebank.irri.org/wildRiceTaxonomy>. Téléchargé le 08 janvier 2018

JIANG Y., LIANG Y., LI C., WANG F., SUI Y., SUVANNANG N., ZHOU J. et SUN B., 2016. Crop rotations alter bacterial and fungal diversity in paddy soils across East Asia, *Soil Biology and Biochemistry*, 95: 250-261, ISSN 0038-0717, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.01.007>.

JINENDIRAN S., BOOPATHI S., SIVAKUMAR N. et SELVAKUMAR G., 2019. Functional Characterization of Probiotic Potential of Novel Pigmented Bacterial Strains for Aquaculture Applications. *Probiotics & Antimicro. Prot.* 11, 186–197. <https://doi.org/10.1007/s12602-017-9353-z>.

JONES M. P., DINGKUHN M., ALUKO G. K. et SEMON M., 1997. Interspecific *O. sativa* x *O. glaberrima* progenies in upland rice improvement. *Euphytica* 93:237-246

KABORE P. D., 2007 : Efficience technique de la production rizicole sur les périmètres aménagés du Burkina Faso. DT-CAPE. 30p.

KAM H., NDJIONDJOP M., LAING M., et AHMADI N., 2017. Molecular characterization and diversity analysis of Burkina Faso rice landraces using 23 microsatellite markers and establishment of a core collection. *International Journal of Current Research* 9:56222-56232.

KANASUGI M, SARKODEE-ADDO E, ANSONG OMARI R, MOHAMMAD GOLAM DASTOGEER K, FUJII Y, OPPONG ABEBRESE S, BAM R, ASUMING-BREMPONG S, OKAZAKI S., 2020. Exploring Rice Root Microbiome; The Variation, Specialization and Interaction of Bacteria and Fungi In Six Tropic Savanna Regions in Ghana. *Sustainability*. 12(14):5835. <https://doi.org/10.3390/su12145835>.

KARIMI B., TERRAT S., DEQUIEDT S., SABY N. P. A., HORRIGUE W., LELIÈVRE M., NOWAK V., JOLIVET C., ARROUAYS D., WINCKER P., CRUAUD C., BISPO A., MARON P. –A., PRÉVOST-BOURÉ N. C. et RANJARD N., 2018. Biogeography of soil bacteria and archaea across France. *Science Advances*. 4. 15p.

KASANA R. C. et PANDEY C. B., 2018. *Exiguobacterium*: An overview of a versatile genus with potential in industry and agriculture. *Critical Reviews in Biotechnology*, 38(1), 141–156. <https://doi.org/10.1080/07388551.2017.1312273>.

KASSANKOGNO A. I., 2016. Diversité génétique, pathogénique de *Magnaporthe oryzae* (couch) agent de la pyriculariose du riz au Burkina Faso et au Togo et méthodes de gestion durable de la maladie. Thèse de doctorat en Sciences Naturelles. Université de Ouagadougou. Ouagadougou, Burkina Faso. 201p.

KAWAHARA Y., DE LA BASTIDE M., HAMILTON J. P., KANAMORI H., MCCOMBIE W. R., OUYANG S., SCHWARTZ, D. C., TANAKA, T., WU, J., ZHOU, S., CHILDS, K. L., DAVIDSON, R. M., LIN, H., QUESADAOCAMPO, L., VAILLANCOURT, B., SAKAI, H., LEE, S. S., KIM, J., NUMA, H., ITOH, T., BUELL, C. R., et MATSUMOTO, T., 2013. Improvement of the *Oryza sativa* Nipponbare reference genome using next generation sequence and optical map data. *Rice* (New York, N.Y.), 6 :4.

- KAWASAKI A., DENNIS P. G., FORSTNER C., RAGHAVENDRA A. K. H., RICHARDSON A. E., WATT M., MATHESIUS U., GILLIHAM M. et RYAN P. R., 2021.** The microbiomes on the roots of wheat (*Triticum aestivum* L.) and rice (*Oryza sativa* L.) exhibit significant differences in structure between root types and along root axes. *Functional Plant Biology*. 48(9) 871-888 <https://doi.org/10.1071/FP20351>
- KHUSH G. S., 1987.** Rice breeding: past, present, and future. *J. Genet*, 66 (3):195-216
- KIM H., LEE K. K., JEON J., HARRIS W. A., et LEE Y. H., 2020.** Domestication of *Oryza* species eco-evolutionarily shapes bacterial and fungal communities in rice seed. *Microbiome*, 8(1), 1-17.
- KIM H. et LEE Y.-H., 2020.** The Rice Microbiome: A Model Platform for Crop Holobiome. *Phytobiomes Journal*, 4(1), 5-18.
- KONE Y., 2019.** Effet des différents types de fertilisation sur le développement de la bactériose à stries foliaires translucides et l'helminthosporiose du riz (*Oryza sativa* L.) dans l'Ouest du Burkina Faso. Ingéniorat en agronomie. Université Nazi BONI, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso. 86p.
- KOUASSI N. K., N'GUESSAN P., ALBAR L., FAUQUET C. M. et BRUGIDOU C., 2005.** Distribution and characterization of *Rice yellow mottle virus*: A threat to African Farmers. *Plant disease*, 2: 124-133.
- KRETZSCHMAR T., MBANJO E. G. N., MAGALIT G. A., DWIYANTI M. S., HABIB M. A., DIAZ M. G., HERNANDEZ J., HUEL GAS Z., MALABAYABAS M.L. et DAS S.K., 2018.** DNA fingerprinting at farm level maps rice biodiversity across Bangladesh and reveals regional varietal preferences. *Scientific Reports*, 8, 14920, doi:10.1038/s41598-018-33080-z.
- KRISHANTI N., WAHYUDI A., et NAWANGSIH A. A., 2015.** Non-pathogenic phyllosphere bacteria producing bioactive compounds as biological control of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Int. J. Pharma Bio Sci*. 6:801-810
- KUMAR M., KUMAR A., SAHU K. P., PATEL A., REDDY B., SHEORAN N. et RATHOUR R., 2021.** Deciphering core-microbiome of rice leaf endosphere: Revelation by metagenomic and microbiological analysis of aromatic and non-aromatic genotypes grown in three geographical zones. *Microbiological Research*, 246, 126704.

KURTZ Z. D., MÜLLER C. L., MIRALDI E. R., LITTMAN D. R., BLASER M. J. et BONNEAU R. A., 2015. Sparse and Compositionally Robust Inference of Microbial Ecological Networks. *PLOS Computational Biology* 11:e1004226.

LAFRAOUI A., 1997. Importance de la pourriture racinaire du blé et de l'orge dans le Nord-Ouest du Maroc. Influence de la nutrition minérale sur le développement de la maladie et sur la biologie de *Cochliobolus sativus*. Doctorat de 3ème cycle, Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences Semlalia, Marrakech, Maroc, 108p.

LANG J. M., HAMILTON J. P., DIAZ M. G. Q., VAN SLUYS M. A., BURGOS M. A. G., VERA CRUZ C. M., BUELL C. R., TISSERAT N. A. et LEACH J. E., 2010. Genomics based diagnostic marker development for *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and *X. oryzae* pv. *oryzicola*. *Plant Dis.* 93:311319.

LE MAY C., 2009. Plant Disease Complex: Antagonism and Synergism Between Pathogens of the Ascochyta Blight Complex on Pea. *Journal of Phytopathology* 157(11-12): 715-721.

LEDINGHAM R. J., 1970. Effects of straw and nitrogen on common root rot of wheat. *Canadian Journal of plant Science*, 41: 479-486.

