**MINISTERE DE L'AGRICULTURE**

**ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER**

# THESE

présentée à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier

pour obtenir le DIPLOME DE DOCTORAT

***SPECIALITE: Sciences Agronomiques***

***TITRE***

## ANALYSE DES CONTRAINTES PHOTOTHERMIQUES EN VUE DE L'ADAPTATION DES VARIETES DE RIZ IRRIGUE AU SAHEL

***par***

**SIE Moussa**

ORSTOM
CENTRE DOCUMENTATION
Montpellier

11 DEC. 1997

**Soutenue le 11 juillet 1997 devant le Jury composé de:**

| MM., | | |
|---|---|---|
| CHARRIER André | Professeur ENSAM-Montpellier | Président |
| GHESQUIERE Alain | Chargé de Recherche ORSTOM-Montpellier | Directeur de thèse |
| SARR Aboubakry | Professeur Université Paris XI | Rapporteur |
| DUCREUX Georges | Professeur Université Paris XI | Rapporteur |
| WERY Jacques | Professeur ENSA-Montpellier | Examinateur |
| DINGKUHN Michael | Chercheur ADRAO-Côte-d'Ivoire | Examinateur |

F

ORSTOM Documentation
010053607

*Je dédie cette modeste*
*étude à la mémoire*
*de ma mère*

# AVANT - PROPOS

*Les activités de Recherches dont il est fait état dans cette thèse ont été réalisées à la Station de Recherche ADRAO de Ndiaye, au Sénégal, à Mbé en Côte d'Ivoire et au Centre ORSTOM de Montpellier en France.*

*Je prie M. le Professeur Charrier, de trouver ici toute ma gratitude et ma reconnaissance pour avoir accepté malgré ses lourdes tâches de présider cette thèse. Son intérêt pour mon travail a été pour moi une source d'inspiration constante.*

*Monsieur Alain Ghesquière, sous la direction duquel ce travail a été réalisé, a su par sa constante disponibilité, son esprit de patience et sa rigueur scientifique nous aider dans la réactualisation de nos connaissances en génétique.*

*Je tiens à remercier M. le Professeur Wery, qui dès le départ, a tenu à attirer notre attention sur la particularité de notre sujet; ses conseils, ses indications, ses suggestions ont beaucoup aidé dans la réalisation de ce manuscrit.*

*J'adresse mes remerciements à M le Professeur Aboubakry Sarr de sa disponibilité pour rapporter ce travail malgré un emploi de temps chargé. Je tiens à lui adresser tous mes sincères remerciements.*

*Le Professeur Georges Ducreux a été d'un grand secours dans l'approche de la morphogenèse. Il a bien voulu accepter d'être le second rapporteur de ce travail. Je suis très heureux de l'accueillir dans mon jury.*

*J'ai bénéficié du soutien constant sur tous les plans du Dr Miézan de l'ADRAO depuis l'initiation, la conception et l'exécution de ce travail. Il a toujours su trouver le mot qu'il faut pour entretenir mon ardeur. Je tiens à lui adresser tous mes sincères remerciements.*

*Le Dr Dingkuhn est pratiquement le maître d'oeuvre de ce travail en raison de ses solides compétences en physiologie et en analyse système. Il a su être disponible à tout instant malgré ses nombreuses tâches en tant que chercheur et chef du Programme Continuum de l'ADRAO.*

*Le Dr Wopereis a pris activement part à ces travaux notamment dans la confection des figures et en acceptant de co-signer les articles issus de cette thèse. Son soutien amical n'a jamais fait défaut, qu'il en soit remercié.*

*Ma profonde gratitude va à l'endroit des Drs. Matlon, Donovan, Monty, Lorieux, Hamon pour leurs encouragements et leurs conseils avisés.*

*Merci aux collègues, Yoboué, Sy, Diatta, Adam, Diallo, Bila, Sow, à Bouaké, Salif, Gaye, Lahat, à Saint Louis, Lyakurwa, Brignol, Recalt, Verdeil et Maryse à Montpellier qui ont contribué a rendre le cadre de ce travail plus conviviale.*

*Ndeye, Top, Tafa, Yaba, Sokhna, Djodjo et les autres sans lesquels la mise en place, la collecte et la saisie des données n'auraient pas été possibles, ont constitué avec toute l'équipe du Programme Sahel un soutien permanent pour la réussite de ces travaux.*

*Hélène, par sa disponibilité et sa gentillesse a réussi la prouesse de récréer un cadre familial pour un Africain en France, et pour cela, un seul mot: merci.*

*Je n'oublie pas mon père et ma famille pour leur soutien constant. Haoua a eu une fois de plus, la lourde charge de s'occuper de nos 3 enfants. Malgré la distance, leur soutien ne m'a pas fait défaut. A Haoua, Saïda, NPaton et Rachid, qui ont été encore une fois privés de mon affection, je leur promets qu'il s'agit de ma dernière thèse.*

Les travaux de cette thèse ont été financés en partie par la Banque Africaine de développement (BAD) et la GTZ (Ministère de la Coopération allemande) à travers l'Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest (ADRAO/Programme Sahel).

Des parties de cette thèse ont été inclues en partie ou en totalités dans les publications suivantes:

**Chapitre 4-1.**

Sié, M., Dingkuhn, M., Miézan, K.M., and Wopereis, M.C.S.1996. Deriving thermal constants from leaf appearance rates. *WARDA Annual Report 1995.*

Sié, M., Dingkuhn, M., Wopereis, M.C.S., Miézan, K., 1997. Rice crop duration and leaf appearance rate in a variable thermal environment. I. Development of empirically based model. *Field Crops Research*: soumis.

**Chapitre 4-2.**

Sié, M., Dingkuhn, M., Wopereis, M.C.S., Miézan, K., 1997. Rice crop duration and leaf appearance rate in a variable thermal environment. II. Genetic diversity *Field Crops Research*: en préparation.

**Chapitre 4-3.**

Sié, M., Dingkuhn, M., Wopereis, M.C.S., Miézan, K., 1997. Rice crop duration and leaf appearance rate in a variable thermal environment. III. F1 hybrids photothermal traits. *Field Crops Research*: en préparation.

# TABLE DES MATIÈRES

## ANALYSE DES CONTRAINTES PHOTOTHERMIQUES EN VUE DE L'ADAPTATION DES VARIETES DE RIZ IRRIGUE AU SAHEL


**Sigles et Abréviations** 10
**Liste des tableaux** 12
**Liste des figures** 13

**I - INTRODUCTION** 17

**II - SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE : LE RIZ ET LA RIZICULTURE AU SAHEL** 23

**2.1 Connaissance de la plante** 24

2.1.1. Origine du riz en Afrique de l'Ouest 24
2.1.2. Caractère botanique 25
2.1.3. Croissance et développement 25

**2.2. Effets de la température et de la photopériode sur le développement** 33
2.2.1 Développement et température 33
2.2.2. Développement et photopériode 36

**2.3. Différents types de modèles de simulation du développement** 38

**2.4. Situation variétale de la riziculture irriguée au Sahel** 42
2-4-1. Le milieu 42
2-4-2. La riziculture irriguée au Sahel 43
2-4-3. Les contraintes thermiques 44

**III. MATERIEL ET METHODES** 49

3.1. Matériel végétal 51
3.2. Méthodes 54
3.3. Observations 55

**IV. RÉSULTATS ET DISCUSSIONS** **59**

**4.1. Etudes méthodologiques** **61**

4-1-1. La photopériode, les températures de l'eau et de l'air 62
4-1-2. Le cycle et le nombre de feuilles observées 62
4-1-3. Relation entre le rythme d'apparition foliaire et la température de l'eau d'irrigation 65
4-1-4. Modèles pour l'apparition foliaire, l'initiation paniculaire et la floraison 70
4-1-5. Validation de l'apparition foliaire basée sur le modèle phénologique 71
4-1-6. Discussion du modèle LAP. 74
4-1-7. Différences variétalers et paramètres possibles pour la sélection variétale 75
4-1-8. Conclusion. 77

**4-2. Cycle végétatif du riz et rythme d'apparition des feuilles dans un environnement thermique variable: diversité génétique** **78**

4-2-1. Différences variétale et saisonnière sur le cycle semis-floraison 79
4-2-2. Les effets de la température sur l'apparition de la première feuille 82
4-2-3. Les effets de la température sur l'apparition de la feuille n°1 à 4 82
4-2-4. Les effets de la température et de la photopériode sur la durée de la PSP 85
4-2-5. Relation entre la floraison et le nombre de feuilles dans plusieurs types photothermiques 89
4-2-6. Synthèse des observations 89
4-2-7. Conclusion 91

**4-3. Etude des caractères photothermiques des hybrides $F_1$** **93**

4-3-1. Caractérisation des parents 93
4-3-2. Données saisonnières de floraison des parents et des hybrides $F_1$ 94
4-3-3. Effets de la température 99
4-3-4. Effets de la photopériode sous des conditions thermiquement stables en hivernage 101
4-3-5. Conclusion 101

**V DISCUSSIONS GÉNÉRALES** **105**

**5-1. Action de la température et de la photopériode sur la phénologie** **108**

5-1-1. Le phyllochrone 108
5-1-2. La phénologie 110

**5-2. Objectif de sélection** **113**

**5.3. La compréhension génétique de la précocité** **114**

**5.4. L'élargissement de la base génétique** **115**

5-4-1. Conversion de lignées photosensibles en lignées non photosensibles 115
5-4-2. La sélection assistée par marqueurs 116

**VI. CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.** **119**

**VII. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES** **127**

**VIII. ANNEXES** **139**

# SIGLES ET ABRÉVIATIONS

La signification des sigles et des abréviations est le plus souvent donnée lors de leur première apparition dans le texte. Un récapitulatif est proposé ci-dessous:

## SIGLES

**ADRAO:** Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest (Bouaké, Côte d'Ivoire)

**CILSS:** Comité Inter Etat de Lutte contre la Sécheresse au Sahel (Ouagadougou, Burkina Faso)

**FAO:** Organisation des Nations Unies pour l'Agriculture et l'Alimentation (Rome, Italie).

**IRAT:** Institut de Recherches Agronomiques Tropicales et Cultures Vivrières (Nogent-sur-Marne).

**IRRI:** International Rice Research Institute (Los Banos, Philippines)

**ONAHA:** Office National des Aménagement Hydro-Agricoles (Niamey, Niger)

**SAED:** Société d'Aménagements et d'Exploitation des terres du Delta et de la Moyenne Vallée (Saint Louis, Sénégal).

**SEMRY:** Société d'Expansion et de Modernisation de la Riziculture de Yagoua (Yagoua,Cameroun).

**SONADER:** Société Nationale de Développement rural (Nouakchott, Mauritanie).

**RPERG:** Rice Photothermal Ecology Research Group (Beijing, Chine).

## ABREVIATIONS

**ACP:** Analyse en Composantes Principales.

**AYT:** Advanced Yield Trial (Essai avancé de rendement).

**BLB:** Bacterial Leaf Blight (maladie des stries bactériennes).

**BVP:** Basic Vegetative Phase (Phase végétative de base).

**CDS:** Cold dry season (contre-saison froide).

**CPP:** Constante photopériodique.

**CSC:** Contre-Saison Chaude.

**CSF:** Contre-Saison Froide.

**DR:** Development Rate (Taux de Développement).

**d.j:** degré.jours

**GGD:** Growing Degree Days (d.j).

**HD:** Haploïdes doublés.

**HDS:** Hot Dry Season (contre-saison chaude)

**HIV:** Hivernage.

**I.E.T.:** Initial Evaluation Trial. (Essai d'évaluation initiale).

**IKP:** I Kong Pao.

**IP:** Initiation Paniculaire.

**JAS:** Jours après semis.

**JAT:** jours après trempage.

**LAP:** Leaf appearance

**LR0-1:** Vitesse d'émergence du trempage à l'apparition de la 1ère feuille.

**LR1-4:** Vitesse d'émergence de l'apparition de la 1ère feuille à celle de la feuille 4.

**PIP:** Phase d'induction paniculaire (synonyme = PSP)

**Pc:** Ceiling photoperiod (Photopériode critique)

**Popt:** Optimum photoperiod (photopériode optimale)

**PP:** photopériode

**PSP:** Photoperiod-sensitive phase (phase photosensible)

**QTL:** Quantitative Trait Loci

**RLFP:** Restriction Length Fragments Polymrphism (polymorphisme des fragments de restriction)

**RYMV:** Rice Yellow Mottle Virus (virus de la mosaïque ou de la bigarrure jaune du riz).

**T:** Température

**Tc:** Ceiling temperature (Température critique).

**TF:** Cycle Trempage-Floraison.

**Topt:** Température optimale

**Tbase:** Température de base

**Tsom:** Somme des températures

**TU:** Thermal Unit (unités thermales)

**TW:** Water temperature (température journalière de l'eau)

**WS:** Wet Season (hivernage).

# LISTE DES TABLEAUX

**Tableau 1**: Dates de trempages, dates de semis (Expérimentation I, II et III).

**Tableau 2:** Liste des variétés analysées.

**Tableau 3**: Durée de l'apparition de la feuille paniculaire, du début de l'épiaison et 50 % floraison pour 3 variétés témoins.

**Tableau 4**: Equation utilisée dans le modèle LAP pour simuler le rythme d'apparition foliaire.

**Tableau 5**: Phénologie de 18 variétés de riz selon 11 dates de semis (Expérimentation I).

**Tableau 6**: Cycle trempage - floraison 50 % de 5 génotypes de riz utilisés comme parents dans 20 combinaisons pour la contre-saison froide, la contre saison chaude et l'hivernage.

# LISTE DES FIGURES

**Figure 1:** Plant de riz

**Figure 2:** Tige du riz basé sur le concept de phytomère.

**Figure 3:** Présentation schématique d'un parcours semis-épiaison.

**Figure 4:** Rappel de la phénologie du riz.

**Figure 5a:** Courbes de réponse de 3 types de cultivars de riz.

**Figure 5b:** Phases de croissance et réponses typiques de variétés de riz photosensibles et non photosensibles.

**Figure 5c:** 4 types de réponse variétale à la photopériode.

**Figure 6a:** Nombre d'épillets stériles exprimés en pourcentage du nombre total d'épillets selon les dates de semis chez 4 cultivars de riz repiqué.

**Figure 6b:** Relation entre la stérilité des épillets, la température moyenne et minimum de l'air observée entre la montaison et l'épiaison.

**Figue 7:** Projection de groupes variétaux sur le plan défini par les premiers axes d'une ACP réalisée sur 25 individus et 14 variables.

**Figure 8:** Evolution de la date d'apparition des feuilles et de la date de floraison à 50 % pour 11 dates de semis séquentielles.

**Figure 9:** Evolution de la photopériode sur la température mini et maxi de l'air et la température moyenne journalière de l'eau mesurées au champ en 1995 et en 1996.

**Figure 10:** Evolution de l'apparition foliaire sur 11 dates de semis en 1995 pour Jaya, IR 64 et IKP dans l'Expérimentation I.

**Figure 11:** Taux de développement (1/jours) du trempage à l'apparition de la 1ère feuille chez IR 64 en relation avec la température moyenne journalière de l'eau.

**Figure 12:** Taux de développement (1/jours) à partir de l'apparition de la 1ère feuille à celle de la 4ème feuille chez IR 64 (a), Jaya (b) et IKP ©, en relation avec la température moyenne journalière de l'eau.

**Figure 13:** Comparaison des cycles du semis à la floraison observés et les cycles simulés.

**Figure 14:** Evolution simulée de l'apparition foliaire et de la floraison, la fin de la BVP et de l'initiation paniculaire pour IR 64, IKP et Jaya.

**Figure 14 bis:** Diagramme schématique du modèle LAP.

**Figure 15:** Evolution de la date d'apparition foliaire et de la date de floraison à 50 % en fonction de la date de trempage pour 3 génotypes.

**Figure 16:** Taux de développement du trempage à l'apparition de la 1 ère feuille en relation avec la température moyenne journalière de l'eau.

**Figure 17:** Taux de développement à partir de l'apparition de la 1 ère feuille à celle de la 4 ème feuille pour 3 génotypes en relation avec la température moyenne journalière de l'eau.

**Figure 18:** Relation entre la durée moyenne de l'apparition foliaire de 2 feuilles successives et la température optimal pour 18 génotypes.

**Figure 19:** Evolution de la durée entre la fin de la BVP et la date de floraison à 50 %.

**Figure 20:** Relation entre le nombre total de feuilles et la floraison pour 6 génotypes semés en hivernage, en contre-saison chaude et en contre saison froide.

**Figure 21:** Phénologie des hybrides F1 issus de 2 croisements réciproques de IR 29725 et IR 4630.

**Figure 22:** Dates moyennes de floraison au cours de la contre-saison froide, la contre-saison chaude et l'hivernage pour des croisements faisant intervenir 5 parents.

**Figure 23:** Diagramme de synthèse pour le cycle trempage-floraison des parents et les hybrides F1 de croisements impliquant 5 parents en fonction de la *CSF*, la *CSC* et l'*HIV*.

**Figure 24:** Paramètres de réponses photothermales des parents et les hybrides $F_1$ issus de croisements faisant intervenir 5 parents.

**Figure 25:** Evolution de la floraison en fonction de la photopériode au cours de la période estimée de l'initiation paniculaire sur 14 combinaisons impliquant les parents IR 29725 et IR 4630.

**Figure 26:** Diagramme récapitulatif de la sensibilité à la photopériode.

# I

# Introduction

Les superficies mondiales consacrées aux 3 céréales principales (riz, blé et maïs) étaient de 699,5 millions d'ha en 1992. Sur ce total, plus de 147 millions d'ha étaient cultivés en riz pour une production de 525,5 millions de tonnes; le maïs et le blé occupaient respectivement 220 et 132 millions d'ha pour une production de 563,6 et 525,5 millions de tonnes (FAO, 1993a et b) (cf annexe 1).

Alors que le blé et le maïs sont en partie utilisés pour l'alimentation du bétail le riz est entièrement utilisé pour la consommation humaine. On trouve parmi les exportateurs, la Thaïlande, les U.S.A., le Vietnam et le Pakistan, cependant les plus gros acheteurs en 1992 sont représentés par les pays à faible revenu et à déficit alimentaire, selon le même rapport de la FAO (Annexe II). Sur un total de 15,2 millions de tonnes de riz importés dans le monde, la part de l'Afrique représente 2,8 millions de tonnes. Les divers pays du Sahel (Burkina, Cameroun, Mali, Mauritanie, Niger, Sénégal et Tchad) ont importé environ 700 000 tonnes pour une valeur de plus de 100 milliards de dollars US, (Annexe II). Aussi, les gouvernements de ces pays ont mis au centre de leurs préoccupations, une intensification de la riziculture, à travers l'aménagement des périmètres hydro-agricoles et l'utilisation de variétés plus performantes.

La riziculture irriguée, à la différence des autres types de riziculture en Afrique de l'Ouest, est d'origine plus récente. Elle a été introduite au Sahel seulement pendant les périodes de la colonisation. Dans les années 1920 les autorités coloniales ont lancé de vastes opérations de riziculture irriguée dans les pays sahéliens (Dingkuhn et Miézan, 1992). La construction des barrages hydroagricoles après la sécheresse des années 73 ont permis aux Gouvernements de la sous-région d'envisager une intensification de cette riziculture, dans le cadre de leurs politiques respectives de sécurité alimentaire.