LEE F. N., 1992. Brown spot. In: Compendium of rice diseases. The American Phytopathological Society, ISBN 0-88054-126-4, Minnesota, USA, 17p.

LEGENDRE P., 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324-1334.

LEMANCEAU P., MAURHOFER M. et DEFAGO G., 2006. Contribution of studies on suppressive soils to the identification of bacterial biocontrol agents and to the knowledge of their modes of action. In: *Plant-Associated Bacteria*, ed. S. S. Gnanamanickam (Dordrecht: Springer), 231–267. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4538-7_7.

LIENHARD P., PANYASIRI K., SAYPHOUMMIE S., LEUDPHANANE B., LESTRELIN G., SEGUY L. et TIVET F., 2014. Profitability and opportunity of conservation agriculture in acid savannah grasslands of Laos. *International Journal of Agricultural Sustainability* 12(4):391-406. <https://doi.org/10.1080/14735903.2013.806419>.

LINARES O. F., 2002. African rice (*Oryza glaberrima*): History and potential. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 16360, <https://doi.org/10.1073/pnas.252604599>.

LIU H., BRETTELL L. E., QIU Z. et SINGH B. K., 2020. Microbiome-mediated stress resistance in plants. *Trends in Plant Science*, 25(8), 733-743.

LIU Y., WANG P. et PAN G., 2016. Functional and structural responses of bacterial and fungal communities from paddy fields following long-term rice cultivation. *J Soils Sediments* 16, 1460–1471. <https://doi.org/10.1007/s11368-015-1343-8>

LONG D. H., LEE F. N. et TEBEEST D. O., 2000. Effet de la fertilisation azotée sur la progression de la maladie de la pyriculariose du riz sur les cultivars sensibles et résistants. *Plant Disease* 84:403-409.

LONG X. E. et YAO H., 2020. Phosphorus Input Alters the Assembly of Rice (*Oryza sativa* L.) Root-Associated Communities. *Microb Ecol* 79, 357–366. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01407-6>

LONGUE R. D. S., ZINGA I., SEMBALLA S., BARRO N. et TRAORE O., 2016. Detection and Serological Characterization of *Rice Yellow Mottle Virus* in Central African Republic. *Agricultural Sciences*, 7, 911-919. <http://dx.doi.org/10.4236/as.2016.712082>

LOZANO I. et MORALES F., 2009. Molecular characterization of Rice stripe necrosis virus as a new species of the genus Benyvirus. *European Journal Plant Pathology*, 124 (4): 673- 680.

LU T., KE M., LAVOIE M., JIN Y., FAN X., ZHANG Z., FU Z., SUN L., GILLINGS M., PEÑUELAS J., QIAN H. et ZHU Y.-G., 2018. Rhizosphere microorganisms can influence the timing of plant flowering. *Microbiome* 6:231.

MAAH, 2017. Analyse des contraintes de commercialisation du riz du Burkina. Version finale. Burkina Faso, 88p.

MAAH, 2020. Annuaire des statistiques agricoles 2018, version définitive, Burkina. Version finale. Burkina Faso, 290p.

MAAH/DGPER, 2016. Stratégie de développement des filières agricoles au Burkina Faso. Ministère de l' Agriculture et des Aménagements hydrauliques (MAAH), Direction générale de la promotion de l'économie rurale (DOPER), Ouagadougou, Burkina Faso.

MACLEAN J. L., DAWE D. C., HARDY B., HTELL G. P., 2002. Rice Almanac. International Rice Research Institute. ISBN 971-22-0172-4.

MAHESH H. B., SHIRKE M. D., SINGH S., RAJAMANI A., HITTALMANI S., WANG G.-L. et GOWDA M., 2016. Indica rice genome assembly, annotation and mining of blast disease resistance genes. *BMC Genomics*, 17(1) :1–12.

MAHRH, 2006. Analyse économique et financière de la filière riz au Burkina Faso. Agrer en collaboration avec Statistika Burkina Faso. Rapport d'étude, Ouagadougou, Burkina Faso, 20 - 25 p.

MAHRH, 2011. Stratégie Nationale de Développement de la Riziculture (SNDR). Rapport d'étude. Ministère de l'agriculture de l'Hydraulique et des Ressources Halieutiques: Ouagadougou, Burkina Faso, 43p.

MAHRH, 2011. Stratégie Nationale de Développement de la Riziculture (SNDR). Rapport d'étude, Ministère de l'Agriculture de l'Hydraulique et des Ressources Halieutiques : Ouagadougou, Burkina Faso, 43p.

MARTEAU P., DORÉ J. et SEKSIK P., 2018. Microbiote et MICI. Post'U, 131-138.

MARTIN M., 2011. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet. journal*; Vol 17, No 1: Next Generation Sequencing Data Analysis.

MASA, 2013. Situation de référence des principales filières agricoles au Burkina Faso, Ministère de l'Agriculture et de la Sécurité alimentaire Burkina Faso, 208p.

MATHUR S. B. et KONGSDAL O., 2003. Common laboratory seed health testing methods for detecting fungi. First edition, Kandrup Bogtrykkeri Publication. 425p.

McMURDIE P. J., et HOLMES S., 2013. Phyloseq: An R Package for Reproducible Interactive Analysis and Graphics of Microbiome Census Data. *PLoS ONE* 8(4): e61217. <http://doi:10.1371/journal.pone.0061217>.

MENDEZ DEL VIFLAR P. et BAUER J. M., 2013. Le riz en Afrique de l'Ouest: dynamiques, politiques et perspectives. *Cahier Agricole* 22 : 336-44. <http://doi:10.1684/agr.2013.0657>.

MENDEZ DEL VILLAR P., 2017. Riz. *In* : ARCADIA 2017 : L'Afrique et les marchés mondiaux de matières premières. Chalmin Philippe (ed.), Jégourel Yves (ed.). Rabat : OCP Policy Center-Economica, 93-99. ISBN 978-9954-9636-8-5

MENDEZ DEL VILLAR P., 2020. Riz : Un marché qui s'essouffle après deux années d'échanges historiquement élevés. *In* : Cyclope 2020 : Les marchés mondiaux. Allegoria ed effetti del Cattivo Governo. Le grand désordre du monde. La crise de 2020. Chalmin Philippe (ed.), Jégourel Yves (ed.). Paris : Economica, 237-242. (Cyclope) ISBN 978-2-7178-7124-1

MEW T. W., 1987. Current status and future prospects of research on bacterial blight of rice. *Annu. Rev. Phytopathol.* 25, 359–382.

MEW T. W., ALVAREZ A. M., LEACH J. E. et SWINGS J., 1993. Focus on bacterial blight of rice, *Plant Disease* 77, 5–12.

MOININA A., BOULIF M., et LAHLALI R., 2018. La culture de riz (*Oryza sativa*) et ses principaux problèmes phytosanitaires: Une mise point sur la région de Gharb. *Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires*, 6(4), 544-557.

MORALES F., WARD E., CASTAÑO M., ARROYAVE J., LOZANO I., ADAMS M., 1999. Emergence and partial characterization of *Rice stripe necrosis virus* and its fungus vector in South America. *European Journal of Plant Pathology* 105:643-650.

NGALIMAT M. S., MOHD HATA E., ZULPERI D., ISMAIL S. I., ISMAIL M. R., MOHD ZAINUDIN N. A. I. et YUSOF M. T., 2021. Plant Growth-Promoting Bacteria as an Emerging Tool to Manage Bacterial Rice Pathogens. *Microorganisms*, 9(4), 682.

N'GUESSAN K. P., FARGETTE D., SY A. A. et PINEL A., 1996. Caractérisation d'isolats du virus de la panachure jaune riz (RYMV) en Côte d'Ivoire. *In* : Première conférence internationale de virologie et de microbiologie. Société camerounaise de microbiologie, IUMS. Yaoundé : Société camerounaise de microbiologie, Résumé, 108. Conférence internationale de virologie et de microbiologie. 1, Yaoundé, Cameroun, 17 Novembre 1996/23 Novembre 1996.

NICOL J. M., TURNER S. J., COYNE D. L., NIJS L., DEN HOCKLAND S. et THANA MAAFI Z., 2011. Current nematodes threats to world agriculture. *In* : Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions. Jones J, Gheysen G, Fenoll C (eds). Springer: Dordrecht, 21-43. <http://doi: 10.1007/978-94-007-0434-3>.

NILSSON R. H., LARSSON K., TAYLOR A. F. S., BENGTSSON-PALME J., JEPPESEN T. S., SCHIGEL D., KENNEDY P., PICARD K., GLÖCKNER F. O., TEDERSOO L., SAAR I., KÕLJALG U. et ABARENKOV K., 2018. The UNITE database for molecular

identification of fungi: handling dark taxa and parallel taxonomic classifications. *Nucleic Acids Research*, 47: D259–D264, <https://doi.org/10.1093/nar/gky1022>.

NINO-LIU D. O., RONALD P. C. et BOGDANOVE A. J. 2006. *Xanthomonas oryzae* pathovars: model pathogens of a model crop. *Mol. Plant Pathol.* 7:303-324.

NOLL M., MATTHIES D., FRENZEL P., DERAQSHANI M. et LIESACK W., 2005. Succession of bacterial community structure and diversity in a paddy soil oxygen gradient. *Environement Microbiology*. 7:382-395.

NOTTEGHEM J.-L., 1989. La création de variétés résistantes : cas du riz et de la pyriculariose, *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, 136:3-4, 227-237.

NOTTEGHEM J.-L., 1981. Analyse des résultats d'inoculation des 67 variétés de riz par 15 souches de *Pyricularia oryzae*. In : *Comptes-rendus du symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose*. GERDAT, Montpellier, France. 75-94.

NUKINA M., 1998. On the phylogenetic correlations of phytotoxins and related metabolites among blast disease fungi. In K.Kohmoto and O.C.Yoder (Eds.) *Molecular Genetics of Host-Specific Toxins in Plant Disease*, Kluwer Academie Publishers, Dordrecht. 165-166.

OU S. H., 1973. A handbook of rice diseases in the tropics, The International Rice Research Institute, Los Banos, Laguna, Philippines, 60p.

OU, S. H., 1985. *Rice Diseases*. 2e édition. Instt Kew England, Commonwealth Mycological. 109-201.

OUEDRAOGO I. et SERE Y., 1996. La marbrure jaune du riz (*Rice yellow mottle virus*): une nouvelle menace pour la riziculture au Burkina Faso. *Sahel IPM* 10, 9-13.

OUEDRAOGO I., 2008. Incidence de l'helminthosporiose du riz au Burkina Faso et caractérisation des populations de l'agent pathogène [*Bipolaris oryzae* (Breda de Haan) Shoemaker]. Thèse de Docteur unique à l'Université de Ouagadougou, Burkina Faso, 135p.

OUEDRAOGO S. L., SOMDA I., BORO F. et SERE Y., 2004. Détection et caractérisation des bactéries phytopathogènes transmises par les semences du riz au Burkina Faso, (ASIA), *Agronomie Africaine* 16(2) : 9-17.

PAPENDICK R. L. et COOK R. J., 1974. Plant water stress and development of *Fusarium* foot rot in wheat subjected to different cultural practices. *Phytopathology*, 64: 358-363.

PARADIS E.; SCHLIEP K., 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35, 526-528, doi:10.1093/bioinformatics/bty633.

PIDON H., 2016. Diversité des bases génétiques de la résistance au virus de la panachure jaune du riz (RYMV) dans l'espèce de riz africain *Oryza glaberrima*. Amélioration des plantes. Université Montpellier, France. NNT: 2016MONTT163, 2013p.

QUAST C., PRUESSE E., YILMAZ P., GERKEN J., SCHWEER T., YARZA P., PEPLIES J. et GLÖCKNER F. O., 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucl. Acids Res.* 41 (D1): D590-D596.

QUINCE C., WALKER A., SIMPSON J., LOMAN N., SEGATA N., 2017. Shotgun metagenomics, from sampling to analysis. *Nature Biotechnology* 35, 833-44.

R CORE TEAM., 2018. R: A language and environment for statistical computing.

RASUL M., YASMIN S., SULEMAN M., ZAHEER A., REITZ T., TARKKA M. T., ISLAM E. et MIRZA M. S., 2019. Glucose dehydrogenase gene containing phosphobacteria for biofortification of Phosphorus with growth promotion of rice. *Microbiological Research* 223-225:1-12.

RAUNET M., 1985. Bas-fonds et riziculture en Afrique. Approche structurale comparative. *L'Agronomie Tropicale* (1975), 40 (3) : 181-201.

REBOUILLAT J., DIEVART A., VERDEIL J. L., ESCOUTE J., GIESE G., BREITLER J. C., GANTET P., ESPEOUT S., GUIDERDONI E., et PERIN C., 2009. Molecular Genetics of Rice Root Development. *Rice*, 2(1), 15–34.

REDDY A. P. K., KATYAL J. C., ROUSE D. I., et MACKENZIE D. R., 1979. Relation entre la fertilisation azotée, la gravité de la brûlure bactérienne des feuilles et le rendement du riz. *Phytopathologie* 69:970-973.

REICHARDT W., MASCARINA G., PADRE B. et DOLL J., 1997. Microbial communities of continuously cropped, irrigated rice fields. *Applied and Environmental Microbiology* 63, 233-238.

REYNIERS F., TRUONG B., BOIS J. F., BONNIN E., et THOMIN G., 1979. Caractérisation de l'enracinement du riz pluvial in situ avec le phosphore-32. IAEA.

RIBOT C., HIRSCH J., BALZERGUE S., THARREAU D., NOTTEGHEM J. H., LEBRUN M. H., MOREL J.-B., 2008. Susceptibility of rice to the blast fungus, *Magnaporthe grisea*. J. Plant Physiol. 165: 114-124. Rice Annual. <https://gain.fas.usda.gov/Lists/Advanced%20S>.

RISELY A., 2020. Applying the core microbiome to understand host–microbe systems. J Anim Ecol.; 89: 1549– 1558. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13229>.

ROMAN-REYNA V., PINILI D., BORJA F.N., QUIBOD I. L., GROEN S.C., ALEXANDROV N., MAULEON R. et OLIVIA R., 2020. Characterization of the Leaf Microbiome from Whole-Genome Sequencing Data of the 3000 Rice Genomes Project. Rice 13, 72. <https://doi.org/10.1186/s12284-020-00432-1>.

ROOSSINCK M. J., 2015. Plant Virus Metagenomics: Advances in Virus Discovery. Phytopathology 105(6): 716-727.

SAHU K. P., AUNDY K., KRISHNAN S., REDDY B., KUMAR M., PATEL A., SHEORAN N., SUBBAIYAN G., GANESAN P., RATHOUR R. et GAUTAM R. K., 2021. Rice Blast Lesions: an Unexplored Phyllosphere Microhabitat for Novel Antagonistic Bacterial Species Against *Magnaporthe oryzae*. Microb Ecol 81, 731–745. <https://doi.org/10.1007/s00248-020-01617-3>.