Une composante essentielle de cette intensification est l'introduction de la double riziculture. La double riziculture est en effet une option attractive parce que l'intensité du rayonnement solaire caractérisant les zones tropicales semi-arides telles que le Sahel, crée des conditions favorables pour une production abondante surtout en culture irriguée. Ainsi, des rendements de 9 à 12 t $ha^{-1}$ ont pu être obtenus en contre-saison en riziculture irriguée par au Sahel (ADRAO, document inédit, 1989; JICA, 1990; Dingkuhn et Miezean, 1992) par rapport aux rendements habituels de 3,5 à 5,5 t $ha^{-1}$.

A quelques rares exceptions près dont le Niger, la pratique de la double culture de riz au Sahel se heurte souvent à un problème de calendrier cultural qui ne peut être respecté par les paysans pour des raisons d'ordre organisationnel, climatique et technologique. Au niveau organisationnel, la mise en place des crédits pour le démarrage des campagnes, la disponibilité au moment opportun des équipements essentiels au niveau des parcelles pour l'exécution des travaux, constituent les contraintes majeures.

Sur le plan climatique, l'environnement thermique en contre-saison sèche présente des amplitudes de température diurnes très fortes, allant de températures minimales d'environ 10°C en début de saison à des températures maximales supérieures à 40°C en fin de saison; le froid constitue la contrainte essentielle, en ce sens qu'il affecte le cycle végétatif et la fertilité paniculaire du riz. En effet, le froid peut allonger de façon considérable le cycle des variétés de riz semées en contre-saison, et provoquer une stérilité paniculaire très importante chez des variétés de riz semées tardivement en hivernage (Dingle et Trinh, 1979; Godderis, 1987; Dingkuhn, 1992; ADRAO, 1993). Ainsi le cycle d'une variété comme I Kong Pao qui est d'environ 110 jours en hivernage, peut être prolongé jusqu'à plus de 140 jours en contre-saison chaude. La variation saisonnière du cycle d'une variété de cycle moyen comme Jaya, non sensible à la photopériode et en condition irriguée au Sahel, se situe entre 125 et 190 jours. Des stérilités paniculaires causées par la chaleur ont pu aussi être observées par endroits en fin de contre-saison chaude (Dingle et Trinh, 1979). Des vents secs tels que l'harmattan, qui coïncident souvent avec la phase végétative chez le riz planté en début d'année (contre-saison chaude), peuvent significativement réduire la température de l'eau (Rijks, 1973) et causer ainsi un retard de la floraison. Les paysans sont habituellement contraints d'utiliser des champs différents s'ils veulent faire deux cultures de riz dans l'année.

Au niveau technologique, l'absence de variétés tolérantes au froid et pouvant se caler dans la contre-saison (chaude ou froide) constitue la contrainte la plus importante. L'obtention de variétés productives, à cycle assez stable et prévisible qui permettrait de boucler une contre-saison sèche entière tout en offrant au paysan la possibilité d'organiser une campagne normale d'hivernage, contribuerait à la réalisation de la "vraie" double riziculture au Sahel sur la même. Pour la sélection de cultivars convenant à la double riziculture, la réponse des variétés aux variations de température sur le plan du développement est au moins aussi importante que la tolérance au stress de température. Aussi, ce projet se propose d'étudier la possibilité d'utiliser les paramètres thermiques qui déterminent le cycle du riz en conditions de basses températures, pour la création de cultivars productifs et à cycle court, pouvant être utilisées efficacement dans une stratégie de double riziculture en zone sahélienne.

La mise au point du modèle RIDEV (Rice Development) par l'équipe de recherche de l'ADRAO/Sahel a permis de se rendre compte que les constantes photothermiques sont associées à des comportements agronomiques liés aux saisons. Si leur identification a permis une bonne caractérisation du matériel génétique, leur étude, par contre, nécessite des dispositifs d'étude difficilement applicables en sélection: semis effectués tous les mois (pendant 12 mois) de tous les génotypes étudiés et poursuite des observations jusqu'à la fin du cycle végétatif.

C'est pour palier aux difficultés d'utilisation du modèle RIDEV pour le criblage variétal que nous avions décidé d'initier la présente étude. Elle mettra l'accent sur la possibilité d'utiliser les paramètres thermiques qui déterminent le cycle du riz en condition de basses températures, pour la création de cultivars productifs à cycle court pouvant être utilisés efficacement dans une stratégie de double riziculture en zone sahélienne. L'avantage est que toute notre expérimentation se déroule en condition naturelle (en plein champ) et non en phytotron. Les régressions porteront sur la durée en nombre de jours à partir du trempage (pour plus d'homogénéité) au stade de développement considéré (apparition foliaire ou floraison) avec la température moyenne journalière.

Les objectifs spécifiques visés sont les suivants:

- Mise au point d'une technique simple, rapide et fiable pour la détermination des constantes thermiques;
- Etude des relations entre les constantes photothermiques et l'adaptabilité à la riziculture irriguée au Sahel;
- Analyse génétique des constantes thermiques;
- Proposition de stratégies de sélection en vue de la création variétale.

Il ne s'agit pas d'une étude de la physiologie du riz, ni une étude sur la modélisation; il s'agit plutôt d'une utilisation des résultats à travers l'action des contraintes photothermiques en vue de caractériser du matériel végétal pour la sélection de variétés de riz irrigué adaptées à l'environnement sahélien.

Le chapitre suivant sera consacré à une synthèse bibliographique sur le riz et la riziculture irriguée au Sahel; dans le chapitre 3, nous allons décrire le dispositif expérimental que nous avons mis en place; le chapitre 4 sera consacré aux résultats et aux discussions et le chapitre 5 portera sur une discussion générale suivi dans le dernier chapitre d'une conclusion et des perspectives.

# II

# SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE : LE RIZ ET LA RIZICULTURE AU SAHEL

# 2-1 - CONNAISSANCE DE LA PLANTE

## *2-1-1. Origine du riz en Afrique de l'Ouest*

Le genre *Oryzae* comprend une vingtaine d'espèces dont deux seulement sont cultivées: *Oryza sativa* L. et *Oryza glaberrima* Steud. Ces 2 espèces se rencontrent en Afrique.

*O. glaberrima* (ou riz africain) est originaire de la boucle du Niger et s'est ensuite étendue vers les côtes: Guinée-Conakry, Guinée Bissau, Gambie, Sénégal. On assiste en ce moment à un recul de la culture du riz africain au profit du riz asiatique (Sié, 1991; Pham, 1992). La diffusion des génotypes issus de l'amélioration variétale, ne fut pas sans dommage pour les variétés appartenant à *O. glaberrima* malgré ses qualités indéniables, comme en témoigne cet extrait d'une publication de 1967: «il faut, dans toute cette région, accélérer l'élimination, déjà bien avancée, nous l'avons vu, des variétés d'*O. glaberrima* à grains rouges. Pour ce faire, la diffusion de semences de variétés d'*O. sativa* à grains blancs doit être un thème primordial de vulgarisation» (IRAT, 1967).

*O. glaberrima* a été utilisée dans cette région Ouest Africaine depuis environ 3000 ans (Portères, 1956). La riziculture était «primitive» et les efforts pour son développement ont été axés sur l'introduction d'*O. sativa* avec la technologie asiatique (Buddenhagen, 1978).

*O. sativa*, d'origine Asiatique fut introduite en Afrique de l'Ouest par les Portugais (Portères, 1956). Cette espèce est très largement répandue dans les régions tropicales et tempérées du monde entier: de 50° de latitude nord à 40° de latitude sud, et à des altitudes inférieures au niveau de la mer ou supérieures à 2.500 mètres. Cette diversité des conditions agroclimatiques se retrouve dans la région Ouest africaine; plusieurs conditions écologiques favorables à la culture du riz se rencontrent à l'intérieur d'un même pays. Il existe deux groupes d'*O. sativa (japonica* et *indica*) analogues à des sous-espèces qui se distinguent par de fortes associations morphophysiologiques.

*Indica* (Originaire de l'Asie Tropicale), est caractérisé par un fort tallage, des feuilles longues et fines, des grains longs et fins.

*Japonica* (Originaire de la zone tempérée et subtropicale de l'Asie): riz caractérisé par un tallage moyen, des feuilles assez courtes et fines, des grains courts et ronds.

En Afrique la diversité génétique d'*O. sativa* est maintenue de façon remarquable et la répartition géographique des groupes variétaux est étroitement liée aux types de cultures: forme *japonica* dans la zone forestière où est pratiquée la culture pluviale et forme *indica* dans la zone Soudano-Sahélienne associée à une riziculture aquatique au sens large. (Ghesquière et Miézan, 1982; De Kochko, 1987; Sié, 1991).

### *2-1-2. Caractère botanique*

Le riz est une plante annuelle à tige dressée en touffes, aux racines minces, fournies et peu profondes (Fig. 1). Ces tiges sont épaisses et creuses d'où leur nom de chaumes et possèdent des épaississements ou noeuds sur lesquels s'insèrent les feuilles; le nombre des feuilles est un caractère variétal. Ces dernières sont dépourvues de pétiole et enveloppent la tige à leur base par une gaine prolongée par le limbe dont les dimensions, la couleur et la pilosité sont un caractère variétal. La feuille qui émerge après toutes les autres, juste sous la panicule est appelée feuille paniculaire ou drapeau. L'articulation gaine-limbe présente 2 appendices: la ligule et l'auricule.

L'inflorescence est une panicule, sorte de grappe composée d'épillets et est portée par le dernier entre-noeud du chaume. Chaque épillet porte des glumes à la partie inférieure. Le grain est enveloppé par 2 glumelles intimement serties l'une à l'autre après la pollinisation. La réunion des 2 glumelles à l'extrémité supérieure de l'épillet forme le bec ou l'apex. La barbe ou aristation est le prolongement de la nervure centrale de la glumelle inférieure. Tout comme la feuille, les caractéristiques des épillets permettent de différencier les différentes variétés.

La fleur se compose de 6 étamines et d'un ovaire surmonté de 2 stigmates plumeux. Le fruit ou grain de riz est un caryopse à la base duquel se trouve la plantule composée de sa tigelle, sa radicule, sa gemmule et un cotylédon avec comme tissu de réserve l'albumen.

### *2-1-3. Croissance et développement du riz*

L'élaboration de la production chez les plantes fait intervenir une série de processus de croissance et de développement. L'importance du développement et de la croissance végétative a été reconnue par de nombreux auteurs. Il s'agit de deux processus distincts tout en étant très liés. La croissance peut être définie de plusieurs manières mais la définition la plus acceptable est l'accroissement permanente en volume. La croissance contribue à l'accroissement de la matière sèche (Wilhelm et McMaster 1995); elle se réfère à l'accumulation de la biomasse chez la plante entière ou de certains organes.

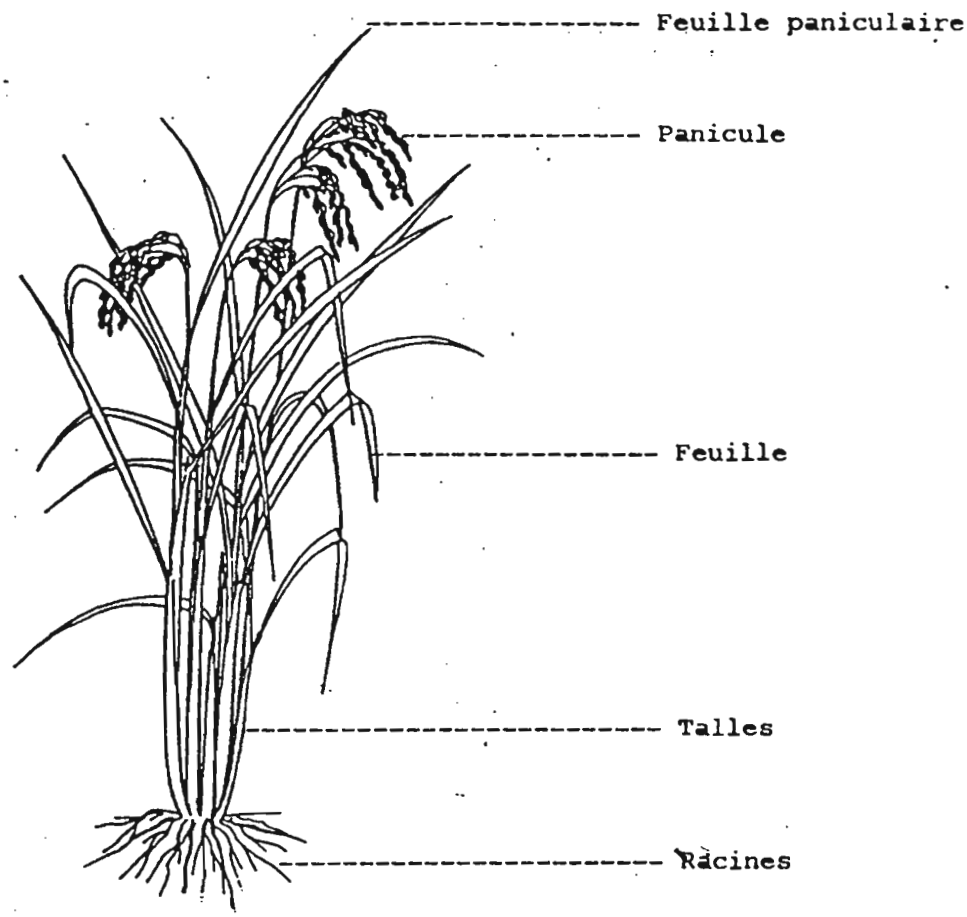



**Figure 1: Plant de riz**

Il est difficile de définir le développement car il inclut différentes étapes qui vont de l'initiation d'un organe (morphogenèse), sa différentiation et sa sénescence. Le développement serait le processus par lequel les plantes, les organes ou les cellules passent à travers des stades variés et identifiables durant leur vie (Wilhelm et McMaster 1995). Il se réfère au cycle de la plante en relation avec l'initiation des organes (Ritchie, 1993). Pour notre étude nous utiliserons la durée en nombre de jours après trempage.

La caractérisation du cycle de développement par des stades (levée, floraison...) ou par des phases successives délimitées par ces stades dépend également du type et du niveau d'étude (physiologique, agronomique) ainsi que de la culture considérée. Le cycle de développement peut être ainsi codifié par l'utilisation de diverses «échelles» qui permettent de numériser ces stades.

a). La phénologie du riz

Le terme 'phénologie' communément utilisé se réfère au progrès des plantes à travers des stades de développement identifiables (Summerfield *et al.*, 1991). Le déroulement du cycle dépend essentiellement du génotype et traduit un programme préétabli qui fixe la durée des différences phases en fonction des conditions du milieu. La réalisation d'une phase, c'est à dire le passage entre 2 états, est assimilée à un «parcours de développement» qui est équivalent à une distance nécessitant un certain temps pour ce parcours.

En général la croissance et le développement se déroulent de façon simultanée et sont affectés par les facteurs environnementaux et génétiques. La variation génétique au sein des cultivars est beaucoup plus évidente pour la durée du développement que pour le taux de croissance (Ritchie, 1993). De ce fait l'adaptation d'une plante à un environnement particulier est déterminée premièrement par les réponses de son développement aux facteurs environnementaux (Roberts *et al.*, 1993).

L'ontogenèse du riz est marquée par la germination, l'initiation paniculaire, l'épiaison, l'anthèse et la maturation des grains. Il s'agit d'une succession d'apparition et d'évolution d'organes. La structure de la plante évolue au cours de son ontogenèse. Au cours de celle-ci, la plante passe par une série ordonnée d'états ou de stades qui produit une structure identique à celle de départ. Le développement peut être mesuré par l'apparition séquentielle des feuilles ou phyllochrone (Dingkuhn et Miézan, 1992; Ellis *et al.*, 1993; Ritchie, 1993).

Le cycle semis-floraison est le facteur déterminant de l'adaptabilité à des environnements culturaux (Summerfield *et al.* 1991). La période séparant le semis à la

floraison est la plus importante pour l'étude de la phénologie. Bien que le développement de la culture à la floraison soit affecté par des facteurs tels la disponibilité en énergie, l'humidité, les nutriments et le stress hydrique, il est principalement contrôlé par la température et la photopériode (Ritchie, 1993).

La synchronisation de l'anthèse et des autres processus de reproduction au niveau des talles d'un même plant et sur l'ensemble d'une population n'étant jamais parfaite, l'anthèse est définie par convention comme le moment où elle est achevée ou en cours chez 50 % de la population de panicules (Yoshida, 1981). Par convenance, l'on utilise fréquemment la période allant du repiquage à l'anthèse (floraison à 50 %) ou à la maturité dans les études sur le thermopériodisme ou le photopériodisme (Dingkuhn et Miézan, 1992).

b) Le phyllochrone

La mise en place des organes (apparition) est rythmée par le phyllochrone et de nombreux résultats portent sur sa variabilité. L'importance de la terminologie du phyllochrone a nécessité la tenue d'un symposium aux USA en 1993 sur son concept, car très peu d'informations étaient disponibles, les sélectionneurs étant surtout préoccupés à sélectionner des cultivars précoces ou tardifs, les phyllochrones ont rarement fait partie de leurs préoccupations (Rickman et Klepper, 1995). Ce symposium a permis une certaine harmonisation des terminologies utilisées.

**Le phytomère**: il s'agit d'une description quantitative du développement de la plante, le noeud, l'entre-noeud), les feuilles, les bourgeons racinaires et les talles qui constituent les blocs de construction végétative de la plante (Rickman et Klepper, 1995). Cela peut se ramener chez le riz à l'ensemble noeud + feuille + entre-noeud (Nemoto *et al.*, 1995) et peut être assimilé selon Malvoisin (1984) au «phythomère végétatif» (Fig. 2); le «phythomère floral» étant, selon le même auteur, celui qui évolue en un ensemble épillet, noeud de rachis et entre-noeud de rachis. A l'épiaison, le nombre de phytomères végétatifs correspond au nombre final de feuilles et l'empilement des phytomères floraux représente l'épi.

**Le plastochrone**: c'est l'intervalle de temps entre la formation de phytomères successif s à partir de l'apex (Rickman et Klepper, 1995). La croissance végétative, selon Wilhelm et McMaster (1995), n'est qu'une addition des unités de phytomères successifs sur la tige.