SAKAI H., KANAMORI H., ARAI-KICHISE Y., SHIBATA-HATTA M., EBANA K., OONO Y., KURITA K., FUJISAWA H., KATAGIRI S., MUKAI Y., 2014. Construction of pseudomolecule sequences of the aus rice cultivar kasalath for comparative genomics of asian cultivated rice. DNA research, page dsu006.

SANTOS-MEDELLIN C., EDWARDS J., LIECHTY Z., NGUYEN B., SUNDARESAN V. et AUSUBEL FREDERICK M., 2017. Drought Stress Results in a Compartment-Specific Restructuring of the Rice Root-Associated Microbiomes. mBio 8:e00764-00717.

SARRA S., 2005. Novel insights in the transmission of *Rice yellow mottle virus* in irrigated rice. Ph.D. Thesis, Wageningen University, The Netherlands, 112 p.

SARRA S., OEVERING P., GUINDO S. et PETERS D., 2004. Wind-mediated spread of *Rice yellow mottle virus (RYMV)* in irrigated rice crops. *Plant Pathology*, 53: 148 – 153.

SAVARY S., MILA A., WILLOCQUET L., ESKER P. D., CARISSE O. et MCROBERTS N., 2011. Risk factors for crop health under global change and agricultural shifts: A framework of analyses using rice in tropical and subtropical Asia as a model. *Phytopathology* 101:696-709

SAVARY S., WILLOCQUET L. et PETHYBRIDGE S. J., 2019. The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Natural Ecology Evolution* 3, 430–439. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0793-y>.

SCHATZ M. C., MARON L. G., STEIN J. C., WENCES A., GURTOWSKI J., BIGGERS E., LEE H., KRAMER M., ANTONIOU E., GHIBAN E., WRIGHT M. H., CHIA J.-M., WARE D., MCCOUCH S. R., et MCCOMBIE W., 2014. Whole genome de novo assemblies of three divergent strains of rice, *Oryza sativa*, document novel gene space of aus and indica. *Genome Biology*, 15(11):506.

SCHMIDT E., MYKYTCZUK N. et SCHULTE-HOSTEDDE A. I., 2019. Effects of the captive and wild environment on diversity of the gut microbiome of deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *ISME J* 13: 1293– 1305.

SERE Y. et NACRO S., 1992. Les problèmes phytosanitaires du riz au Burkina Faso : bilan des activités. INERA. 34 p.

SERE Y., 1994. Document préparatoire du plan stratégique du CNRST. Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles (INERA), Ouagadougou, Burkina Faso. 47p.

SÉRÉ Y., ONASANYA A., AFOLABI A., MIGNOUNA H. D. et AKATOR K., 2007. Genetic diversity of the blast fungus, *Magnaporthe oryzae* (Hebert) Barr, in Burkina Faso, *African Journal of Biotechnology* Vol. 6 (22), 2568-2577.

SÉRÉ Y., ONASANYA A., VERDIER V., AKATOR K., OUEDRAGO L. S., SEGDA Z., COULIBALY M. M., SIDO A. Y., et BASSO A., 2005. Rice Bacterial Leaf Blight in West Africa: Preliminary studies on disease in Farmers Field and Screening released Varieties for Resistance to the bacteria. *Asian Journal of Plant Sciences* 4: 577-579.

SÉRÉMÉ D., NEYA B. J. BANGRATZ M., BRUGIDOU C. et OUEDRAOGO I., 2014. First Report of *Rice stripe necrosis virus* Infecting Rice in Burkina Faso, Disease Notes 98 (10), 14-51.

SESSITSCH A., HARDOIM, P., DÖRING J., WEILHARTER A., KRAUSE A., WOYKE T., MITTER B., HAUBERG-LOTTE L., FRIEDRICH F., RAHALKAR M., HUREK T., SARKAR A., BODROSSY L., OVERBEEK L. VAN, BRAR D., ELSAS J. D. VAN REINHOLD-HUREK B., 2012. Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25(1), 28-36. <https://doi.org/10.1094/MPMI-08-11-0204>.

SIE M., DOGBE et DIATTA M., 2009. Sélection variétale participative du riz : manuel du technicien. 118 p.

SIE M., GHESQUIERE A. et MIEZAN K., 1999. Structure génétique des variétés traditionnelles de riz (*Oryza sp.*) du Burkina Faso. *Agronomie Africaine* 11:57-71.

SIE M., SERE Y., SANYANG S., NARTEH L.T., DOGBE S., COULIBALY M. M., SIDO A., CISSE F., DRAMMEH E., OGUNBAYO S. A. et ZADJ L., 2008. Regional Yield Evaluation of the Interspecific Hybrids (*O. glaberrima* x *O. sativa*) and Intraspecific (*O. sativa* x *O. sativa*) Lowland Rice. *Asian Journal of Plant Sciences* 7, 130 - 139.

SIÉ M., ZONGO J. D. et DAKOUO D., 1998. Prospection des cultivars traditionnels de riz du Burkina Faso, *Revue CAMES*, N ° 00 –1998, 21-27.

SINGH A. K. et SHARMA Y. P., 2002. Management of brown spot of rice. *Indian Journal of hillfarming*, 15 (1), 15-17.

SINGH B. K., TRIVEDI P., EGIDI E., MACDONALD C. A. et DELGADO-BAQUERIZO M. 2020. Crop microbiome and sustainable agriculture. *Nature Reviews Microbiology* 18:601-602.

SINGH N., CHOUDHURY D. R., TIWARI G., SINGH A. K., KUMAR S., SRINIVASAN K., TYAGI R. K., SHARMA A. D., SINGH N. K. et SINGH R., 2016. Genetic diversity trend in Indian rice varieties: an analysis using SSR markers. *BMC Genetics*, vol. 17, no. 127. <http://doi:10.1186/s12863-016-0437-7>.

SMILEY R. W., COOK R. J. et PAPENDICK R. I., 1972. *Fusarium* root rot of wheat and peas as influenced by soil application of anhydrous ammonia and ammonium potassium azide solutions. *Phytopathology*, 62: 86- 91.

SORENG R. J., PETERSON P. M., ROMASCHENKO K., DAVIDSE G., ZULOAGA F. O., JUDZIEWICZ E. J., FILGUEIRAS T. S., DAVIS J. L. et MORRONE O., 2015. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution*, 53(2), 117-137.

SORENG R. J., PETERSON P. M., ROMASCHENKO K. DAVIDSE G., TEISHER J. K., CLARK L. G., BARBERA P., GILLESPIE L. J. et ZULOAGA F. O., 2017. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and evolution*, 55(4), 259-290.

SUSI H., BARRES B., VALE P. F. et LAINE A. L., 2015. Co-infection alters population dynamics of infectious disease. *Nature communications*, 6(1), 1-8.

SVAKUMAR M.V.K. et GNOUMOU F., 1987. Agroclimatologie de l'Afrique de l'Ouest. Le Burkina Faso. ICRISAT. Bulletin d'information n ° 23. Inde, 59 p.

SYLLER J., 2012. Facilitative and antagonistic interactions between plant viruses in mixed infections. *Molecular Plant Pathology* 13(2): 204-216.

TEDERSOO L., BAHRAM M., POLME S., KOLJALG U., YOROU N. S., WIJESUNDERA R., RUIZ L.V., 2014. Global Diversity and Geography of Soil Fungi. *Science* 346 (6213): 1256688–1256688.

TELFER S., LAMBIN X., BIRTLES R., BELDOMENICO P., BURTHE S., PATERSON S. et BEGON M., 2010. Species interactions in a parasite community drive infection risk in a wildlife population. *Science (New York, N.Y.)*, 330(6001), 243–246.
<https://doi.org/10.1126/science.1190333>.

THEODORAKOPOULOS N., 2013. Analyse de la biodiversité bactérienne d'un sol contaminé de la zone d'exclusion de Tchernobyl et caractérisation de l'interaction engagée par une souche de *Microbacterium* avec l'uranium. Thèse. Université Aix-Marseille. Ecole Doctorale ED 62 Sciences de la vie et de la santé. Marseille, France. 198p.

TIAN D., CHEN Z. et LIN Y., 2021. The Interaction between Rice Genotype and *Magnaporthe oryzae* Regulates the Assembly of Rice Root-Associated Microbiota. *Rice* 14, 40. <https://doi.org/10.1186/s12284-021-00486-9>.

TIWARI A., DWIVEDI A. K. et DIKSHIT P. R., 2002. Long-term influence of organic and inorganic fertilization on soil fertility and productivity of soybean-wheat system in a Vertisol. *J. Indian Soci. Soil Sci.*, 50: 472-475.

TOLLENAERE C., SUSI H. et LAINE A., 2016. Evolutionary and epidemiological implications of multiple infections in plants. *Trends in Plant Science*, 21: 80-90

TOLLENAERE C., LACOMBE S., WONNI I., BARRO M., NDOUGONNA C., GNACKO F., SEREME D., JACOBS J. M., HEBRARD E., CUNNAC S. et BRUGIDOU C., 2017. Virus-Bacteria Rice Co-Infection in Africa: field estimation, reciprocal effects, molecular Mechanisms, and evolutionary implications. *Frontier in Plant Science*. 8: 645.

TRAORE O., PINEL A., FARGETTE D., KONATE G., 2001. First report and characterization of *Rice yellow mottle virus* in Central Africa. *Plant Disease*, 85: 92.

TRAORE A. S. et KONATE G., 2006. Occurrence of Resistance-Breaking Isolates of *Rice yellow mottle virus* in West and central Africa. *Plant Disease* 90, 259-263.

TRAORE G. A., 2007. Evaluation multifocale de variété NERICA en riziculture irriguée et tests de diffusion en milieu réel. Mémoire d'ingénieur. Institut du Développement Rural, Université Polytechnique de Bobo-Dioulasso, Bobo Dioulasso, Burkina Faso, 56 p.

TRAORE O., TRAORE E. V. S., GUMEDZOE M. Y. D. et KONATE G., 2008. Diagnostic sérologique des isolats soudano-sahéliens du virus de la panachure jaune du riz (*Rice Yellow Mottle Virus*, *RYMV*). *Tropicultura*, 2, 74-77.

TRAORE O., PINEL-GALZI A., SORHO F., SARRA S., RAKOTOMALALA M., SANGU E., KANYEKA Z., SERE Y., KONATE G., et FARGETTE D., 2009. A reassessment of the epidemiology of *Rice yellow mottle virus* following recent advances in field and molecular studies. *Virus Research* 141, 258–267.

TRAORE V. S. E., TIENDREBEOGO F., NEYA B.J., BOUDA Z., GALZI-PINEL A., FARGETTE D., DAKOUO D., KONATE G., TRAORE O., 2010. La rayure à nécrose du riz. Fiche technique. Maladie virale des plantes cultivées au sahel. 2p.

TRAORÉ V. S. E., NÉYA B. J., CAMARA M., GRACEN V., OFFEI S. K. et TRAORÉ, O., 2015a. Farmers' Perception and Impact of *Rice Yellow Mottle* Disease on Rice Yields in Burkina Faso. *Agricultural Sciences*, 6, 943-952. <http://dx.doi.org/10.4236/as.2015.69091>.

TRAORÉ A., TRAORE K., TRAORE O., BADO B. V., NACRO B. H. et SEDOGO M. P., 2015b Caractérisation des systèmes de production à base de riz pluvial strict dans les exploitations agricoles de la zone Sud-soudanienne du Burkina Faso. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 9(6): 2685-2697. <http://www.ifg-dg.org>.

TYNER S. C., BRIATTE F. et HOFMANN H., 2017. Network Visualization with ggplot2. *R J.* <https://journal.r-project.org/archive/2017/RJ-2017-023/RJ-2017-023.pdf>.

UNPRB, 2011. Rapport de l'Union Nationale des Producteurs de riz du Burkina Faso. 36p.

USDA, 2019. GAIN Report. Global Agricultural information network. West Africa

VAUGHAN D. A., MORISHIMA H. et KADOWAKI K., 2003. Diversity in the *Oryza* genus. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(2) :139–146.

VAUGHAN D. A., LU B.-R. et TOMOOKA N., 2008. The evolving story of rice evolution. *Plant Science*, 174(4) :394–408.

VAYSSIER-TAUSSAT M., ALBINA E., CITTI C., COSSON J. F., JACQUES M. A., LEBRUN M. H., LE NOIR Y., OGLIASTRO M., PETIT M. – A., ROUMAGNAC P. ET CANDRESSE T. 2014. Shifting the paradigm from pathogens to pathobiome: new concepts in the light of meta-omics. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* 4, 29.

WAGNER B. D., GRUNWALD G. K., ZERBE G. O., MIKULICH-GILBERTSON S. K., ROBERTSON C. E., ZEMANICK E. T. et HARRIS J. K., 2018. On the Use of Diversity Measures in Longitudinal Sequencing Studies of Microbial Communities. *Front Microbiol* 9, 1037.

WANG C. H., ZHENG X. M., XU Q., YUAN X. P., HUANG L., ZHOU H. F., X-H WEI et GE S., 2014a. Genetic diversity and classification of *Oryza sativa* with emphasis on Chinese rice germplasm. *Heredity*, 112(5), 489-496.

WANG M., YU Y., HABERER G., MARRI P. R., FAN C., GOICOECHEA J. L., ZUCCOLO A., SONG X., KUDRNA D., AMMIRAJU J. S. S., COSSU R. M.,

MALDONADO C., CHEN J., LEE S., SISNEROS N., DE BAYNAST K., GOLSER W., WISSOTSKI M., KIM W., SANCHEZ P., NDJIONDJOP M-N., SANNI K., LONG M., CARNEY J., PANAUD O., WICKER T., A MACHADO C., CHEN M., MAYER K. FX., ROUNSLEY S. et WING R. A., 2014b. The genome sequence of African rice (*Oryza glaberrima*) and evidence for independent domestication. *Nature Genetics*, 46(9), 982-988. <https://doi.org/10.1038/ng.3044> .

WANG J., SONG Y., MA T., RAZA W., LI J., HOWLAND J. G., HUANG Q. et SHEN Q., 2017. Impacts of inorganic and organic fertilization treatments on bacterial and fungal communities in a paddy soil. *Appl. Soil Ecol.* 112: 42-50.

WANG C., MASOUDI A., WANG M., YANG J., SHEN R., MAN M., YU Z. et LIU J., 2020. Community structure and diversity of the microbiomes of two microhabitats at the root–soil interface: implications of meta-analysis of the root-zone soil and root endosphere microbial communities in Xiong’an New Area *Can. J. Microbiol.*, 66: 605-622, 10.1139/cjm-2020-0061.

WANG D. D., NGUYEN L. H. et LI Y., 2021. The gut microbiome modulates the protective association between a Mediterranean diet and cardiometabolic disease risk. *Nat Med* 27, 333–343. <https://doi.org/10.1038/s41591-020-01223-3>.

WICKHAM H., 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. ISBN 978-3-319-24277-4. <https://ggplot2.tidyverse.org>.

WONNI I., 2013. Les bactérioses du riz dues aux *Xanthomonas oryzae* au Burkina Faso : diversité et identification de sources de résistance adaptées. Thèse de Docteur unique, Université Montpellier II. Montpellier, France, 256p.