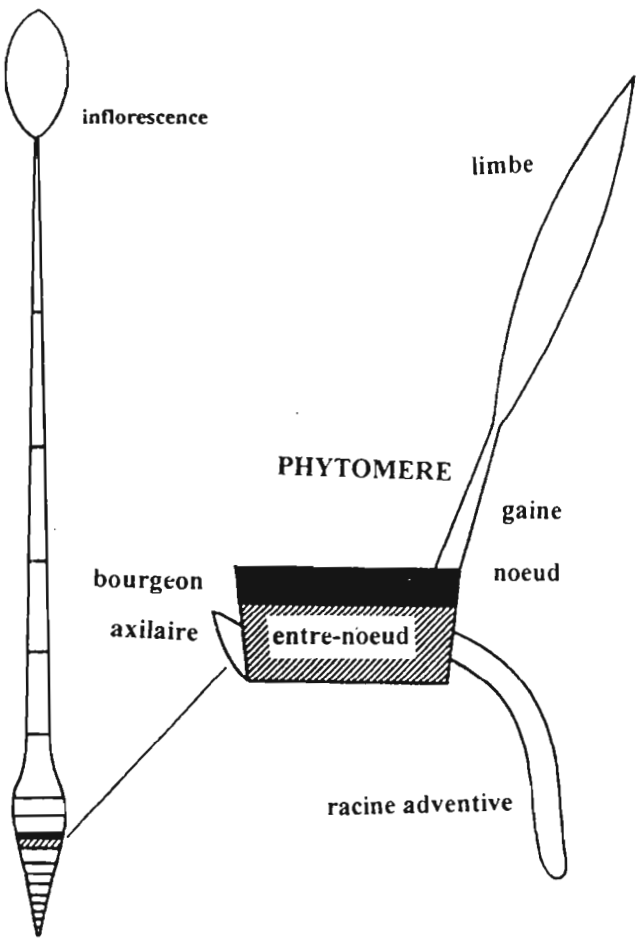



**Figure 2: Tige du riz basée sur le concept de phytomère. Le noeud, associé à la feuille, l'entre-noeud et le bourgeon axilaire constituent une unité de phytomère. (d'après Nemoto et al., 1995).**

**Le phyllochrone**: c'est l'intervalle de temps entre l'apparition visuelle du bout de la feuille et le déroulement du limbe des feuilles successives. Le plastochrome et le phyllochrone ont le même intervalle chez le riz (Rickman et Klepper, 1995). Cet intervalle entre ces événements, peut être mesuré en durée (heures ou jours), en unité thermale (degré.jour) ou en effectuant la moyenne des mesures (Wilhelm et McMaster, 1995).

La température, l'intensité de la lumière, la durée du jour, la nutrition et l'humidité sont des facteurs environnementaux qui influent sur le phyllochrone du riz en plus de la nature génétique (Ellis *et al.*, 1993; Nemoto *et al.* 1995; Wilhelm et McMaster, 1995). Le phyllochrone diminuerait avec la température, l'intensité lumineuse et la nutrition, par contre augmenterait avec la densité (Nemoto *et al.*, 1995). Slafer et Rawson (1994) ont trouvé des résultats similaires sur le blé pour ce qui concerne les effets de la température.

c). Modèle de développement de Malvoisin (Malvoisin, 1984; Rickman et Klepper, 1995)

Malvoisin (1984) a mis en évidence, sur blé, des relations entre l'activité de croissance sous-apicale et une activité organogenèse apicale. Selon cet auteur, une plante est composée d'un empilement d'organes; chaque organe suit un programme morphogénétique propre et c'est un jeu de corrélations, lui-même en mouvance, qui assure à l'ensemble un mouvement intégré (Fig. 3). Le parcours du semis à l'épiaison peut être scindé en 3 périodes:

.la «*période juvénile*» (*S-A1*) qui correspond à la 1ère période au rythme d'initiation lent (du semis à l'apparition des premières ébauches d'entre-noeuds). C'est pendant cette période que se créent les phythomères végétatifs (3 phytomères sont cependant déjà présents dans l'embryon);

.la «*période transitoire*» (*A1-C*) au rythme d'initiation rapide qui se termine par l'initiation du dernier phytomère, correspondant au futur épillet terminal. Elle correspond à la mise en place des phytomères floraux qui forment l'épi (tallage herbacé de la plante).

.la «*période florale*» (*C-E*) ou chaque bourgeon évolue «floralement» jusqu'à la fécondation.

3 informations sont utilisées pour tracer la courbe de la Fig. 3: (1). la valeur du phyllochrone en d.j, (2). la date de semis (*S*) et les dates d'apparition des stades *A1* (premières ébauches d'entre-noeud), *C* (épillet terminal) et *E* (épiaison) permettant de scinder le parcours en 3 périodes: juvénile (*S-A1*), transitoire (*A1-C*), florale (*C-E*). (3), le

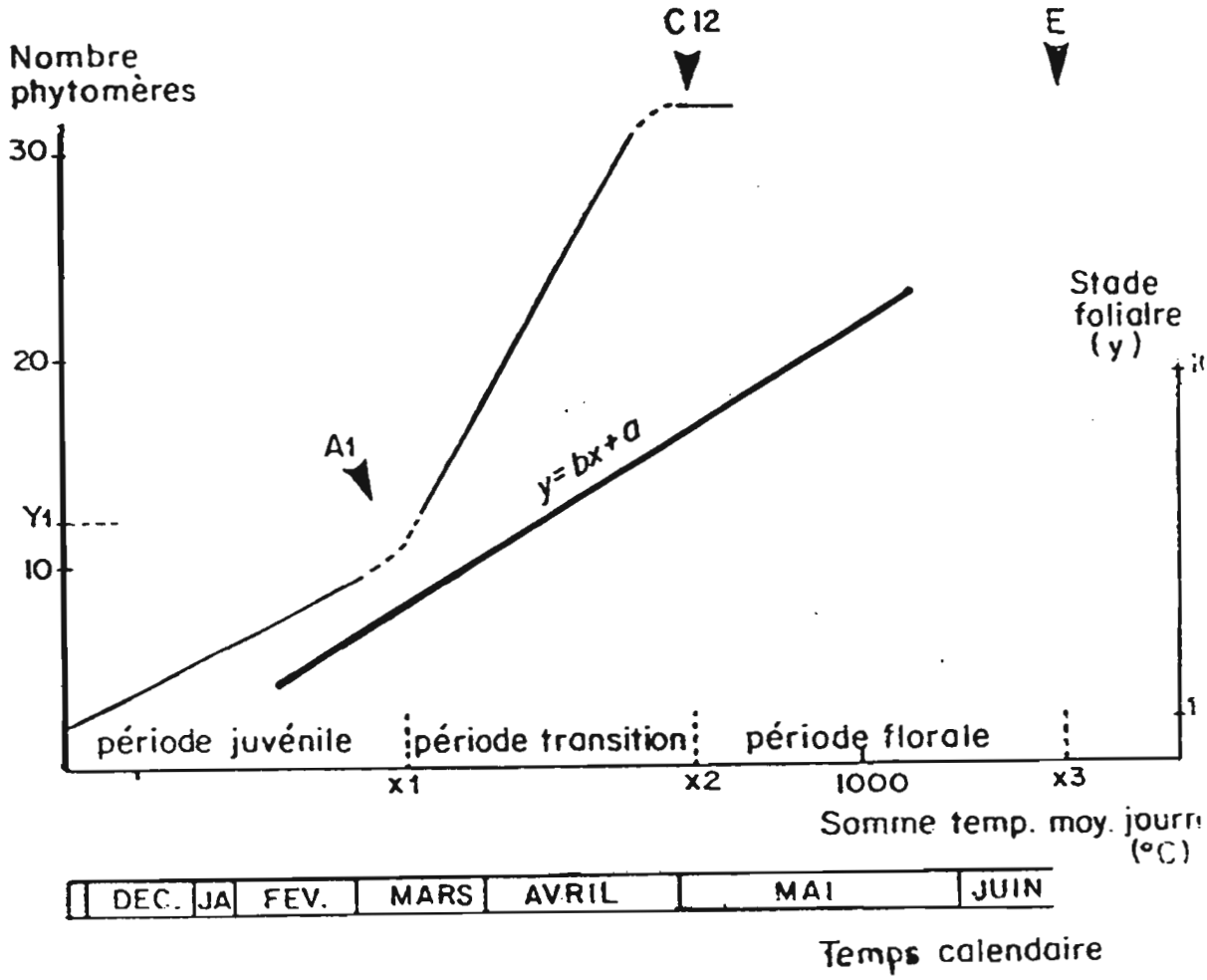



**Figure 3: Présentation schématique d'un parcours semis-épiaison.**

*Thermochrone (phyllochrone) = 1/b*

*Nombre de feuilles sous population majoritaire = Y1*

*Dates apparition stades* *A1 = x1 (apparition des premières ébauches d'entre-noeud)*

*C12 = x2 (3 ébauches d'anthère sur la 1ère fleur du 1$^{er}$ étage).*

*E = x3 (épiaison)*

(d'aprés Malvoisin, 1984).

nombre final de feuilles. On peut résumer les 3 stades en phase végétative (*phase juvénile*) et en phase reproductive (*phase transitoire + phase florale*).

d). Modèle de développement du riz (Yoshida, 1981; Vergara et Chang, 1985)

Le modèle précédent peut s'appliquer au riz avec une phase végétative, une phase reproductive. Roberts et Summerfield (1987) ont divisé la période qui va du semis à la floraison en 3 phases: la phase pré-inductive, inductive et post-inductive. Les plantes sont sensibles à la photopériode seulement au cours de la phase inductive. Vergara et Chang (1985) décrivent la phase pré-inductive comme étant la phase végétative de base, en anglais «basic végétative phase» (*BVP*), et la phase inductive comme étant la phase de sensibilité à la photopériode ou «photoperiod-sensitive phase» (*PSP*). Ces 2 terminologies sont largement utilisées pour décrire la réponse du riz à la photopériode (Chang *et al.*, 1969; Chang et Li, 1979; Fernandez *et al.*, 1980; Angus *et al.*, 1980; Yoshida, 1981 Vergara et Chang, 1985, Yin, 1996). La *BVP* et la *PSP* constitue la phase végétative et la phase post-inductive correspond à la phase reproductive (Fig. 4).

La transition de la *BVP* à la *PSP* peut être rapide chez le riz. La durée de cette transition peut être estimée à partir de la réponse de plantes exposées à des photopériodes inductives à plusieurs dates après le semis (Mimoto *et al.*, 1989; Yin, 1996). La *PSP* prend fin à l'initiation de la panicule et la période comprise entre l'initiation paniculaire et la floraison est constante, la longueur de la *BVP* d'un cultivar est déterminée en retranchant 35 jours du nombre de jours séparant le semis à la floraison sous une photopériode optimale (Chang *et al.*, 1969; Yoshida, 1981; Vergara et Chang, 1985). Elle varie beaucoup avec les cultivars et serait plus longue chez les cultivars appartenant au groupe *indica* que chez les cultivars du groupe *japonica* (Yin, 1996). Selon Mimoto *et al.*, (1989) le nombre de feuille à la fin de la *BVP* varie peu sous l'effet de la température pour une variété donnée.

La *PSP* va de la fin de la *BVP* au début de l'initiation de la panicule. Cette dernière débute 35 jours environ avant l'épiaison (Yoshida, 1981); Les coupes histologiques ont permis d'identifier la fin de la *BVP* qui correspondrait au début de l'élongation de la 4$^{ème}$ feuille à partir du sommet de la tige. Selon Nemoto *et al.*, (1995) le développement de l'inflorescence chez le riz est coordonné avec l'émergence des feuilles de la manière suivante:

1. L'initiation des bractées est corrélée avec la formation de la 3$^{ème}$ feuille sous la feuille paniculaire.

2. L'initiation des rachis est corrélée avec celle de la 2$^{ème}$ feuille sous la feuille paniculaire.

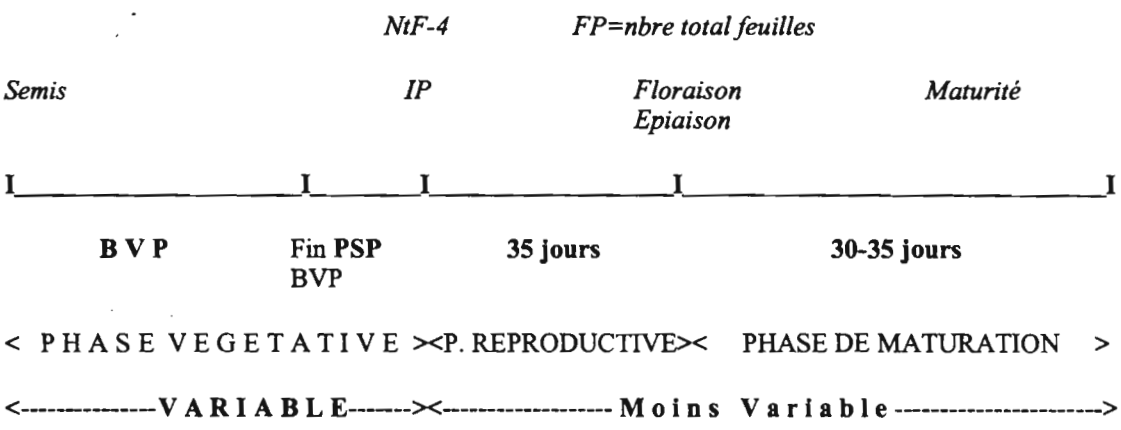



**Fig. 4:** Rappel de la phénologie du riz (adapté par Yoshida, 1981; Vergara et Chang, 1985)

3. L'initiation des pièces florales est corrélée avec celle de la feuille en dessous de la feuille paniculaire.

4. La méiose se produit quand la feuille panicualire est entièrement déroulée.

En résumé, nous pouvons dire que la *BVP* correspond au cycle semis-floraison le plus court diminué de 35 jours (représentant la durée «initiation paniculaire-floraison»). Le nombre de feuilles sur la tige principale à la fin de la *BVP* étant pratiquement stable (Yin, 1996); le nombre de feuilles à la fin de la *BVP* serait équivalent au nombre total de feuilles sur la tiges principale - 4 feuilles pour le cycle le plus court. Pour les mêmes périodes, l'*IP* va correspondre au nombre total de feuilles - 3 feuilles.

## 2-2. EFFETS DE LA TEMPERATURE ET DE LA PHOTOPERIODE SUR LE DEVELOPPEMENT

La vitesse de développement d'une culture gouverne la durée de la phase végétative, laquelle détermine la durée de la phase reproductive et a souvent des effets importants sur le cycle. Réamur, dès 1735, suggérait que la durée d'un état de développement serait liée à la température et pouvait être prédite par l'utilisation des sommes de températures moyennes journalières de l'air (Wang, 1960).

### *2-2-1. Développement et température*

Le riz est une plante thermophile adaptée aux régions tropicales humides. La riziculture a pris pied dans des environnements thermiques d'une remarquable diversité: zone tempérée, régions tropicales de haute altitudes, zones tropicales et subtropicales semi-arides. Dans le milieu Sahélien, l'amplitude des variations diurnes et saisonnières de

la température entrave l'établissement des plants et la croissance végétative, réduit la fertilité, retarde la maturation du riz (Dingkuhn et Miézan, 1992).

Le développement d'une culture est d'abord affecté par la température et peut être modifié par d'autres facteurs comme la photopériode. Tous les auteurs s'accordent sur la nécessité de tenir compte de l'effet de la température sur le taux de développement. Certains auteurs s'en tiennent à la moyenne de la température journalière (Chang et Vergara, 1971, Stewart et Langfield, 1971), d'autres privilégient la température diurne (Roberts et Summerfield, 1987; IRRI, 1977). D'autres encore tiennent à souligner l'importance des températures diurnes et nocturnes (Robertson, 1968; Coligado et Brown, 1975; Yin, 1996).

L'utilisation de la régression linéaire du taux de développement sur la température moyenne permet de déterminer les constantes spécifiques génotypiques (Summerfield *et al.*, 1992).

Cette relation linéaire est à la base du raisonnement qui a conduit à l'utilisation, des sommes de température pour caractériser les parcours de développement entre différents stades (Durand *et al.*, (1982) cités par Bonhomme, (1992).). Mais il faut signaler que cette relation peut aussi être de type bilinéaire ou non linéaire (Rickman et Klepper, 1995).

a). Les sommes des températures

Plusieurs synonymes ont été utilisés pour la prédiction de la durée de croissance des plantes. On peut citer les termes comme 'Degré.jours' (°C.J) ou Growing Degree Days en anglais (GGD); les 'Unités de chaleur', les 'sommes de chaleur'; les 'unités thermales' ou 'Thermal Time' (TU en anglais) (Ritchie, 1993). Tous ces termes sont utilisés pour caractériser les parcours de développement entre les différents stades selon Durant *et al.* (1982) cités par Bonhomme, (1992).. L'approche la plus simple consiste à calculer la somme des températures moyennes journalières [somme($T_{moy}$)] pour une phase de développement donnée, par exemple du semis à l'anthèse (*f*). L'on parvient à un résultat identique si l'on prend le produit de *f* (en jours) par la moyenne de *T* (en °C) sur cette période, exprimée en degrés-jours (dj). Selon le génotype et la saison ou le site, les unités de chaleur cumulatives peuvent être d'environ 1000 à 3000 dj pour la période *f* (Yoshida, 1981).

Le concept de 'somme de température' ou de 'thermal time' a souvent été considéré comme la sommation d'unités de chaleur mais cette terminologie semble inappropriée car c'est bien la température qui est mesurée et non la chaleur. Le parcours de

développement est calculé comme la somme de la température moyenne journalière au-dessus d'une température de base ($T_{base}$) donnée (Monteith, 1981). Par ailleurs, les besoins en *TU* pour la floraison du riz varient considérablement d'une région à l'autre (IRRI, 1977; Rice Photothermal Ecology Research Group (RPERG), 1978 cité par Yin, 1996; Yin *et al.*, 1996a).

b). La température de base

La température de base ($T_{base}$) d'un génotype est la température à laquelle et en dessous de laquelle il n'y a pas de progression en direction d'une phase du développement (par exemple l'anthèse). A $T_{moy} = T_{base}$, $f$ s'étendrait infiniment (Dingkuhn et Miézan, 1992).

La température de base chez les plantes non photopériodiques doit être modifiée pour prendre en compte l'influence de la photopériode sur la température de base chez les génotypes sensibles. Summerfield *et al.* (1992) proposent une formule simplifiée qui consiste à se servir dans l'équation de la réciproque $1/f$ au lieu de $f$. La relation

$1/f = a + b \times T$ approche de très près la réalité avec $T_{base} = -a/b$ et $T_{som} = 1/b$.

$T_{som}$ correspond au parcours du développement, les variables a et b sont des constantes génotypiques.

La $T_{base}$ a toujours été désignée de façon arbitraire dans la plupart des applications de l'approche du parcours de développement. C'est le cas par exemple du système agricole canadien le 'Growing Degree Days' où la température de base chez le maïs et le haricot, deux plantes originaires des latitudes tropicales, est estimée à 10°C Dingkuhn et Miézan, (1992) signalent une corrélation positive entre $T_{base}$ et $T_{som}$ pour le riz cultivée en condition irriguée au Sahel. Une faible $T_{base}$ donne lieu à un cycle stable contrairement à une $T_{base}$ élevée. La corrélation est négative entre $T_{base}$ et $T_{som}$. Si $T_{base}$ est faible, le cycle est stable et si $T_{base}$ est élevée, le cycle est variable.

c). La température optimale

La température optimale ($T_{opt}$) est la température à laquelle le taux de développement vers la floraison est maximal. Elle varie selon les espèces et les stades de développement et peut être influencée par la photopériode pour un génotype donné (Ellis *et al.*, 1988).

### *2-1-2. Développement et photopériode*

Il y a une différence variétale pour le stade végétatif durant lequel les plantules réagissent à l'effet de la durée du jour. La période où ces plantules sont insensibles à la photopériode est connue sous le nom de phase juvénile. En fait pour un génotype donné, la réponse à la photopériode varie avec le nombre de feuilles sur la tige principale (ou brin maître) au début du traitement photopériodique (Inada, 1993).