WONNI I., COTTYN B., DETEMMERMAN L., DAO S., OUEDRAOGO L., SARRA S., TEKETE C., POUSSIER S., CORRAL R., TRIPLETT L., KOITA O., KOEBNIK R., LEACH J., SZUREK B., MAES M., et VERDIER V., 2014. Analysis of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* population in Mali and Burkina Faso reveals a high level of genetic and pathogenic diversity. *Phytopathology* 104:520-531.

WONNI I., DJEDATIN G., OUEDRAOGO L. et VERDIER, V., 2015. Evaluation of rice germplasm against bacterial leaf streak disease reveals sources of resistance in African varieties. *J. Plant Pathol. Microbiol*, 6, 1-5.

WONNI I., HUTIN M., OUEDRAGO L., SOMDA I. et VERDIER V., 2016. Evaluation of Elite Rice Varieties Unmasks New Sources of Bacterial Blight and Leaf Streak Resistance for Africa. J Rice Res 4: 162. <http://doi:10.4172/2375-4338.1000162>.

WONNI I., OUEDRAOGO L. et VERDIER V., 2011. First report of Bacterial Leaf streak caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* on Rice in Burkina Faso, Plant Disease Notes 95 (1), 72 p.

WOPEREIS C. S. M., DEFOER T., IDINOBA P., DIACK S. et DUGUE M., 2008. Curriculum d'apprentissage participatif et recherche action (APRA) pour la gestion intégrée de la culture de riz de bas-fonds (GIR) en Afrique subsaharienne: Manuel technique. Le Centre du riz pour l'Afrique (ADRAO), Cotonou, Vol. 6, 128 p.

XIA Y., SUN J. et CHEN D.-G., 2018. Statistical analysis of microbiome data with R. Springer.

XU J., ZHANG J. et ZHU C., 2019. Influence of rice cultivars on soil bacterial microbiome under elevated carbon dioxide. J Soils Sediments 19, 2485–2495. <https://doi.org/10.1007/s11368-018-2220-z>.

YOAN C., PERIN C., COURTOIS B., KHONG N. G. t GANTET P., 2010. Genetic Control of Root Development in Rice, the Model Cereal. Trends in Plant Science 15 (4): 219–26. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.01.008>.

YONEMARU J., EBANA K. et YANO M., 2014: HapRice, an SNP Haplotype Database and a Web Tool for Rice, *Plant and Cell Physiology*, 55 (1), e9–e9. <https://academic.oup.com/pcp/article-lookup/doi/10.1093/pcp/pct188>.

YU J., 2002 : A Draft Sequence of the Rice Genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*), Science, 296, 5565, 79–92. <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1068037>.

YU G., 2020. Using ggtree to Visualize Data on Tree-Like Structures. Current Protocols in Bioinformatics, 69. <https://doi.org/10.1002/cpbi.96>.

ZARRILLI R., BAGATTINI M., ESPOSITO E.P. ET TRIASSI M., 2018. Acinetobacter Infections in Neonates. Curr. Infect. Dis. Rep. 20, 48. <https://doi.org/10.1007/s11908-018-0654-5>.

ZHAO K., TUNG C.-W., EIZENGA G. C., WRIGHT M. H., ALI M. L., PRICE A. H., NORTON G. J., ISLAM M. R., REYNOLDS A., MEZEY J., McCLUNG A. M., BUSTAMANTE C. D. et MCCOUCH S. R., 2011. Genome-wide association mapping reveals a rich genetic architecture of complex traits in *Oryza sativa*. Nat Commun., 2:467

ZINGER L., 2009. Variations spatio-temporelles de la microflore des sols alpins. Thèse en biologie. Mention Biodiversité-Ecologie-Environnement. Université Joseph Fourier – GREN

Annexes

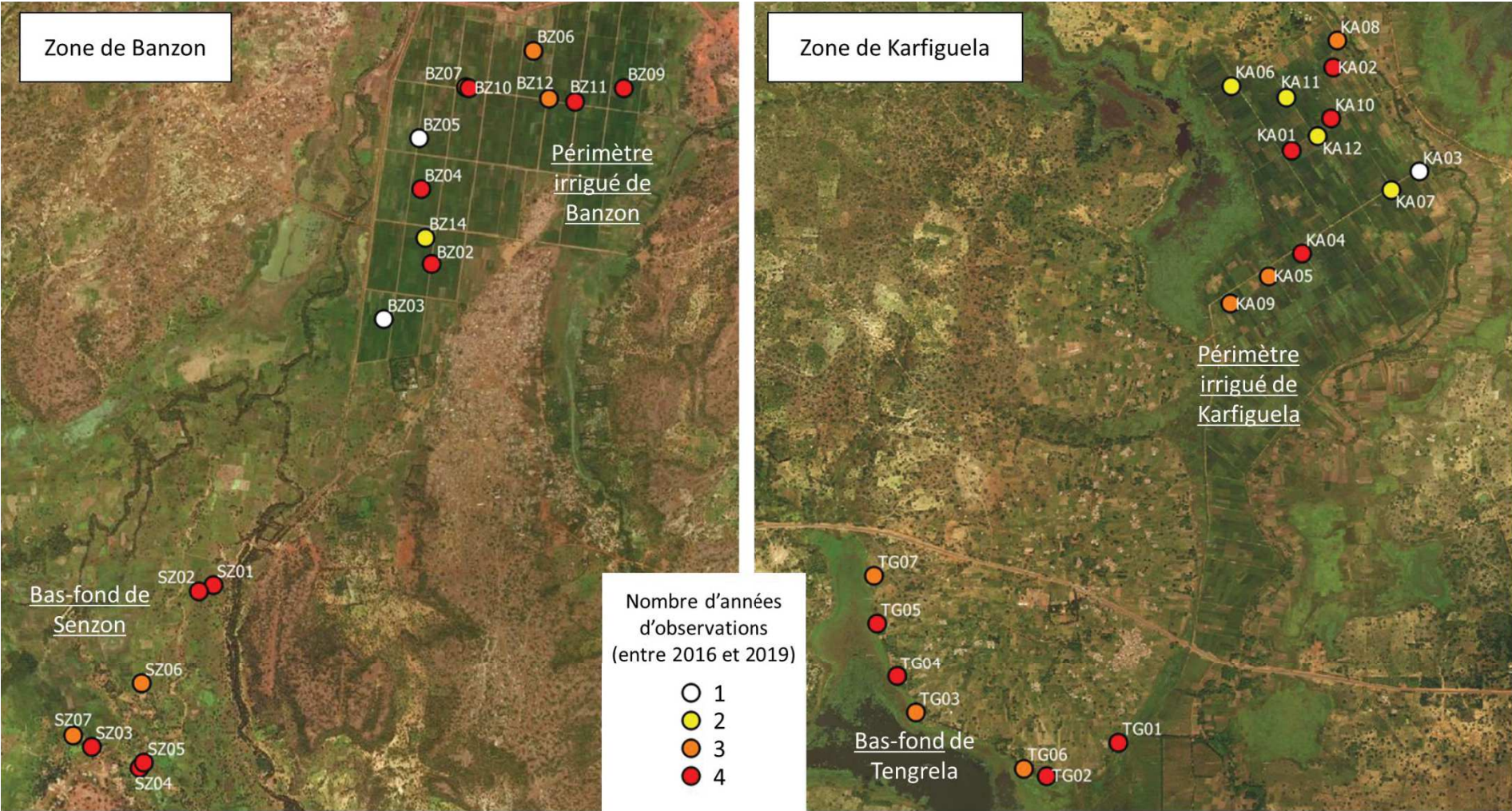
Annexe 1 : Liste et localisation de toutes les parcelles rizicoles étudiées entre 2015 et 2019.

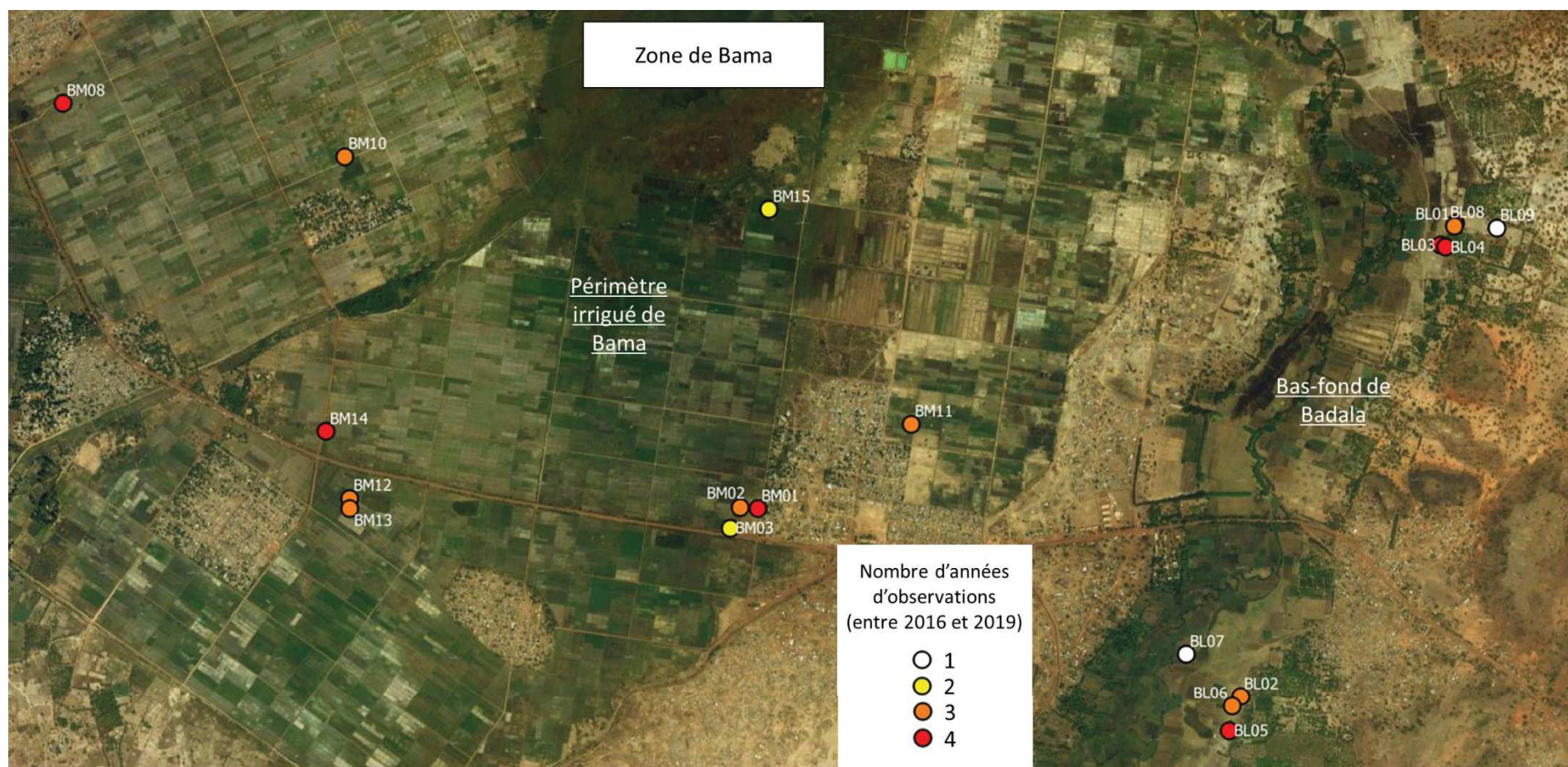
Obs_20XX indique si la parcelle considérée a été étudiée, en termes d'observation des symptômes et collecte d'échantillons (voir Figure 20 un schéma du protocole) pour l'année 20XX.

Identifiant de la parcelle	Zone géographique	Site	Type de riziculture	LATITUDE	LONGITUDE	Obs_2015	Obs_2016	Obs_2017	Obs_2018	Obs_2019	Analyse communautés microbiennes racines (2018)
BL01	BAMA	Badala	Bas-fonds	11.38769	-4.36375	0	1	1	1	1	
BL02	BAMA	Badala	Bas-fonds	11.36790	-4.37273	0	1	1	1	0	Oui
BL03	BAMA	Badala	Bas-fonds	11.38678	-4.36435	0	1	1	1	1	
BL04	BAMA	Badala	Bas-fonds	11.38669	-4.36415	0	1	1	1	1	Oui
BL05	BAMA	Badala	Bas-fonds	11.36646	-4.37323	0	1	1	1	1	Oui
BL06	BAMA	Badala	Bas-fonds	11.36750	-4.37311	0	1	1	1	0	
BL07	BAMA	Badala	Bas-fonds	11.36968	-4.37500	0	0	1	0	0	
BL08	BAMA	Badala	Bas-fonds	11.38755	-4.36378	0	0	1	1	1	
BL09	BAMA	Badala	Bas-fonds	11.38749	-4.36201	0	0	0	0	1	
BM01	BAMA	Bama	Irrigué	11.37576	-4.39297	0	1	1	1	1	
BM02	BAMA	Bama	Irrigué	11.37581	-4.39370	0	1	1	1	0	
BM03	BAMA	Bama	Irrigué	11.37496	-4.39412	0	1	0	0	1	
BM08	BAMA	Bama	Irrigué	11.39270	-4.42207	0	1	1	1	1	Oui
BM09	BAMA	Bama	Irrigué	11.40280	-4.41386	0	1	1	1	0	
BM10	BAMA	Bama	Irrigué	11.39048	-4.41027	0	1	1	1	0	Oui
BM11	BAMA	Bama	Irrigué	11.37930	-4.38651	0	1	1	1	0	
BM12	BAMA	Bama	Irrigué	11.37620	-4.41006	0	1	1	0	1	
BM13	BAMA	Bama	Irrigué	11.37575	-4.41008	0	1	0	1	1	
BM14	BAMA	Bama	Irrigué	11.37898	-4.41105	0	1	1	1	1	Oui
BM15	BAMA	Bama	Irrigué	11.38827	-4.39249	0	0	0	1	1	Oui
BZ01	BANZON	Banzon	Irrigué	11.32408	-4.79907	1	0	0	0	0	
BZ02	BANZON	Banzon	Irrigué	11.32184	-4.80540	1	1	1	1	1	
BZ03	BANZON	Banzon	Irrigué	11.31744	-4.80923	1	0	0	1	0	
BZ04	BANZON	Banzon	Irrigué	11.32781	-4.80627	1	1	1	1	1	Oui
BZ05	BANZON	Banzon	Irrigué	11.33186	-4.80640	1	0	0	1	0	
BZ06	BANZON	Banzon	Irrigué	11.33887	-4.79730	1	1	1	1	0	
BZ07	BANZON	Banzon	Irrigué	11.33594	-4.80267	1	1	1	1	0	
BZ08	BANZON	Banzon	Irrigué	11.33554	-4.80248	1	0	0	0	0	
BZ09	BANZON	Banzon	Irrigué	11.33587	-4.79008	1	1	1	1	1	Oui
BZ10	BANZON	Banzon	Irrigué	11.33589	-4.80243	1	1	1	1	1	Oui
BZ11	BANZON	Banzon	Irrigué	11.33476	-4.79400	1	1	1	1	1	
BZ12	BANZON	Banzon	Irrigué	11.33506	-4.79605	1	1	1	1	0	
BZ14	BANZON	Banzon	Irrigué	11.32394	-4.80591	0	0	0	1	1	
DN01	DOUNA	Douna	Irrigué	10.62593	-5.10727	1	0	0	0	0	