Le problème qui concerne l'interaction possible entre les effets de la température et le photopériodisme est certainement l'aspect le plus complexe ou le moins compris (Dingkuhn et Miézan, 1992). La sensibilité à la photopériode par contraste avec la sensibilité thermique, se manifeste après une 'phase végétative de base' (*BVP*) de longueur non inductive, soit 10 à 85 jours (Vergara et Chang, 1985) selon les cultivars. Cette phase '*juvénile*' où le riz est insensible à la photopériode, est encore appelée phase '*pré-inductive*' (Summerfield *et al.* 1992). La période de sensibilité à la photopériode se situe au moment de la différentiation de l'apex. La *PSP* est le stage de croissance indicatif de la sensibilité du riz à la photopériode. La *PSP* varie de 0 à 30 jours chez les cultivars insensibles à la photopériode et plus de 31 jours chez les sensibles (Vergara et Chang, 1985).

Le riz est sensible à la photopériode; c'est une plante à jours courts. Les traitements à jours longs peuvent retarder la floraison ou l'empêcher (Vergara et Chang, 1985). Les cultivars du riz se caractérisent par une forte variabilité pour leur sensivité à la photopériode. Les Fig. 5a et 5b illustrent cette variation qui va de très sensible à presque insensible. Le phytochrome est le photorécepteur permettant aux plantes de sentir le début et la fin d'une photopériode et donc de mesurer la longueur du jour: il s'agit d'un pigment présent sous deux formes qui absorbent soit le rouge clair soit le rouge lointain (Heller, 1985).

Sur la base de la *BVP* et de la *PSP* la réponse variétale à la photopériode peut être classée en 4 types de réponse illustrée dans la Fig. 5c. La transition de la *BVP* à la *PSP* n'est pas bien connue; il se peut qu'elle se fasse de façon «brusque» ou de façon graduelle. La *PSP* est déterminée en soustrayant le «cycle minimum» d'un cultivar du «cycle maximum» de ce même cultivar obtenus sous un éclairement de 10 et 16 heures respectivement (Vergara et Chang, 1985).

La longueur du jour varie de façon rythmique au cours d'une même année et suivant la latitude. Dans des localités situées à la même latitude la longueur du jour au cours de la campagne agricole peut différer en raison des dates de semis. Dans l'hémisphère Nord, les jours les plus longs sont en Juin alors que les jours les plus courts

a

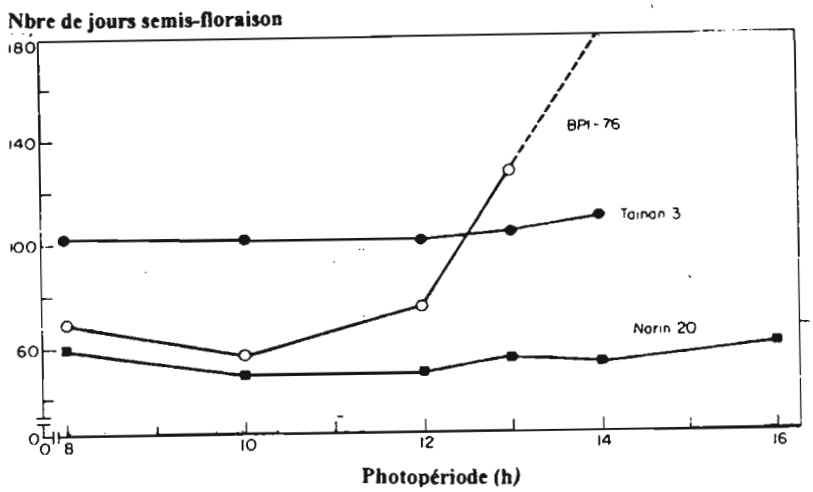



**Figure 5a: Courbes de réponse de 3 types de cultivars de riz. (d'après Vergara et Chang 1985).**

b

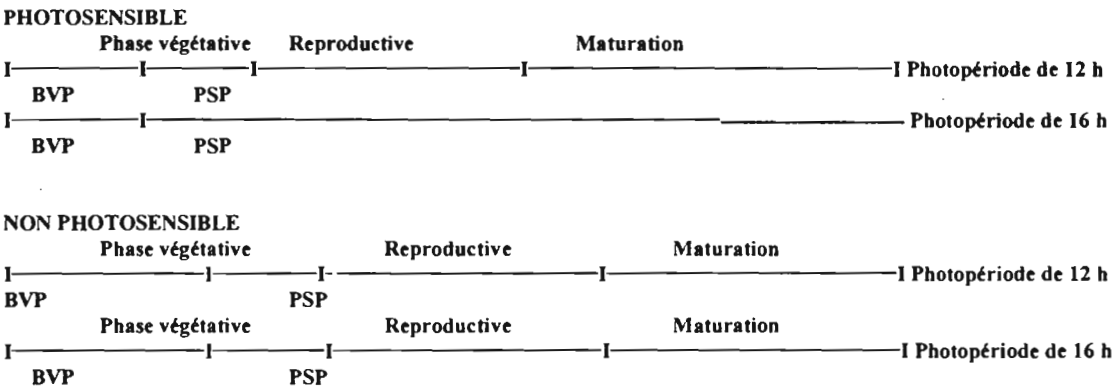



**Figure 5b: Phases de croissance et réponses typiques de variétés de riz photosensibles et non photosensibles.**
*BVP= phase végétative de base, PSP = phase photopériode sensible.*
(d'après Vergara et Chang, 1985).

c

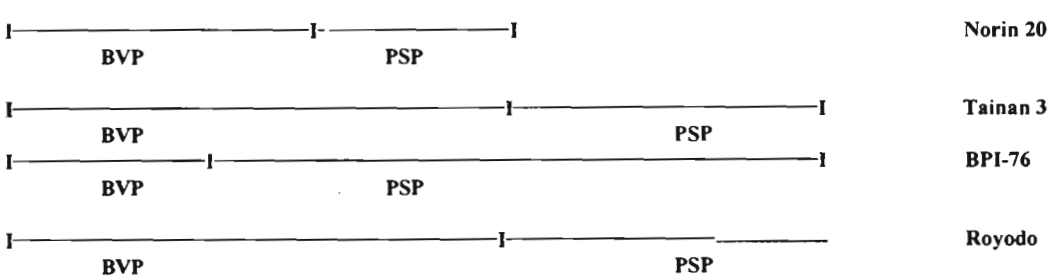



**Figure 5c: 4 types de réponse variétale à la photopériode: BVP=phase végétative de base, PSP=phase photopériode sensible.**
(d'après Vergara et Chang, 1985).

sont en Décembre. Cette observation permet de tester l'effet de la photopériode dans un essai «dates de semis».

Sous les tropiques où le riz peut être cultivé toute l'année en présence d'une alimentation en eau suffisante, la sensibilité à la photopériode peut être un handicap. Durant la contre-saison où la durée du jour croît progressivement en début du cycle, les cultivars photosensibles ne sont pas économiques car ils allongent beaucoup leur cycle.

La première différence dans le développement entre 2 génotypes d'une même espèce se situe au niveau de la longueur de la phase végétative. Cette variation peut résulter de la différence génotypique, de la sensibilité à la photopériode. La photopériode et la température modulent toutes les deux la mise à fleur d'un génotype donné, il est important de quantifier de la même manière la réponse à chacun de ces facteurs.

Selon (Summerfield *et al.*, 1992) le taux de progression vers la floraison est illustré par une réponse linéaire plane:

$$1/f = a + bT + cP$$

T est la température moyenne journalière en °C,

P est la photopériode en heures par jour (h.j-1) et

a, b et c sont des constantes spécifiques au génotype.

***c*** ayant une valeur négative chez les jours courts comme le riz; ***c*** est positif chez les plantes à jours longs et ***b*** est toujours positif; on peut noter que la photopériode critique et la température sont inversement proportionnelles, autrement quand la température augmente, la photopériode critique diminue (Summerfield *et al.*, 1992).

Cette équation, modèle additif photothermal peut être appliquée aux plantes de jours courts comme aux plantes de jours longs (Ndiaye, 1995).

## 2-3 . DIFFÉRENTS TYPES DE MODÈLES DE SIMULATION DU DEVELOPPEMENT

Le modèle de simulation (ou modèle de fonctionnement) d'une culture est un ensemble de relations mathématiques qui permet de rendre compte, de façon simplifiée, du fonctionnement d'une culture dans un milieu donné. Il comporte donc un ensemble de variables d'entrée (variables climatiques par exemple), de paramètres relatifs aux différents processus (dont certains dépendent des espèces et des génotypes), et de variables de sortie (production, consommation de différents éléments).

Nous avions vu plus haut que l'adaptation d'une culture à un environnement particulier est premièrement déterminée par les réponses de son développement à des facteurs environnementaux.

Les modéles de simulation de la croissance sont nombreux à être utilisés pour appuyer la recherche en plein champ et la vulgarisation (Penning de Vries *et al.*, 1989). La modélisation de la phénologie est aussi importante que la modélisation du taux de croissance en vue de prédire la productivité. En dehors de ce besoin apparent, une bonne prédiction sous diverses conditions environnementales reste un problème pour les modélistes (Yin, 1996).

Les chercheurs ont quantifié le développement de la plante en réponse à la température il y'a plus de 200 ans (Yoshida, 1981). C'est Réamur qui est à l'origine de l'utilisation du concept d'unité thermique (*TU*) pour prédire le développement d'une plante depuis 1735 (Chang et Vergara, 1985). Ce concept suppose que les plants ont besoin d'une somme de températures fixe pour compléter une phase de développement. Cette affirmation implique que le taux de développement (*DR*) exprimé par l'inverse de la durée en jours à une phase donnée est une fonction linéaire de la température (Ellis *et al.* 1990).

Plusieurs auteurs ont fait appel à ce type de modèle pour prédire la floraison de plusieurs cultures, (Bonhomme *et al.*, 1994, Ritchie *et al.*, 1987, Penning de Vries *et al.*, (1989). Cette méthode est mieux adaptée aux cultivars précoces qu'aux tardifs (Yin, 1996). Ces modèles ont pour nom CERES de Ritchie *et al.*, (1987), MACROS de Penning de Vries *et al.*, (1989), etc...

Cette approche a été enrichie par l'apport de la photopériode [Nuttsonson (1948); Roberts et Struckmeyer (1938)] cités par Yin, (1996). Selon ces auteurs, en multipliant le nombre d'unités photothermiques (*PTU*) par la moyenne de la durée de la longueur du jour durant la période d'observation permet d'obtenir une valeur plus constante d'une station à l'autre que si l'on s'était contenté seulement des TU. Bien que ces 2 méthodes soient attractives (*TU* et *PTU*) en raison de leur simplicité, elles sont fondées sur des bases empiriques et non physiologiques. En plus, la relation entre le *DR* et la température ou la photopériode peut ne pas être linéaire (Franquin, 1974; Angus et Zandstra, 1980; Yoshida, 1981; Rickman et Klepper, 1995; Vaksmann *et al.* 1996; Yin, 1996).

Le 2$^{ème}$ type de modèle développé est basé sur une relation non linéaire [Ferguson (1958); Angus et Zandstra (1980), Horie (1994); Loomis et Connor (1992)]. Robertson (1968) utilise une équation quadratique pour décrire les effets non linéaires de la température et de la photopériode sur le *DR* du blé (*Triticum aestivum* L.). Ce dernier est

le seul à avoir tenu compte séparément de la température nocturne et diurne. Coligado et Brown (1975) considèrent les températures diurnes comme une variable séparée du modèle de développement chez le maïs. Toutefois ils affirment que les effets non linéaires de la température et de la photopériode sur *DR* sont additifs plutôt que multiplicatifs. Dans les modèles sommaires élaborés par le Centre de recherche agrobiologique (CABO) des Pays-Bas, l'on suppose une réponse non linéaire du taux de développement à la température moyenne (Dingkuhn et Miézan, 1992).

Summerfield *et al.*, (1987) et Summerfield *et al.*, (1991) présentent une philosophie différente sur la modélisation des effets de la température et de la photopériode sur le *DR*. Ils affirment (sur la base d'une gamme variable d'environnements) que ce sont les températures moyennes journalières qui contrôleraient le développement des plantes jusqu'à la floraison plutôt que l'effet spécifique de la température diurne ou de la température nocturne. Ils indiquent que si les données en jours pour la floraison étaient transformées en taux de développement, c'est à dire l'inverse du nombre de jours pour la floraison, les effets de la température et de la photopériode sur le développement deviennent linéaires et non interactifs (dans la fourchette de températures comprises entre la $T_{base}$ et la $T_{opt}$). Ce modèle additif s'est montré utile pour prédire la date de floraison chez plusieurs plantes annuelles (Summerfield *et al.*, 1992; Ellis *et al.*, 1994).

Au Sahel, la variation du cycle végétatif du riz irrigué pose de sérieux problèmes d'organisation en vue de l'intensification de la culture. Les effets phototermiques sur la phénologie ont été analysés en vue de la mise au point d'outils de simulation utilisables en amélioration des plantes et en systèmes de culture: c'est le modèle RIDEV basé sur les concepts de la somme des unités thermales et la réponse linéaire du taux de développement avec un niveau de réponse supérieur ($T_{opt}$) et un niveau inférieur ($T_{base}$) (Dingkuhn et Miézan, 1995; Dingkuhn *et al.*, 1995). Le photopériodisme est modélisé à partir d'une pente (*CPP*) et la *BVP*. Le photopériodisme et le choc de repiquage agissant comme des facteurs modifiant les besoins en unité de chaleur ($T_{som}$), ils auront de ce fait, des effets importants sur le cycle avec les basses températures qu'avec les températures élevées.

$T_{base}$, $T_{opt}$, $T_{som}$, *CPP* et *BVP* sont considérées comme des constantes génotypiques et sont calibrées par optimisation. Les données de températures journalières pour le modèle correspondent à la température «physiologique» ($T_{phys}$) au niveau du point de croissance. $T_{phys}$ dépend de la submersion du point de l'apex, des données de la température de l'eau, de la température diurne. Les températures diurnes en dehors de la frange comprise entre $T_{base}$ et $T_{opt}$ ne sont pas considérées.

La température moyenne de l'eau est inférieure à celle de l'air, particulièrement: lorsque les indices foliaires sont forts et les jours où l'air est très sec. L'importance de la température de l'eau dans le rythme de développement n'est prise en compte dans aucun des modèles de croissance de riz existants, pourtant le point de croissance du riz irrigué se trouve submerger jusqu'au moment de l'élongation de l'entre-noeud (Dingkuhn et Miézan, 1992). Lorsque les amplitudes thermiques sont fortes ou lorsque la durée du jour est courte, la température moyenne de l'air est proche du minimum que du maximum. Les températures minimales en dessous de 18 °C à la montaison entraînent une stérilité presque totale et un retard de l'épiaison. L'Annexe III illustre le diagramme du modèle RIDEV.

L'utilisation de ce modèle a permis de se rendre compte que certaines constantes photothermiques sont associées à des comportements agronomiques liés aux saisons:

les types précoces avec une faible plasticité (cycle très variable) ont un bon comportement en contre saison et les cycles moyens avec une faible plasticité en hivernage. Les types précoces avec une bonne plasticité (cycle peu variable) ont un bon comportement pour les 2 saisons. Ce modèle a permis de mettre à la disposition du personnel d'encadrement un instrument remplissant 3 rôles essentiels:

a) prédire la phénologie et le cycle végétatif pour n'importe quel cultivar de riz, la date de mise en place de la culture et le site;

b) donner la probabilité de la stérilité paniculaire (cause majeure de la variation des rendements) occasionnée soit par le froid ou la chaleur;

c) suggérer un calendrier cultural agronomiquement approprié basé sur les technologies disponibles sur place.

Les constantes photothermiques ainsi identifiées permettent une bonne caractérisation du matériel génétique mais elles ont l'inconvénient de nécessiter des dispositifs d'étude difficilement applicables en sélection: semis tous les mois pendant 12 mois de tous les génotypes étudiés d'une part et d'autre part de poursuivre les observations jusqu'à la fin du cycle végétatif. Notre étude tout en se plaçant dans la dynamique du modèle RIDEV se propose d'étudier les réponses thermiques exactes pour les différents processus et stages de développement en vue d'identifier des paramètres pour le criblage variétal et l'amélioration variétale qui ne nécessite pas un cycle entier de culture.

## 2-4 - SITUATION VARIÉTALE DE LA RIZICULTURE IRRIGUÉE AU SAHEL

### *2-4-1. Le milieu*

Le Sahel est souvent appréhendé sous l'angle des frontières politiques. A cet égard, le CILSS (Comité Inter-Etats de Lutte contre la Sécheresse au Sahel) regroupe neuf pays dont l'agriculture est exposée au déficit hydrique: Burkina Faso, Cap-Vert, Gambie, Guinée-Bissau, Mali, Mauritanie, Niger, Sénégal et Tchad (CILSS, 1991). Plusieurs pays (en majorité non francophone) ayant un environnement sahélien n'en sont pas membres: Nigeria et Cameroun (qui englobent une portion du bassin du lac Tchad), Soudan, Ethiopie et Somalie (Dingkuhn et Miézan, 1992).

D'un point de vue agro-écologique, le Sahel, zone de transition entre le désert du Sahara et la savane guinéenne, comprend des savanes soudaniennes et des savanes herbeuses (Buddenhagen, 1978). Il se caractérise par un régime pluviométrique monomodal, avec des maximums en Août (Sivakumar et al., 1984 et 1987). La hauteur annuelle des précipitations se situe entre 100 et 800 mm, ce qui ne suffit pas pour la riziculture pluviale qui est impossible ou des plus aléatoires.

Avant la colonisation on pouvait recenser dans ces régions 4 types de riziculture aquatique correspondant à 4 types variétaux (IRAT, 1967):

1- Les variétés dressées précoces de culture inondée surtout cultivées sur les bordures des vallées inondées. Le caractère hydromorphe est dû aux crues et à l'accumulation des eaux de ruissellement. En général l'inondation est de courte durée.

2- Les variétés dressées de saison, cultivées dans des zones topographiquement plus basses que celles des variétés précédentes. Elles sont soumises à des lames d'eau de 50 à 80 cm. L'on y rencontre les espèces O. sativa du groupe indica et O. glaberrima.

3- Les variétés dressées tardives sont surtout adaptées aux régimes hydriques des rivières. Elles sont fortement photosensibles, de paille très haute. Les espèces sont identiques à celles des variétés dressées de saison.

4- Les variétés flottantes dont la croissance est capable de suivre la crue et de rester émergées malgré les lames d'eau impressionnantes (3 m) par élongation des entre-noeuds; contrairement aux séries précédentes, nous avons la prédominance de l'espèce O. glaberrima.

Les paysans utilisaient surtout les cultivars appartenant à l'espèce O. glaberrima. Les premiers sativa qui ont fait leur apparition dans la région soudanienne ont reçu le nom de «Kounsourou» en bambara ce qui veut dire «qui courbe la tête» en désignant la panicule retombante chez O. sativa par opposition à la panicule dressée de l'espèce O. glaberrima (Sié, 1991). Le semis était effectué à la volée sans apport d'engrais. Le désherbage était effectué à la demande.

### *2-4-2. La riziculture irriguée au Sahel*

La riziculture irriguée, à la différence des autres types de riziculture en Afrique de l'Ouest, est d'origine plus récente. Elle a été introduite au Sahel pendant les périodes de la colonisation. Selon Carpenter (1978) il faut attendre 1920 pour voir le développement de la riziculture irriguée en Afrique.

Dans les années soixante, les paysans utilisaient pour la plupart des cultivars photosensibles à paille longue, donnant de faibles rendements comme Ségadis (origine Indonésie, 135 j), H 15-23 DA (Sénégal, 145 j), D52/57 (Guyanne, 150j), D9/9, L5-26, Gambiaka Kokum (155 j), BH2 ou IRAT 14 (165 j), DK3 (165 j) toutes du Mali. (Sié et Miézan,1995)

La sécheresse des années 70 a contraint la plupart des pays du Sahel à développer l'irrigation en vue d'intensification de la culture. Ainsi des aménagements ont vu le jour et confiés en gestion à des sociétés de Développement comme l'Office du Niger au Mali, la SAED (Société d'Aménagement et d'Exploitation du Delta) au Sénégal, la SONADER (Société Nationale de Développement Rural) en Mauritanie, l'ONAHA (Office National des Aménagements hydro-agricoles) au Niger, la Vallée du Kou au Burkina, les Casiers de Bongor et Polders du Lac au Tchad et la SEMRY (Société d'Expansion et de Modernisation de la Riziculture de Yagoua) au Nord Cameroun. Toutes ces sociétés ont joué un rôle important en matière de recherche appliquée ce qui a permis d'obtenir des résultats très appréciables tels que l'introduction de la houe rotative chinoise et du repiquage (Vallée du Kou), et l'introduction de la double culture (Niger, Vallée du Kou) etc... (Sié et Miézan,1995).

Cette époque est marquée par la diffusion progressive de variétés à paille courte, suite à l'amélioration hydrique en vue d'intensification de la culture; ce sont par exemple: IR 8, I Kong Pao, Taïchung Native 1 (TN1), IR269, Jaya (Touré, 1978; Traoré, 1978).

Les paysans Sahéliens ont progressivement abandonné les cultivars photosensibles, à paille haute et à faible rendement au profit des variétés améliorées à paille courte suite, à

l'amélioration de l'alimentation hydrique qui ouvrait la perspective d'une intensification de la riziculture.

L'intensification de la riziculture avec la pratique de la double campagne comme composante principale apparaît comme étant une alternative pour rentabiliser les aménagements hydro-agricoles et augmenter la production. La double riziculture paraît être un objectif commun à tous les paysans qui pratiquent la riziculture irriguée au Sahel. Une des contraintes majeures de ce système de culture est le facteur climatique (Sié et Miézan, 1995).

Les récents travaux effectués par l'ADRAO, dans le domaine de la caractérisation de l'environnement sahélien, ont permis d'identifier un certain nombre de paramètres dont des constantes thermiques et photopériodiques ainsi que la durée de la phase végétative de base, pouvant déterminer le cycle des variétés en fonction des variations de l'environnement thermique Sahélien. Se basant sur des études éco-physiologiques, cette approche permet de faire des prédictions de manière assez précise sur le cycle des variétés et la stérilité. (Sié et Miézan, 1995)

### *2-4-3. Les contraintes thermiques*

Les contraintes à la production rizicoles liées à la température sont avant tout un problème de nature biologique, appelant des recherches en physiologie et en amélioration variétale. L'utilisation de méthodes agronomiques seules n'est vraiment pas à même d'y remédier, car l'environnement thermique se situe en dehors de la sphère sur laquelle le paysan peut agir. Même les stratégies d'échappement (décalage des calendriers culturaux) requièrent des variétés dont le cycle est adapté à l'environnement cible. Les effets de la température sur le riz dépendent de la nature du facteur causal (ex., chaleur, froid, amplitude des variations de température, etc...), de l'organe touché dans la plante (racine, tige, feuilles, inflorescences), et du stade de développement auquel la plante est affectée Hsin-Hsiung-Chang et al., 1974a et b; Kaimori et Takahashi, 1985; Pasquinettip et al. 1984). La distinction entre les stades de développement du riz est d'une très grande importance pour le sélectionneur; dans un environnement comme celui du Sahel, c'est exclusivement l'une ou l'autre phase de développement (phase végétative ou phase reproductive) qui sera affectée par le froid ou par la chaleur. D'autre part la tolérance au froid en phase végétative n'est pas toujours liée, ni physiologiquement, ni génétiquement à la tolérance en phase reproductive (Nanda et Seshu, 1979).

L'environnement thermique en contre-saison sèche présente des amplitudes de température diurnes très fortes, allant de températures minimales d'environ 10°C en début de saison à des températures maximales supérieures à 40°C en fin de saison; le froid constitue la contrainte essentielle, en ce sens qu'il affecte le cycle végétatif et la fertilité paniculaire du riz; soit il allonge de façon considérable le cycle des variétés de riz semées

en contre-saison, soit il provoque une stérilité paniculaire très importante chez des variétés de riz semées tardivement en hivernage. Dans des expérimentations conduites à Ndiaye au Sénégal en 1991 et 1992, Dingkuhn et al., (1995) ont observé une stérilité paniculaire pouvant atteindre 100 % pour les semis compris entre Octobre et Décembre. Cette stérilité est provoquée par des températures minimales en dessous de 18 °C à la montaison (Fig. 6).

La création de variétés à cycle court et "tolérantes" au froid a constitué jusqu'à présent la stratégie principale utilisée par les sélectionneurs pour contribuer à résoudre le problème de la double riziculture au Sahel (Dingkuhn et Miézan, 1991 ; Godderis, 1987). Des travaux pour l'amélioration variétale du riz à la tolérance au froid sont toujours activement menés partout dans le monde, en particulier en Corée, au Japon, aux Etats-Unis et à l'IRRI aux Philippines (Dingkuhn et Miézan, 1992). Au Sahel où ce genre de travail a été mené de façon plus timide et beaucoup moins organisée (Godderis, 1987; Dingkuhn, 1992), il faut cependant reconnaître que dans les relations entre la plante et son environnement thermique, les facteurs thermiques qui régissent le développement du riz,doivent être considérés comme des critères de sélection au moins aussi importants que la tolérance métabolique au stress de température (Dingkuhn et Miézan, 1992).

Dans le cas du riz, chaque variété est caractérisée par une température minimale ou $T_{base}$ en dessous de laquelle le développement est nul; une température optimale ou $T_{opt}$ au-delà de laquelle le taux de développement demeure maximal et constant; une valeur cumulative d'unités de chaleur ou $T_{som}$ nécessaire à la plante pour parvenir au stade de la floraison. (Sié et Miézan, 1995)

Les travaux effectués par l'ADRAO sur les bases physiologiques et écologiques des durées de cycle des variétés de riz dans le Sahel, en fonction des variations de l'environnement photothermique, montrent que les estimations fiables des constantes thermiques nécessitent la considération du microclimat sous le couvert végétal, en particulier la température de l'eau d'irrigation. Le modèle élaboré à cet effet a permis, à partir d'expérimentations au champ et par simulation, de déterminer les constantes thermiques $T_{base}$, $T_{opt}$ et $T_{som}$. *Ces dernières* associées à la constante photopériodique *CPP* et à la phase végétative de base *BVP*, permettent de faire des prévisions assez précises ($r^2$>0.95) de la durée de cycle de variétés de riz en condition irriguée, en fonction des conditions climatiques au Sahel (ADRAO, 1992 ; ADRAO, 1993 ; Dingkuhn *et al.*, 1995). Près d'une cinquantaine de génotypes d'origines diverses et à des stades très avancés de sélection sous climat sahélien, ont été ainsi caractérisés par l'ADRAO pour leurs réactions aux variations de l'environnement photothermique à la station de Ndiaye (delta du fleuve Sénégal). Une analyse en composantes principales (ACP) avec comme variables actives les constantes photothermiques $T_{base}$, $T_{opt}$, $T_{som}$, *BVP* et *CPP*, et des caractères

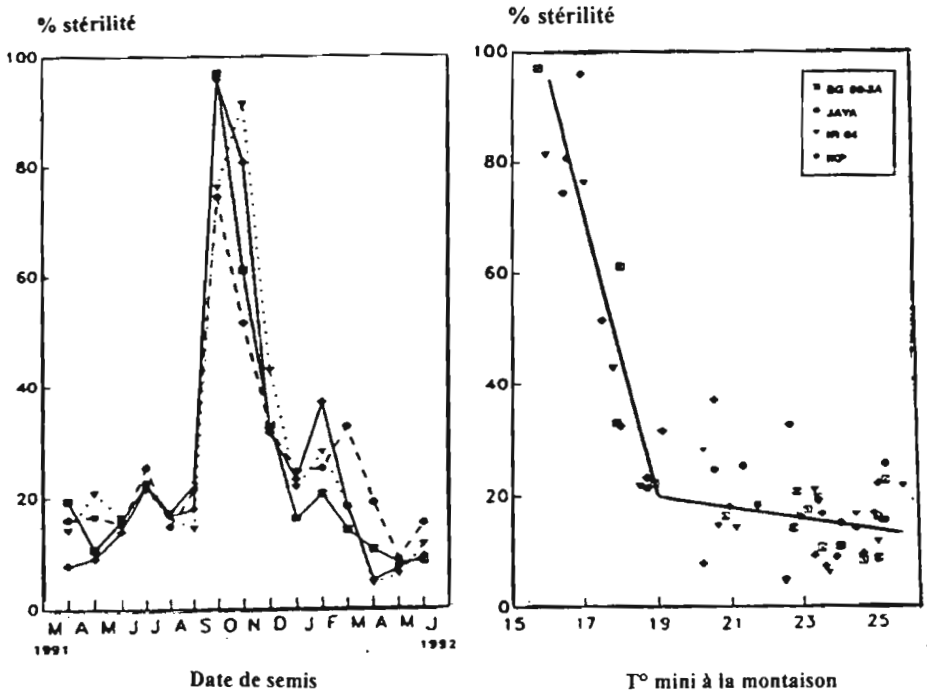



**Figure 6: (a) épillets stériles exprimés en pourcentage du nombre total d'épillets selon la date de semis chez 4 cultivars de riz repiqués; semis tous les mois en 1991 et 1992. (b) relation entre la stérilité des épillets et la température moyenne et minimum de l'air observée entre la montaison et l'épiaison; cette valeur est individuellement déterminée pour chaque cultivar et chaque date. Ndiaye, Sénégal, 1991 et 1992. (d'après Dingkuhn et al., 1995).**

agronomiques tels que le cycle, la hauteur, le tallage et le rendement a permis d'obtenir un regroupement des variétés en fonction de leurs adaptations aux différentes saisons (Fig. 7).

les cultivars de «type I» sont adaptés spécifiquement à la contre-saison chaude. Ce type regroupe les cultivars précoces avec une $T_{opt}$ et $T_{som}$ basses et une $T_{base}$ élevée humide (cadran supérieur gauche du plan de l'ACP). Ils possèdent une meilleure stabilité du rendement mais leur cycle est très variable en saison humide.

Les cultivars de «type II». 2 groupes ont été identifiés (Sié et Miézan, 1995):

IIa: cultivars de cycle moyen avec une $T_{opt}$ et $T_{som}$ élevées et une $T_{base}$ faible. La stabilité de leur cycle permet de les cultiver dans les 2 campagnes (cadran inférieur droit du plan de l'ACP).

IIb: cultivars de cycle moyen avec une $T_{opt}$ et $T_{som}$ faibles et une $T_{base}$ élevée. L'allongement excessif de leur cycle permet leur culture exclusivement en saison humide (cadran supérieur droit du plan de l'ACP).

Les cultivars de «type III» sont adaptés aux deux saisons (contre-saison et saison humide). Ces cultivars ont une $T_{opt}$ et $T_{som}$ élevées et une $T_{base}$ faible; ils possèdent un cycle très stable humide (cadran inférieur gauche du plan de l'ACP).

Les constantes thermiques, en particulier $T_{base}$, $T_{opt}$ et $T_{som}$ pourraient donc permettre de créer ou d'identifier des variétés pour leur adaptation aux différentes saisons en riziculture irriguée au Sahel (ADRAO, 1993; Dingkuhn et Miézan, 1995; Sié et Miézan, 1995).

La variabilité de la durée du cycle est la contrainte majeure pour la double culture du riz dans un environnement thermiquement aussi variable que le Sahel (Dingkuhn, 1995). Une estimation précise de ce cycle a une très grande importance au Sahel afin d'éviter la stérilité paniculaire due soit à l'effet du froid ou à celui de la chaleur. Cela pourrait accroître l'opportunité pour la double culture comme la culture de 2 cycles de riz par an; néanmoins, éviter les températures extrêmes basses ou élevées entre la montaison et l'épiaison nécessite un «planning» rigoureux et laisse très peu de flexibilité aux paysans pour la récolte et la préparation du sol. Dans la pratique, seul 10 % des superficies en riziculture irriguée au Sahel connaissent la double culture. L'objectif de la présente étude est d'identifier les stades phénologiques les plus sensibles sur le plan photothermiques. Il s'agit de décomposer le cycle du riz en vue de montrer la variabilité génétique en utilisant les constantes thermiques dans un programme d'amélioration variétale pour identifier des cultivars adaptés á différents systèmes de production de riz irrigué au Sahel.

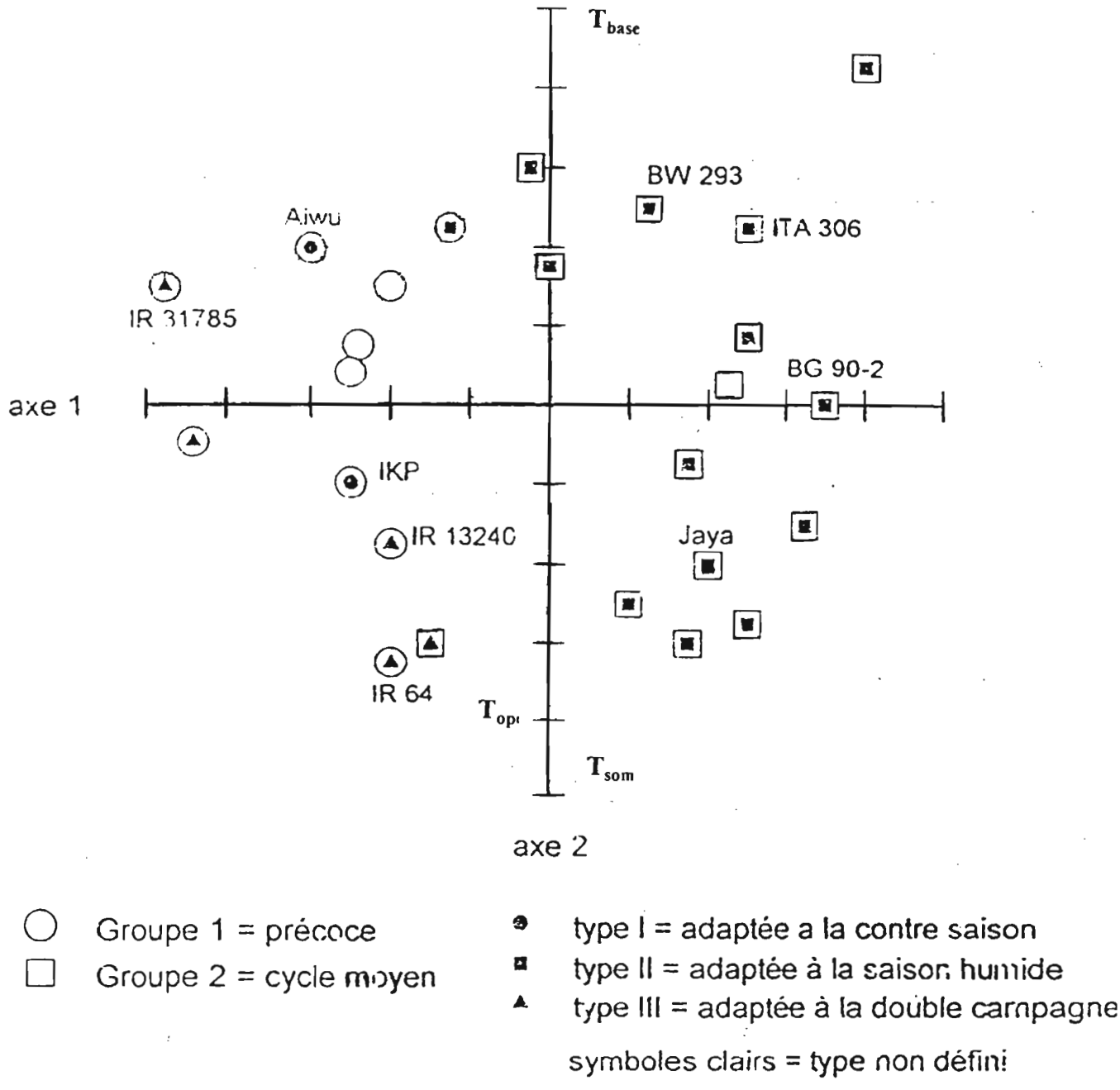



**Figure 7: Projection de groupes variétaux sur le plan defini par les premiers axes d'une ACP réalisée sur 25 individus et 14 variables (D'après Sié et Miezan, 1995).**

# III.

# Matériel et Méthodes

Les expérimentations ont été réalisées de Décembre 1994 à Octobre 1995 et de Décembre 1995 à Novembre 1996. Les champs expérimentaux étaient sur la Station de Recherche ADRAO/Sahel de Ndiaye au Sénégal (16°14'N ; 16°14'W). Le climat sur le site expérimental est caractérisé par une saison humide (environ 200 mm de pluie) de Juillet à Septembre, une saison sèche froide d'Octobre à Février et une saison sèche chaude de Mars à Juin. Les hybridations ont été effectuées sur des plantes cultivées dans le casier rizicole de la Station principale de l'ADRAO à Mbé en Côte d'Ivoire.

Trois expérimentations ont été conduites durant la contre saison sèche jusqu'au début de l'hivernage afin de réunir les conditions de basses températures en contre-saison froide (*CSF*) et de hautes températures en contre-saison chaude (*CSC*):

«l'Expérimentation I» comportait 11 dates de semis à 15 jours d'intervalle du 16 janvier 1995 (date 1) au 16 Juin 1995 (date 11).

«L'Expérimentation II» est une répétition en 1996 de «l'expérimentation I» pour 9 dates de semis à 15 jours d'intervalle à partir du 15 Décembre 1995 (date 1) au 1$^{er}$ Juillet 1996 (date 9).

«L'Expérimentation III» a été réservée aux hybrides $F_1$ et leurs parents et comporte 14 dates de semis à 15 jours d'intervalle à partir du 15 Décembre 1995 (date 1) au 1$^{er}$ Juillet 1996 (date 14). Le tableau 1 donne les dates de semis et de trempage des 3 expérimentations. La *CSF* regroupe les semis de D1, D2 et D3. La *CSC* regroupe les semis de D5, D6 et D7 et l'hivernage (*HIV*) les semis de D9, D10 et D11.