DN02	DOUNA	Douna	Irrigué	10.62660	-5.10570	1	0	0	0	0	
DN03	DOUNA	Douna	Irrigué	10.62624	-5.10536	1	0	0	0	0	
DN04	DOUNA	Douna	Irrigué	10.62784	-5.10385	1	0	0	0	0	
DN05	DOUNA	Douna	Irrigué	10.62733	-5.10107	1	0	0	0	0	
DN06	DOUNA	Douna	Irrigué	10.62573	-5.10393	1	0	0	0	0	
KA01	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.68453	-4.81410	1	1	1	1	1	Oui
KA02	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.68989	-4.81144	1	1	1	1	1	
KA03	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.68314	-4.80583	1	1	0	0	0	
KA04	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.67782	-4.81341	1	1	1	1	1	
KA05	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.67639	-4.81560	1	1	1	0	1	
KA06	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.68870	-4.81798	1	0	0	1	1	
KA07	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.68197	-4.80767	1	0	0	1	1	
KA08	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.69161	-4.81117	1	1	1	1	0	
KA09	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.67459	-4.81806	1	1	1	1	0	Oui
KA10	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.68657	-4.81152	1	1	1	1	1	
KA11	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.68796	-4.81446	1	0	0	1	1	Oui
KA12	KARFIGUELA	Karfiguela	Irrigué	10.68542	-4.81240	1	1	1	0	0	
SZ01	BANZON	Senzon	Bas-fonds	11.29628	-4.82283	0	1	1	1	1	Oui
SZ02	BANZON	Senzon	Bas-fonds	11.29581	-4.82396	0	1	1	1	1	
SZ03	BANZON	Senzon	Bas-fonds	11.28329	-4.83249	0	1	1	1	1	
SZ04	BANZON	Senzon	Bas-fonds	11.28158	-4.82870	0	1	1	1	1	Oui
SZ05	BANZON	Senzon	Bas-fonds	11.28201	-4.82833	0	1	1	1	1	
SZ06	BANZON	Senzon	Bas-fonds	11.28832	-4.82854	0	0	1	1	1	Oui
SZ07	BANZON	Senzon	Bas-fonds	11.28420	-4.83398	0	0	1	1	1	
TG01	KARFIGUELA	Tengrela	Bas-fonds	10.64609	-4.82533	0	1	1	1	1	
TG02	KARFIGUELA	Tengrela	Bas-fonds	10.64397	-4.83000	0	1	1	1	1	
TG03	KARFIGUELA	Tengrela	Bas-fonds	10.64803	-4.83845	0	1	1	1	0	
TG04	KARFIGUELA	Tengrela	Bas-fonds	10.65037	-4.83968	0	1	1	1	1	Oui
TG05	KARFIGUELA	Tengrela	Bas-fonds	10.65389	-4.84095	0	1	1	1	1	Oui
TG06	KARFIGUELA	Tengrela	Bas-fonds	10.64444	-4.83148	0	0	1	1	1	Oui
TG07	KARFIGUELA	Tengrela	Bas-fonds	10.65699	-4.84114	0	0	1	1	1	

Annexe2 : Carte détaillé de chacune des trois zones d'étude : Banzon, Bama et Karfiguela avec la localisation de chacune des parcelles étudiées.





Annexe 3 : Tableau de synthèse sur l'âge des producteurs et leurs expérience en riziculture

Années	Site	Nombre parcelle	Genre (% majoritaire)	Age (nombre des producteurs)				Expérience en riziculture (nombre de producteurs)						
				15-20 ans	20-25 ans	25 - 30 ans	30 ans et plus	0 - 5 ans	5-10 ans	10-15 ans	15-20 ans	20-25 ans	25 - 30 ans	30 ans et plus
2016	Badala	6	83 % homme			2	4	2	1					3
2017		5	100% homme				5	1	1			1		2
2018		5	100% homme			1	4				1	1	1	2
2019		6	83 % homme			1	5		1		1	2	1	1
2016	Bama	10	100% homme		3		7	1		2				7
2017		4	100% homme				4		1					3
2018		7	100% homme			2	5			1	3		1	2
2019		6	100 % homme		1	1	4		1		1	2	1	1
2016	Banzon	8	100 % homme				8		1				2	5
2017		7	100 % homme				7						2	5
2018		9	100 % homme				9			1		2		6
2019		5	100 % homme				5					1		6
2016	Karfiguela	7	86 % homme				7							7
2017		3	67% homme				3							3
2018		7	86 % homme				7				2	1	1	3
2019		4	100% homme				4					2	1	1
2016	Senzon	5	100% homme	1			4	3	1				1	
2017		4	100% homme				4				2			2
2018		6	100% homme	1			5	2	2		1			1
2019		5	100% homme			1	4	1	1	1	1	1		
2016	Tengrela	5	100% femme				5	2	1		1			1
2017		7	100% femme			1	6			1	2	1		3
2018		6	100% femme			1	5			1	1	1		3
2019		6	100% femme				6			1	1		1	3

Annexe 4 : Formulaire détaillant les questions posées aux riziculteurs des parcelles étudiées (travail d'enquête).

Fiche d'enquête
Identifiant parcelle :
Date de collecte des données :
Enquêteur :
Zone :
Nom du propriétaire:
Téléphone du propriétaire :
Genre : M F
Age :
Nombre d'année d'expérience en riziculture du producteur :
Nombre d'année d'exploitation de la parcelle :
Responsable de la parcelle :
Lien avec une coopérative ? : Si autre préciser
Participation des formations ? : Si oui citer les formations déjà reçues
Informations sur la disponibilité des nouvelles variétés vulgarisées ? :
Type de riziculture : irrigué , bas-fond , pluvial
Variété cultivée : TS2 , FKR62N ; Autre
Si autre préciser :
Origine des graines :
Justification du choix de la variété : bon goût, cycle court ; bon rendement ; autre
Si autre préciser :

But de la production :..... Si vente préciser le lieu :

Gestion de l' eau dans la parcelle : période sans eau : ; période avec l'eau :

Type de semis : semis direct à la volée, semis direct en poquets.

Repiquage. Pépinière dans un coin de la parcelle ; Repiquage. Pépinière hors parcelle ; Repiquage. Pépinière dispersée dans la parcelle.

Itinéraire de fertilisation : NPK+Urée, NPK+Urée+Urée ; Autres ; Compost

Herbicide utilisé :..... Autre pesticide utilisé :.....

Antécédent cultural :

- contre-saison (préciser année) : Riz (préciser la variété) ; Autre culture (précision)
- saison humide (préciser année): Riz (préciser la variété) ; Autres (précision)
- rendement estimé en saison humide précédente (saison humide, en nombre de sacs de riz) :

Principales contraintes rencontrées par le producteur :

Maladies de riz connues par le producteur :

Pratiques éventuellement utilisées pour limiter les maladies :

Stade du riz lors de l'enquête : début tallage ; maximum tallage ; maximum tallage et début épiaison ; épiaison

Quelles autres cultures dans le voisinage immédiat :

Photo : vue générale de la parcelle

Coordonnées GPS :

- latitude.....
- longitude.....