### 3. 1. Le matériel végétal

Il est constitué de 18 variétés, comprenant en majorité des génotypes sélectionnés à partir du germplasm déjà caractérisé ou en cours de caractérisation par l'ADRAO. Ces caractérisations portent aussi bien sur leurs potentialités agronomiques essentielles dont le rendement, que sur les constantes thermiques, de façon à ce que chacun des trois types (I, II et III) soit représenté. Parmi les génotypes, 11 sont effectivement vulgarisés dans les Pays du Sahel, 17 appartiennent à *O. sativa indica* et une à *O. sativa japonica.* La liste des cultivars et leur origine sont donnés dans le tableau 2. Trois témoins: IR 64, I Kong Pao et Jaya ont été répétés 4 fois pour chaque date. Ces variétés ont été retenues en raison de l'importance de travaux qui leur sont consacrés.

Tableau 1: Dates de trempage
Dates de semis (Exp.I, II et III)

| Expérimentation I | | | Expérimentation II | | | Expérimentation III | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date | Trempage | semis | Date | Trempage | semis | Date | Trempage | semis |
| | | | D1 | 11/12/1995 | 15/12/1995 | D1 | 11/12/1995 | 15/12/1995 |
| | | | | | | D2 | 28/12/1995 | 02/01/1996 |
| D1 | 10/01/1995 | 15/01/1995 | D2 | 11/01/1996 | 16/01/1996 | D3 | 11/01/1996 | 15/01/1996 |
| D2 | 28/01/1995 | 02/02/1995 | D3 | 27/01/1996 | 01/02/1996 | D4 | 27/01/1996 | 01/02/1996 |
| D3 | 11/02/1995 | 15/02/1995 | D4 | 12/02/1996 | 16/02/1996 | D5 | 12/02/1996 | 16/02/1996 |
| D4 | 25/02/1995 | 01/03/1995 | | | | D6 | 26/02/1996 | 01/03/1996 |
| D5 | 11/03/1995 | 17/03/1995 | | | | D7 | 12/03/1996 | 15/03/1996 |
| D6 | 26/03/1995 | 31/03/1995 | D5 | 29/03/1996 | 02/04/1996 | D8 | 29/03/1996 | 01/04/1996 |
| D7 | 10/04/1995 | 14/04/1995 | D6 | 11/04/1996 | 16/04/1996 | D9 | 11/04/1996 | 15/04/1996 |
| D8 | 28/04/1995 | 02/05/1995 | D7 | 28/04/1996 | 03/05/1996 | D10 | 29/04/1996 | 03/05/1996 |
| D9 | 11/05/1995 | 15/05/1995 | | | | D11 | 12/05/1996 | 15/05/1996 |
| D10 | 28/05/1995 | 01/06/1995 | | | | D12 | 28/05/1996 | 31/05/1996 |
| D11 | 11/06/1995 | 16/06/1995 | D8 | 11/06/1996 | 14/06/1996 | D13 | 12/06/1996 | 14/06/1996 |
| | | | D9 | 27/06/1996 | 01/07/1996 | D14 | 28/06/1996 | 01/07/1996 |

Regroupements des saisons: CSF,CSC et HIV

**Tableau 2: Liste des variétés analysées**

| | VARIETES | TYP | PARENTS | ORIGINE | Observations |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | IR 8* | II | Peta / Dee-geo-woo-gen | Philippines | |
| 2 | BG 90-2-(M)* | II | Peta * 3 // TN1 / Kimadja | Bengladesh | |
| 3 | Jaya* | II | TN1/T 141 | Inde | **P** |
| 4 | IR 1529-680-3* | II | IR305-3-17-1-3 /IR 661-1-140-3 | Philippines | |
| 5 | IR 64* | III | IR 5657-33-2-1/IR 2061-465-1-5-5 | Philippines | **P** |
| 6 | IR 13240-108-2-2-3* | III | IR Bos / Babawee // IR 36 | Philippines | |
| 7 | IR 32 XUAN-5-C | III | IR 579-48-1-2 / IR 747B2-6-3 | Philippines | |
| 8 | IR 29725-40-3-2-3 | I | IR 19661-131-1-2 / IR9129-209-2-2-2-1 | Philippines | **P** |
| 9 | IR 31785-58-1-2-3 | III | IR 10154-88-1-1 / IR 13240-10-1 / IR 9828-41-2-1 | Philippines | |
| 10 | I Kong Pao* | III | DGWG/Tall Indica | Taiwan | |
| 11 | ITA 306* | II | TOX 496-3696 / TOX 711-Bg 6812 | Nigéria | |
| 12 | IR 4630-22-2 | II | Pelita 1-1 /Pokkali / IR 2061-464-2 / IR 1820-52-2 | Philippines | **P** |
| 13 | BW 293-2* | II | IR 2071-586 / Bg 401 | Sri Lanka | |
| 14 | IR 42 | II | IR 1561-228-1-2 / IR1737// CR 94-13 | Philippines | |
| 15 | IET 109-73 | - | - | Inde | |
| 16 | ITA 123* | - | Mutant OS 6 | Nigéria | |
| 17 | IR 36 | - | IR 1561-228-1-2 / IR1737// CR 94-13 | | |
| 18 | 4456* | - | - | Inde | **P** |

*: variétes vulgarisées dans des pays du Sahel

P: variétés utilisées comme parent dans les croisements

Compte tenu de la manière dont les constantes thermiques sont déterminées (modélisation et dérivation mathématique sur la base de plusieurs dates de semis), l'analyse par des croisements diallèles serait la plus pratique et la plus rapide pour leur étude génétique. Vingt (20) combinaisons entre 5 parents sélectionnés (pour leur diversité) ont été effectuées. Les parents et les hybrides $F_1$ ont également été semés en microparcelles de 0,5 $m^2$ (pour la détermination des constantes thermiques) et ont été maintenus jusqu'à la floraison/maturité. Nous avons obtenu un total de 20 hybrides $F_1$ et de 5 plants autofécondés qui sont comparés à des témoins.

### 3. 2. Les méthodes

Les données expérimentales sur les durées de cycle ayant servi à la détermination des constantes thermiques des variétés de riz irrigué par l'ADRAO au Sahel, nécessitent des semis mensuels au champ, couvrant au moins une année entière. Cela requiert beaucoup de temps et de ressources. Pour une variété donnée, le nombre total de feuilles produites par talle est relativement constant (Yoshida, 1981). Le développement peut se mesurer par l'apparition séquentielle des feuilles; les données sur l'apparition des feuilles ont été utilisées pour la détermination des constantes thermiques, tout en essayant de réduire dans la mesure du possible le nombre de dates de semis. En effet, la vitesse d'apparition séquentielle des feuilles est le résultat des conditions thermiques au niveau du point de croissance, sans interférence avec le photopériodisme. Théoriquement donc, la vitesse d'apparition séquentielle des feuilles observée sous différents environnements thermiques devrait donner des valeurs de $T_{base}$ et de $T_{opt}$ similaires à celles obtenues avec des données sur la floraison.

L'étude de l'apparition des feuilles a été conduite dans des microparcelles au champ . Les plantes sont soumises à une submersion continue et les températures minimales et maximales de l'eau seront mesurées quotidiennement. Les semis ont été effectués tous les 15 jours entre le mois de Janvier (le mois le plus froid) et celui de Juillet (le mois le plus chaud) (tableau 1).

Pour chaque date, les semences prégermées (trempage durant 24 heures suivi de 72 heures d'incubation) sont semées directement sur une mini-parcelle de 1 $m^2$. L'écartement entre les poquets est 0.25 cm ce qui fait un total de 16 poquets par parcelle (*PE*). Chacune de ces parcelles étant séparée par une allée de 0.4 m. Chaque date occupe un bloc de 21 m x 3 m.

Pour les hybrides $F_1$, en raison de la faible quantité de semences, les parcelles élémentaires ont été ramenées de 1 $m^2$ à 0.5 $m^2$ avec 4 poquets. Chaque génotype (plantes $F_1$ ou parents) est répété 2 fois.

Une submersion continue est assurée quotidiennement avec une épaisseur de nappe qui évolue progressivement avec la taille des plants.

Fertilisation : Vingt (20) jours après le semis (JAS) nous avons apporté un engrais de fond (24 kg/ha de N et 60 kg/ha de P sous forme d'un complexe de 18N-46P) et 60 kg/ha de K (sous forme de KCL).

Pour l'engrais de couverture nous avons apporté 96 kg/ha de N (sous forme d'urée) fractionné à 50 % au tallage et 50 % à l'initiation paniculaire.

Le désherbage des parcelles s'est effectué à la demande, de même que les traitements insecticides (essentiellement à base de deltaméthrine contre les défoliateurs). Durant le déroulement des 2 essais, aucune maladie n'a été observée.

### 3.3. Les observations

*La température:* deux (2) thermomètres mini/maxi sont placés respectivement dans l'eau d'irrigation et à 50 cm au-dessus de la parcelle. Les températures journalières maximales et minimales de l'air et de l'eau sont mesurées 2 fois par jour (8 heures et 18 heures). La température moyenne journalière s'obtient par la moyenne de ces mesures.

*Durée du jour*: la durée astronomique du jour (du levée au coucher du jour) a été calculée selon Frere et Popov (1979) et est sensé refléter la photopériode.

*le phylochrone*: tous les jours, nous avons suivi la phénologie des plantes en repérant l'apparition du bout des feuilles sur la tige principale (ou brin maître). Cette observation est effectuée sur chacune des 6 plantes que constituent la parcelle élémentaire (*PE*) jusqu'à l'apparition de la feuille paniculaire.

A partir des données, nous avons effectué une moyenne de l'écart entre la date de trempage et l'apparition de chaque feuille sur la tige principale en fonction des dates de semis (Fig. 8).

Cette durée étant connue, nous pouvons calculer la température moyenne de l'eau durant cet développement qui est l'apparition d'une feuille donnée *n*. Le nombre total des

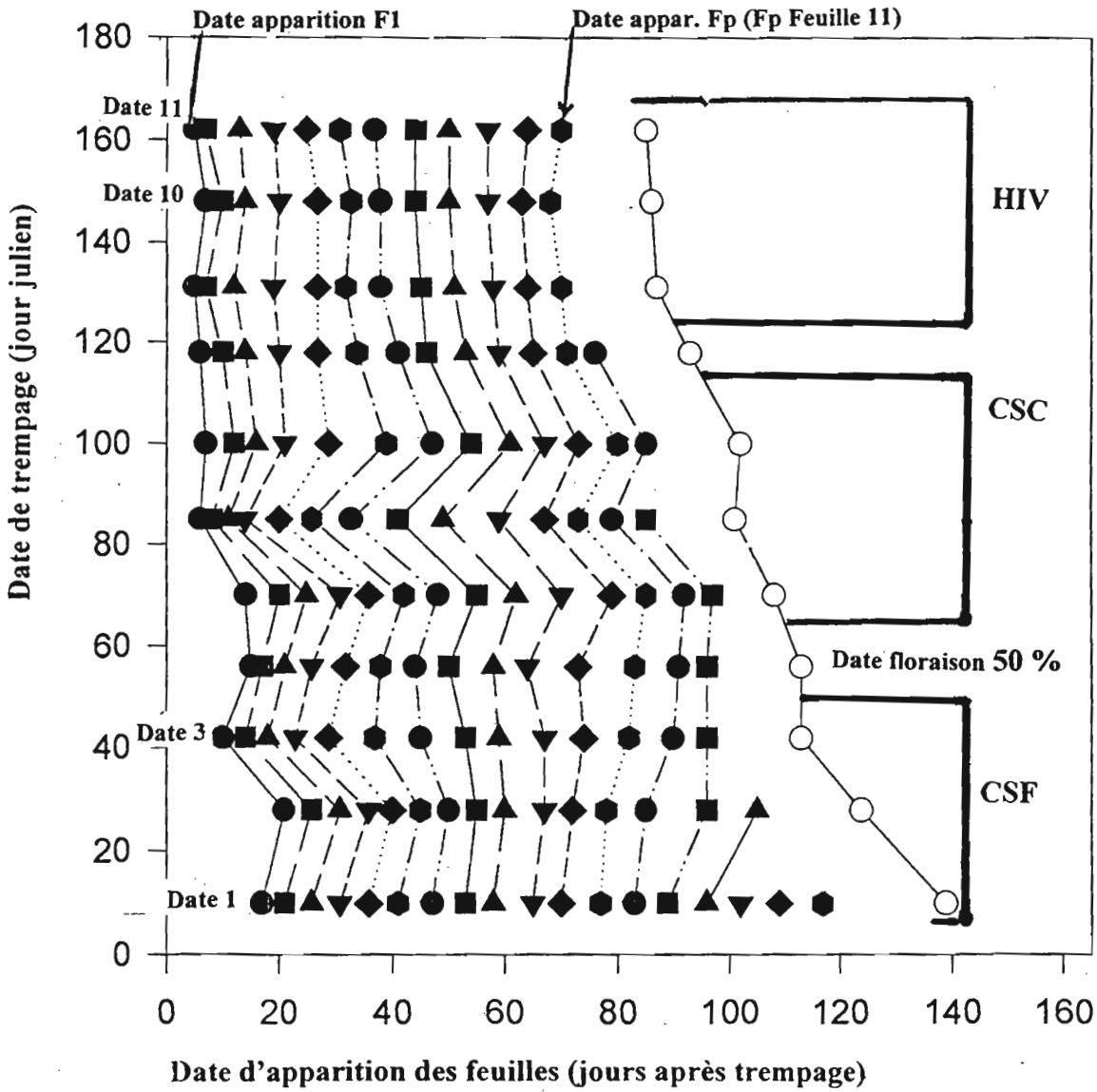



**Figure 8: Evolution de la date d'apparition des feuilles (symboles pleins) et de la date de floraison à 50 % (symboles vides) en fonction de la date de semis (date de trempage), pour 11 dates de semis séquentielles (axe vertical: date de trempage). La date d'apparition foliaire (symboles pleins) et date de floraison à 50 % (symboles ouverts) sont exprimés en jours après trempage (abscisse). CSF, contre saison froide; CSC, contre saison chaude; HIV, hivernage.**

feuilles permet de déterminer la *BVP* et l'initiation paniculaire. Le nombre de feuilles à la fin de la *BVP* est équivalent au nombre total de feuilles sur la tige principale - 4 feuilles pour le cycle le plus court.

La relation entre le rythme d'apparition des feuilles, la température moyenne de l'eau d'irrigation et la photopériode fait appel à l'utilisation de la régression linéaire multiple.

*Cycle semis floraison*: les observations portent sur le début d'épiaison et floraison, l'épiaison et la floraison à 50 % (lorsque 50 % des talles d'une variété d'une *PE* ont fleuri).

*Cycle semis-maturité*: lorsque 80 % des grains de l'ensemble des panicules ont la couleur jaune paille.

L'importance des données manquantes liée à la mauvaise germination et à la quantité limitée des semences F1 nous a amenés à regrouper les données des répétitions dans «l'Expérimentation III».

Les programmes de modélisation sont écrits en GW-Basic (Microsoft). Pour les analyses statistiques nous avons utilisé les logiciels SigmaPlot pour Windows (Jandel Scientific) et Statistica.

# IV

# Résultats et discussions

## 4-1. ETUDES METHODOLOGIQUES

La variabilité du cycle végétatif du riz est une contrainte majeure pour la double campagne de cette culture dans des environnements thermiquement variables comme le Sahel (Dingkuhn, 1995). Une bonne estimation de la durée de la croissance a une grande importance au Sahel pour éviter la stérilité des épillets occasionnée par le froid ou par la chaleur. Elle pourrait favoriser les opportunités de la double campagne, c'est à dire, la pratique de 2 campagnes rizicoles sur la même parcelle; pour que le riziculteur puisse bénéficier d'une légère flexibilité en temps pour la récolte et la préparation du sol, un «planning» méticuleux s'avère nécessaire si l'on veut éviter les températures extrêmement basses ou élevées entre la montaison et la floraison. Dans la pratique, seul 10 % des surfaces rizicoles sous irrigation au Sahel sont consacrées à la double culture.

Le cycle du riz peut être simulé en utilisant le temps thermique. Cela fait généralement intervenir la sommation des différences entre la température moyenne journalière de l'air et la température de base ($T_{base}$). Dans des environnements chauds comme le Sahel, un seuil supérieur de température ($T_{opt}$) doit être introduit au-delà duquel le taux de développement est constant ou régresse. Un stade de croissance spécifique (par exemple, la floraison) est atteint lorsqu'un certain nombre de degré/jour ($T_{som}$) a été accumulé. L'effet de la photopériode sur le taux de développement peut être exprimé comme la modification de la totalité du temps thermique nécessaire (Summerfield *et al.*, 1992 et Dingkuhn *et al.*, 1995), nécessitant l'extension du concept de temps thermique à celui de temps photothermal (Ritchie, 1993).

La température efficace pour le développement d'une culture est la température à laquelle est exposé le méristème apical (Ritchie, 1993), ce qui pour le riz irrigué correspond à la température de l'eau durant la saison. Toute fois la simulation du développement du riz en utilisant la température de l'air donne généralement des résultats satisfaisants dans les régions à faibles fluctuations de la température diurne (Kropff *et al.*, 1993).

Dans une étude précédente, Dingkuhn *et al.*, (1995) ont développé le modèle RIDEV, qui prédit la floraison du riz irrigué sur la base de la température de l'eau simulée qui dépend de la couverture végétale et des paramètres atmosphériques. La calibration du modèle à partir d'un grand nombre de génotypes a indiqué qu'il serait possible de déterminer avec une meilleure précision la date de floraison et d'envisager son utilisation en sélection (Dingkuhn et Miézan,1995). Le criblage au champ de matériel génétique pour les constantes photothermiques gouvernant le progrès vers la floraison sous températures variables est impraticable car nécessitant des observations phénologiques pour un cycle

complet pour un grand nombre de dates de semis. Les interactions entre les effets thermiques et photopériodiques pourraient réduire la valeur de chaque sélection. La présente étude se propose de décomposer la variabilité de la durée du cycle au niveau du rythme d'apparition foliaire en vue d'identifier les comportements qui peuvent être mesurés durant la phase végétative et qui pourrait dépendre de la température sans interférence avec la photopériode. Pour plus d'efficacité, nous nous limiterons aux 3 témoins (IR 64, IKP et Jaya) qui ont été répétés dans l'Expérimentation I et II. Ces variétés ont fait l'objet de nombreuses études ce qui justifie leur choix comme témoin.

### *4-1-1. La photopériode, les températures de l'eau et de l'air.*

Dans l'expérimentation I, la température maximale de l'air varie entre 26°C et 50°C. Les températures minimales de l'air sont comprises entre 7°C et 28°C. La température moyenne de l'eau varie entre 13 et 34°C.

Dans l'expérimentation II, la température maximale de l'air varie entre 24 et 45°C.la température minimale varie entre 10°C et 27°C et la moyenne de la température de l'eau est comprise entre 16°C et 35°C. Les températures s'élèvent graduellement dans les 2 expérimentations. La photopériode varie de 1,9 heures avec un maximum de 13,1 heures à 173 (jours juliens, 22 juin) et un minimum de 11,2 heures à 355 (jours juliens; 19 décembre). (Fig. 9).

### *4-1-2. Le Cycle et le nombre de feuilles observées*

Les détails des observations phénologiques des 3 cultivars sont présentés dans le tableau 3. Les effets saisonniers sur la durée comprise entre le trempage des semences et la floraison à 50 % sont plus prononcés dans l'Expérimentation I (1995), occasionnant une variation de 63 jours (98 à 161 jours) selon les dates de trempage pour Jaya, une variation de 54 jours avec la variété IKP et 45 jours pour IR 64. Cela confirme les résultats précédents qui font état d'une faible variabilité du cycle pour IR 64 contrairement à Jaya qui a la plus forte variabilité sur le même site expérimental (Dingkuhn *et al.*, 1995). Dans l'Expérimentation II (1996) durant laquelle la température a moins varié, on note également une variation légère du cycle des plantes.

Selon Yoshida (1981), la plupart des variétés de riz de cycle précoce à moyen produisent 10 à 18 feuilles sur la talle principale, et le nombre de feuilles des variétés non photosensibles est constant même sous des conditions photothermiques variables. Dans notre étude, le nombre des feuilles varie beaucoup avec les dates de semis au cours des deux années: dans l'Expérimentation I (1995) qui a couvert un grand nombre

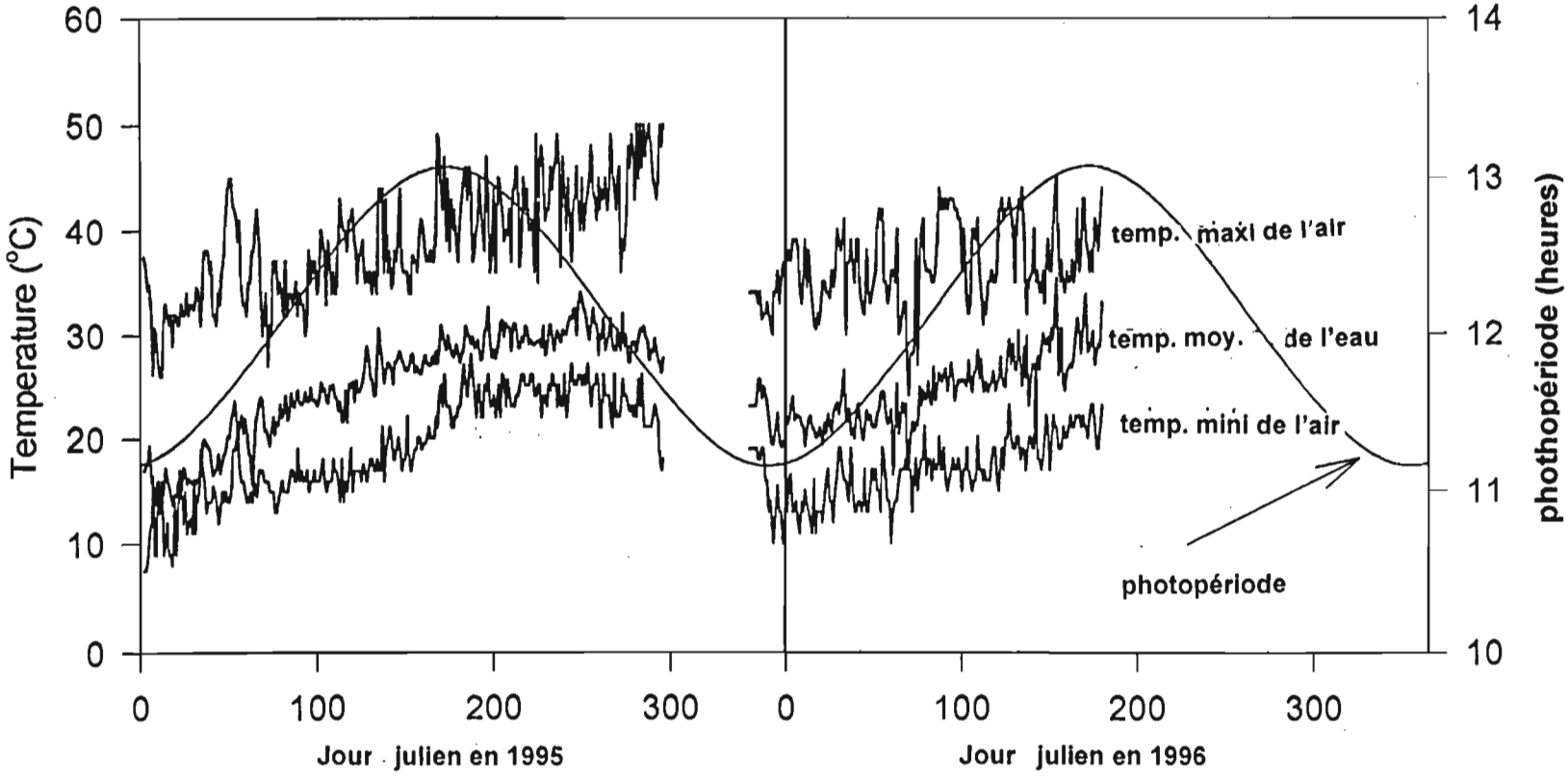



Figure 9: Evolution de la photopériode, de la température mini et maxi de l'air et la température moyenne journalière de l'eau mesurées au champ en 1995 et 1996.

Tableau 3: Durée (en jours) de l'apparition de la feuille paniculaire (FP), du début de l'épiaison (EP) et 50 % floraison (FL) pour les 3 variétés témoins (Jaya, IR 64 et I Kong Pao) pour 11 dates de trempages à 15 jours d'intervalle à partir du 15 Janvier 1995 (date 1) au 16 Juin 1995 (date 11) et à partir de 5 dates en 1996 (15/12/95 au 15/02/96).

| 1995 | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date | Date | | Jaya | | | IR 64 | | | I Kong Pao (IKP) | |
| de semis | de trempage | FP | EP | FL | FP | EP | FL | FP | EP | FL |
| 1 10/01/95 | 15/01/95 | 139 | 154 | 161 | 118 | 129 | 134 | 118 | 131 | 139 |
| 2 28/1/95 | 02/02/95 | 123 | 139 | 146 | 99 | 114 | 119 | 110 | 119 | 124 |
| 3 11/2/95 | 15/02/95 | 112 | 129 | 136 | 96 | 103 | 110 | 95 | 107 | 113 |
| 4 25/2/95 | 01/03/95 | 116 | 122 | 134 | 93 | 101 | 109 | 93 | 104 | 113 |
| 5 11/3/95 | 17/03/95 | 105 | 115 | 125 | 86 | 96 | 103 | 91 | 97 | 108 |
| 6 26/3/95 | 31/03/95 | 105 | 122 | 133 | 86 | 89 | 99 | 85 | 90 | 101 |
| 7 10/4/95 | 14/04/95 | 92 | 101 | 111 | 78 | 87 | 98 | 86 | 91 | 102 |
| 8 28/4/95 | 02/05/95 | 97 | 101 | 109 | 77 | 84 | 93 | 76 | 85 | 93 |
| 9 11/5/95 | 15/05/95 | 90 | 97 | 105 | 83 | 86 | 93 | 74 | 78 | 87 |
| 10 28/5/95 | 01/06/95 | 88 | 101 | 103 | 78 | 85 | 93 | 71 | 79 | 86 |
| 11 11/6/95 | 16/6/95 | 80 | 91 | 98 | 76 | 78 | 89 | 72 | 78 | 79 |
| 1996 | | | | | | | | | | |
| 1 11/12/95 | 15/12/96 | 127 | 138 | 144 | 104 | 111 | 123 | 120 | 121 | 134 |
| 2 28/12/96 | 02/01/96 | 103 | 126 | 137 | 105 | 117 | 124 | 115 | 119 | 127 |
| 3 11/01/96 | 16/01/96 | 114 | 121 | 136 | 101 | 110 | 116 | 108 | 113 | 119 |
| 4 27/01/96 | 01/02/96 | 113 | 127 | 135 | 93 | 103 | 109 | 107 | 108 | 120 |
| 5 12/02/96 | 16/02/96 | 112 | 121 | 128 | 90 | 102 | 112 | 102 | 109 | 117 |

d'environnements photothermiques, le nombre de feuilles de IKP (variété photosensible) a eu un écart de 5 (12 à 17 feuilles), alors que pour les variétés légèrement photosensibles Jaya et IR 64, le nombre de feuilles a un écart de 7. La diminution générale du nombre de feuilles chez les plantes semées entre Janvier et Avril n'est pas causée par la photopériode, même si l'on tient compte d'une phase végétative de base de 30 à 60 jours.

Une représentation graphique des facteurs de développement pour l'Expérimentation I (Fig. 10) indique que l'augmentation du cycle végétatif pour les semis précoces peut être ramenée à 2 éléments de base. Le premier avec un effet mineur comparatif est le retard d'apparition de la feuille 1 (et, moins bien distinct, les deuxièmes et troisièmes feuilles) pour les semis précoces. Ces retards dans la croissance (jusqu'à 2 semaines), qui sont uniformes pour les 3 cultivars (Jaya, IR 64 et IKP) sont associés à des basses températures de l'eau et de l'air (Fig. 9).

Le second avec un effet plus prononcé sur la variation du cycle, porte sur le nombre total de feuilles. Cet effet associé avec un rythme d'apparition des feuilles constant après la 4$^{ème}$ feuille compte pour 30 à 45 jours ou 3 quarts (3/4) à 2 tiers (2/3) de la variation du cycle végétatif.

Les observations sur l'Expérimentation II sont similaires. Néanmoins les 2 - 4 premières feuilles apparaissent dans une succession plus rapide résultant de l'absence de certaines observations. Cela est probablement dû à des températures élevées de l'eau d'irrigation au début de l'année 1996 (supérieure à 20°C) comparées à celle de 15 à 20°C en 1995 (Fig. 9).

### *4-1-3. Relation ente le rythme d'apparition foliaire et la température de l'eau d'irrigation*

La régression du taux de développement (vitesse d'apparition, à partir de la date de trempage, de la 1$^{ère}$ feuille LR0-01*jours$^{-1}$) sur la température moyenne de l'eau d'irrigation a été effectuée à partir des données de 1995 (Expérimentation I). Les résultats pour IR64 sont illustrés dans la Fig. 11. Les coefficients de régression des 3 cultivars témoins sont listés dans le tableau 4.

Dans tous les cas, les relations sont linéaires dans une frange observée comprise entre 14 et 30°C avec une température de base comprise entre 9 et 12°C. Aucune différence variétale n'a été observée.

Le rythme d'apparition de la feuille n°1 à la feuille n°4 suit une loi curvilinéaire avec des températures optimales bien distinctes. La Fig. 12a par exemple illustre bien le

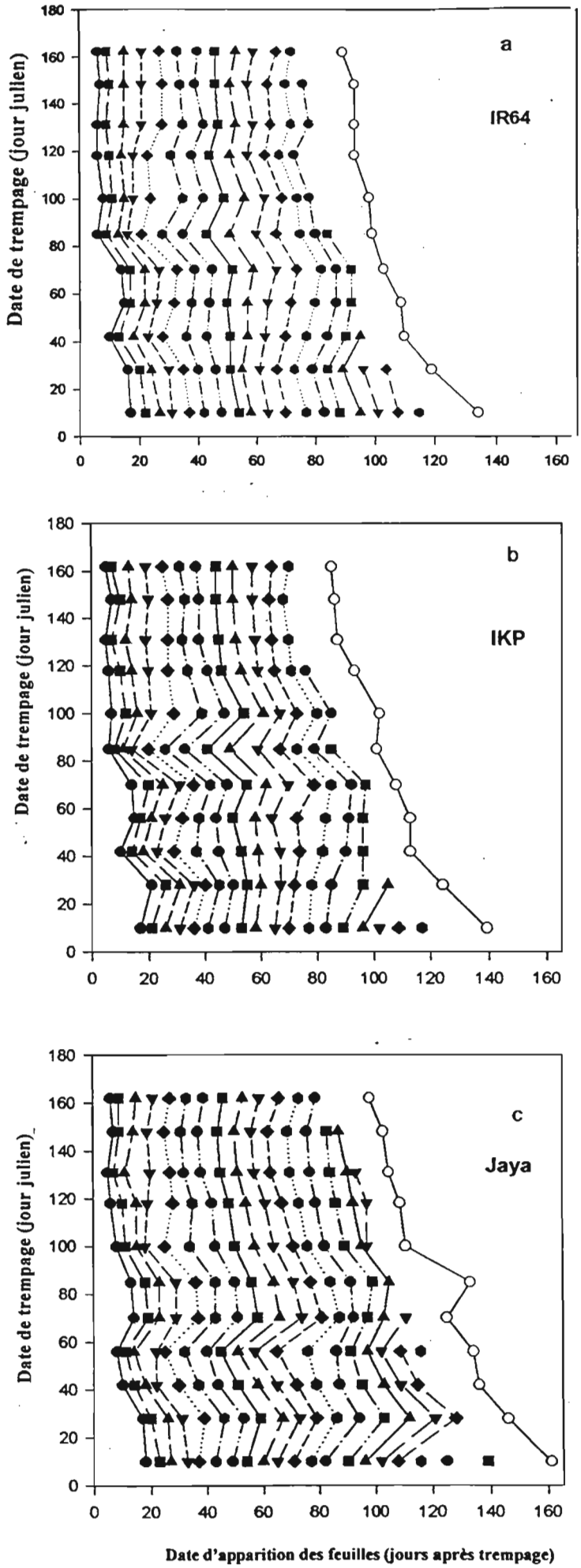



**Figure 10: Evolution de l'apparition foliaire sur 11 dates de semis en 1995 pour Jaya (a), IR 64 (b) et IKP © dans l'Expérimentation I. Ndiaye, Sénégal. Chaque point noir représente l'apparition d'une feuille. Les cercles ouverts représentent la floraison à 50 %.**

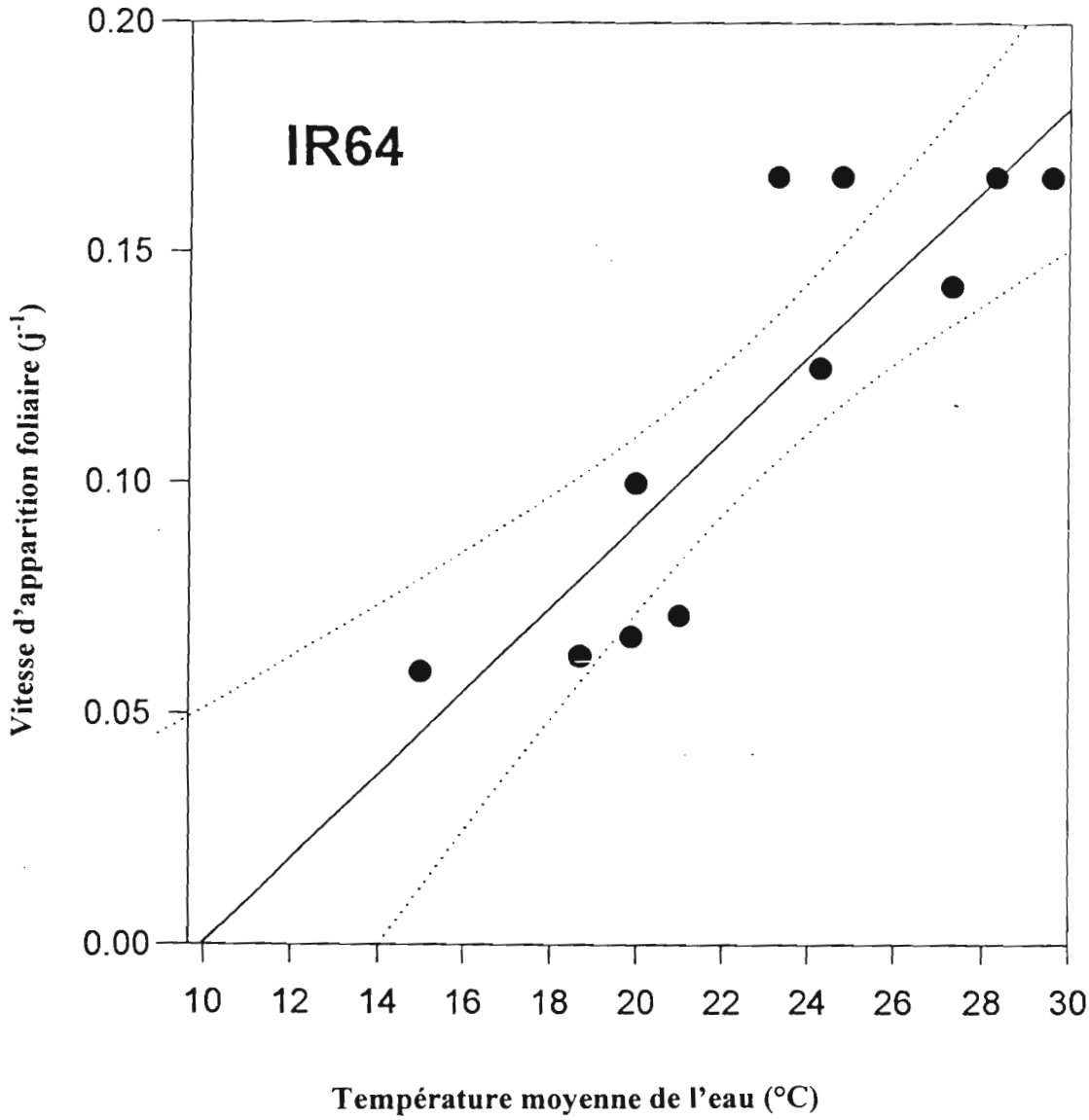



**Figure 11: Taux de développement (1/jours) du trempage à l'apparition de la 1 ère feuille chez IR 64 en relation avec la température moyenne journalière de l'eau. Ndiaye, Sénégal. Les lignes pleines représentent la régression quadratique et les pointillés les intervalles de confiance à 5 %.**

Tableau 4: Equation utilisée dans le modèle LAP pour simuler le rythme d'apparition des feuilles basé sur les régressions, de la vitesse de développement du trempage à l'apparition de la première feuille (LR0-1), de l'apparition de la feuille 1 à la feuille 4 (LR1-4) pour 3 variétés: IKP, IR 64 et Jaya. (TW= température journalière de l'eau pour la période de croissance considérée, n = nombre d'observations, * = P<0,05, ** = P>0,01, *** = P<0,001).

| Equations utilisées | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Variété | Equation | | n | $r^2$ |
| Jaya | LR0-1 | = -0.0673 + 0.00783.TW | 11 | 0.58** |
| | LR1-4 | = -0.117 + 0.115.TW - 0.00234.$TW^2$ | 44 (4 reps.) | 0.47** |
| IR64 | LR0-1 | = -0.0901 + 0.00906.TW | 11 | 0.75*** |
| | LR1-4 | = -0.966 + 0.105.TW - 0.00226.$TW^2$ | 44 (4 reps.) | 0.35** |
| IKP | LR0-1 | = -0.1396 + 0.0115.TW | 11 | 0.81*** |
| | LR1-4 | = -0.837 + 0.0933.TW - 0.00198.$TW^2$ | 44 (4 reps.) | 0.20* |

cas de IR 64 ; ce phénomène est bien reproductible, mais est trop variable pour établir une corrélation significative entre le rythme d'apparition des feuilles et la température de l'eau d'irrigation à partir d'un seul jeu de données. Le regroupement des observations sur les 4 répétitions donne un $T_{opt}$ de 22°C. Pour IKP, $T_{opt}$ est de 23°C et pour Jaya, et $T_{opt}$ était de 24°C (Fig. 12b et 12c).

Les températures de base estimées à partir des régressions pour LR0-1 et LR1-4 sont similaires à celles rapportées par Dingkuhn et Miézan (1995), dont les analyses étaient basées sur les dates de floraison. Leurs estimations des $T_{opt}$, étaient beaucoup supérieures par rapports aux présents résultats; cette valeur était comprise entre 23 à 31°C à partir de l'étude d'un grand nombre de cultivars et de 26 à 30°C pour les cultivars qui font l'objet de la présente étude. Ellis *et al.* (1993) ont fait état d'une $T_{opt}$ de 23°C pour IR 64, ce qui est proche de nos résultats. Le même type de réponse est obtenu avec les données de la moyenne journalière de la température de l'air. Les valeurs maximales et les origines (valeurs minimales) des courbes sont à des niveaux de températures plus élevées, cela s'explique par le fait que les températures de l'air sont généralement plus élevées que celles de l'eau. Il est probable que l'apparente insensibilité à la température des dernières feuilles pourrait être due à l'accroissement des effets de la température de l'air en raison de la taille de plus en plus importante des plantes. Les feuilles supérieures, subissent un environnement plus chaud que celui des feuilles précoces (inférieures) ce qui pourrait masquer leur sensibilité aux basses températures. Les générations précoces des feuilles (F1 à F4) généralement apparaissent selon une succession plus rapide

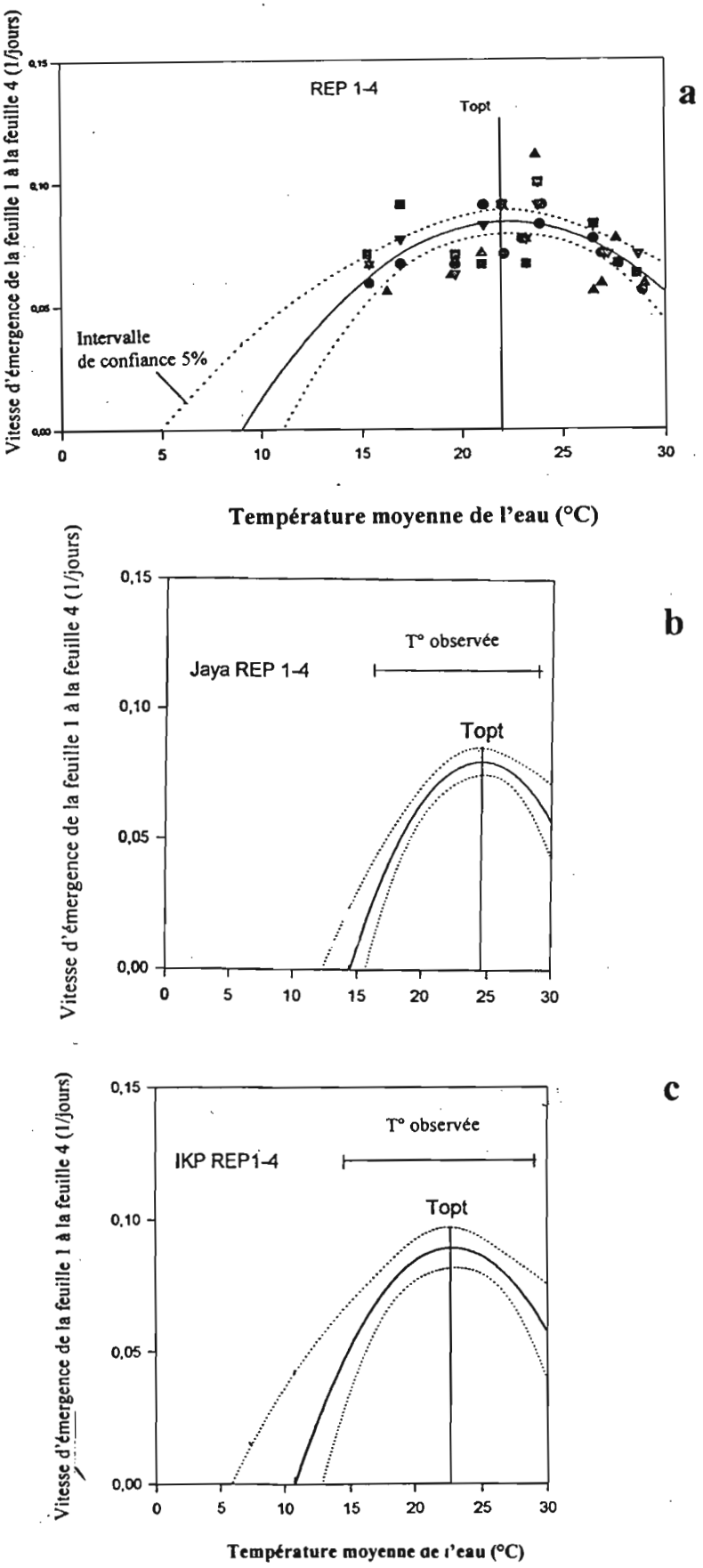



Figure 12: Taux de développement (1/jours) à partir de l'apparition de la 1 ère feuille à celle de la 4 ème feuille chez IR 64 (a), Jaya (b) et IKP (c) en relation avec la température moyenne journalière de l'eau. Ndiaye, Sénégal.

Moyenne de 4 répétitions; les lignes pleines représentent la regression quadratique et les pointillés les intervalles de confiances à 5 %.

que les feuilles supérieures. La durée d'apparition entre les feuilles successives à travers les 11 dates de semis dans l'Expérimentation I est de 4,5 jours environ pour les feuilles n°1 à n°4, et d'environ 6,5 jours des feuilles 9 à 12. Ebata (1990) et Nemoto *et al.*, (1995) trouvent également une réduction du rythme d'apparition des feuilles avec l'âge chez les *japonica* tempérés; pour Ebata (1990) cela s'explique par la réduction de la $T_{base}$ et l'augmentation de la $T_{som}$ des feuilles successives. Cela pourrait résulter en fait d'une sensibilité à une température plus basse comme le suggère notre étude. Yoshida (1981) donne une durée moyenne d'apparition des feuilles successives de 4 à 5 jours avant l'initiation paniculaire et de 7 à 8 jours après.

### *4-1-4. Modèles pour l'apparition foliaire, l'initiation et la floraison*

Un modèle phénologique détaillé peut être élaboré sur la base de la température observée en relation avec l'apparition foliaire. L'initiation paniculaire (*IP*) est introduite comme un événement à partir duquel on pourrait déterminer le numéro de la dernière feuille. Dans cette étude, il est supposé que l'initiation paniculaire précède l'émergence de trois feuilles. L'*IP* pourrait alors coïncider avec 'la feuille paniculaire - 3 feuilles' ce qui correspond à 45 jours après le trempage des semences de IKP, 50 jours pour IR 64 et 60 jours pour Jaya dans les conditions les plus favorables c'est à dire les dates associées au cycle le plus court. [Condition *IP*(0)]. Il s'ensuit que l'*IP* serait retardée si les plantes sont semées plus précocement dans l'année c'est à dire en contre-saison froide.

Sous les conditions *IP*(0), l'*IP* pourrait se produire immédiatement après la fin de la phase végétative de base (*BVP*; Yoshida, 1981). Il est supposé que le délai minimal entre la fin de la *BVP* et l'*IP* c'est à dire la phase inductive (*PSP*) correspond à l'apparition d'une feuille, soit une semaine. Cela pourrait correspondre à l'élongation du dernier entre-noeud.

Sur la base de ces hypothèses, la variabilité de la *BVP* et de la phase inductive (*PIP*) peut être mesurée et comparée avec leurs déterminants probables: la photopériode et la température de l'eau d'irrigation. En 1995, la durée de la *BVP* variait de 43 (date 6) à 54 (date 1) jours pour IR 64; de 41 (date 6) à 55 (date 2) pour IKP et de 56 (date10) à 74 (date 5) pour Jaya.

En 1996, la durée de la *BVP* était beaucoup plus courte en raison d'une valeur moyenne plus élevée de la température de l'eau d'irrigation qui aurait tendance à accélérer la germination et l'apparition des premières feuilles. La durée de la *BVP* variait de 34 (date 4) à 43 (date 2) jours pour IR 64; de 35 (date 5) à 42 (date 3) jours pour IKP; et de 37 (date 2) à 54 (date 4) jours pour Jaya. La variabilité de la *BVP* est plus faible que celle du cycle

trempage-floraison confirmant ainsi que la phase inductive est la principale source de la variation du cycle.

Par analogie avec la méthode utilisée pour le rythme d'apparition foliaire, nous avons utilisé la régression multiple pour prédire la variabilité de la phase inductive. Le tableau 4 résume une partie des différentes corrélations obtenues entre la température de l'eau d'irrigation et les progrès vers les événements de développement: trempage - F1, F1 à F4., F4 à la fin de la *BVP* et fin de la *BVP* à l'initiation paniculaire (*IP*). Les rythmes d'apparition foliaire de F4 à fin *BVP*, de fin *BVP* à l'initiation paniculaire sont généralement constants environ $0,15^{-1}$. Pour F > 4 et IP, la photopériode est inclue en plus de la température de l'eau d'irrigation comme variable de prédiction parce que des contributions significatives pour le développement (P > 0,05) ont été observées dans certains cas. Pour F1-4, la régression est de type quadratique parce que les relations entre la température de l'eau est clairement non linéaire.

Le modèle est donc exclusivement piloté par la température de l'eau d'irrigation et la photopériode. Il décrit ainsi les effets de la température et de la photopériode sur le phyllochrone. Les résultats de modélisation pour l'Expérimentation I, qui ont été utilisés pour calibrer le modèle, sont résumés dans les Fig. 13 et 14. Les dates d'apparition des feuilles, le nombre total des feuilles et les données sur la floraison sont très proches des valeurs observées (Fig. 10). La variation de la durée de la phase inductive est surtout déterminée par la température moyenne de l'eau d'irrigation qui variait de 8°C alors que la photopériode variait de 0,9 heures durant les périodes supposées correspondre à la phase inductive. En concordance avec la variabilité absolue du cycle végétatif, IR64 a le plus faible coefficient de régression pour la phase inductive par rapport à la température de l'eau d'irrigation (2,15), et Jaya le coefficient le plus élevé (4,7). Par conséquent, le développement de IR64 semble moins sensible à la température, ce qui concorde bien avec une faible $T_{base}$ trouvée pour cette variété dans une étude différente (Dingkuhn et Miézan, 1995). Cette différence, qui toutefois, n'a pas été testée statistiquement, réduit la variabilité du cycle de seulement 1 semaine pour cette variété, et pourrait par conséquent ne pas être d'une grande importance agronomique.

### *4-1-5. Validation de l'apparition foliaire basée sur le modèle phénologique*

Le modèle a été validé avec les données de l'Expérimentation II (1996). Les températures étaient plus élevées en 1996 qu'en 1995 quel que soit la date (Fig. 9). Les données de 1996 incluaient les semis plus précoces qu'en 1995, mais ne couvraient pas la totalité de la période comprise entre les saisons froides et chaudes.

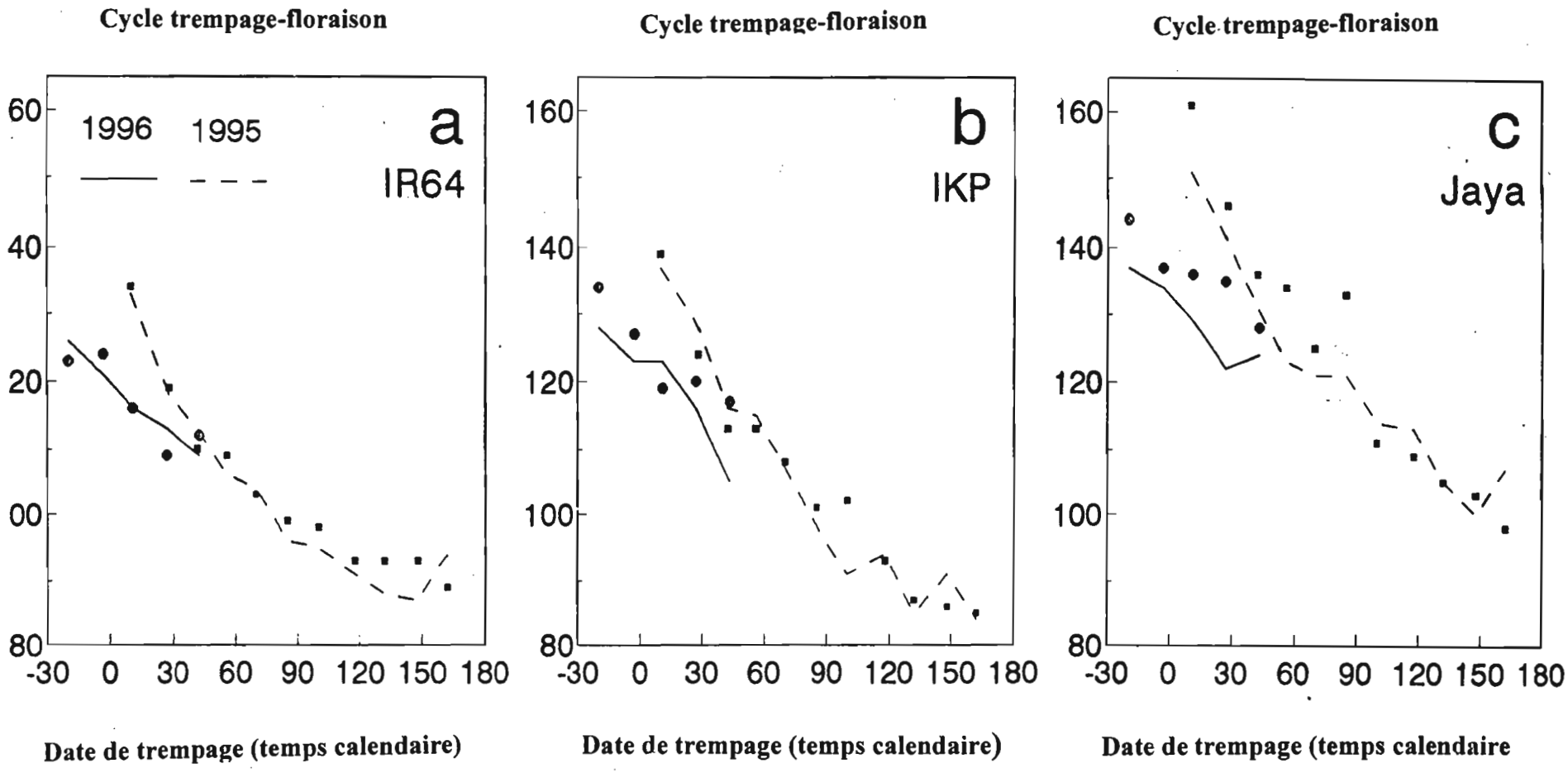



**Figure 13: comparaison des cycles (du semis à la floraison) observés (points) et les cycles simulés (lignes) en 1995 et 1996 pour 3 variétés de riz.**

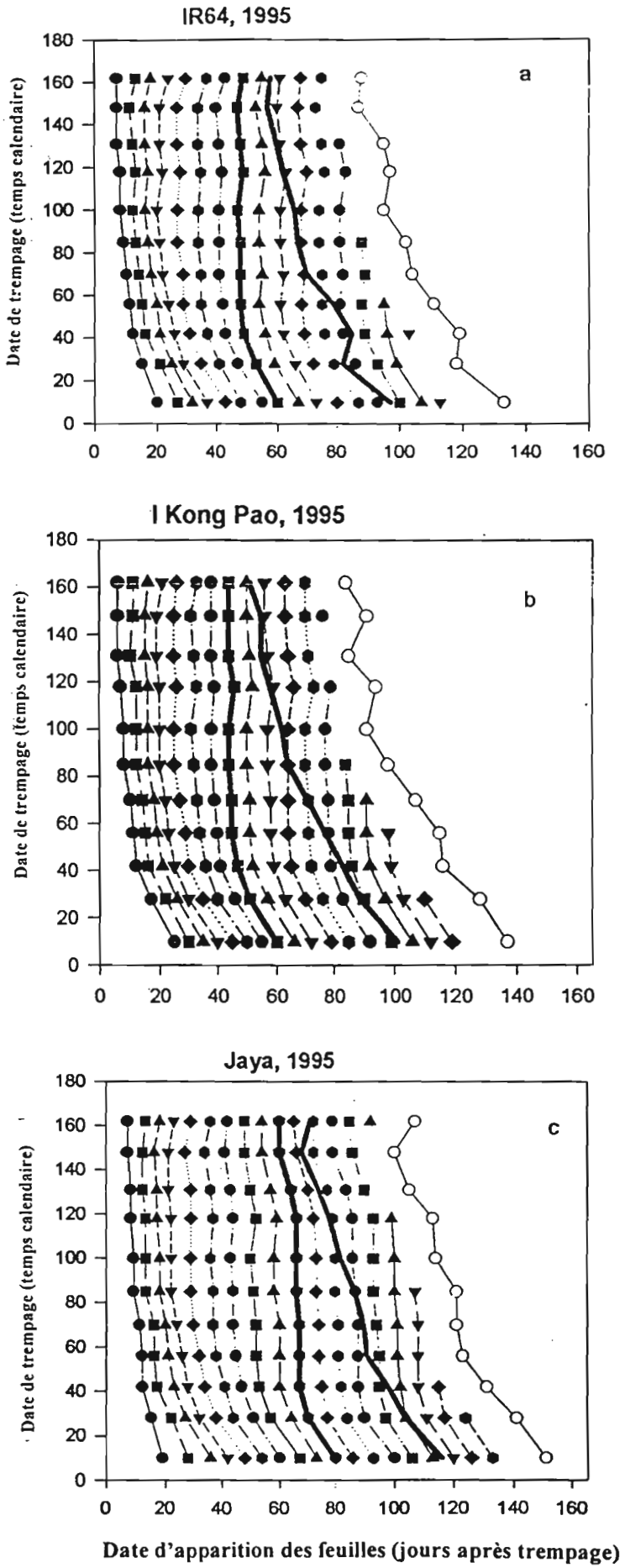



**Figure 14: Evolution simulée de l'apparition foliaire (symboles pleins) et de la floraison (symboles ouverts), fin de la phase végétative de base (BVP, 1 ère ligne en gras) et de l'initiation paniculaire (2ème ligne en gras); pour IR 64, IKP et Jaya semées à 11 dates successives.**

Le modèle prédit de façon précise que la floraison pour les semis de Janvier a été plus précoce en 1996 qu'en 1995. Les changements relatifs pour le cycle trempage-floraison ont également été correctement simulés (Fig. 13). Une légère surestimation du cycle chez Jaya pour les semis précoces a été observée à la fois en 1995 ( modèle de calibration) et 1996 (modèle de validation). Un accord satisfaisant a été aussi obtenu entre le nombre de feuilles simulé et observé. Le modèle prédit que le nombre des feuilles en 1996 devrait être identique à celui de 1995 malgré des dates de floraison plus précoces.

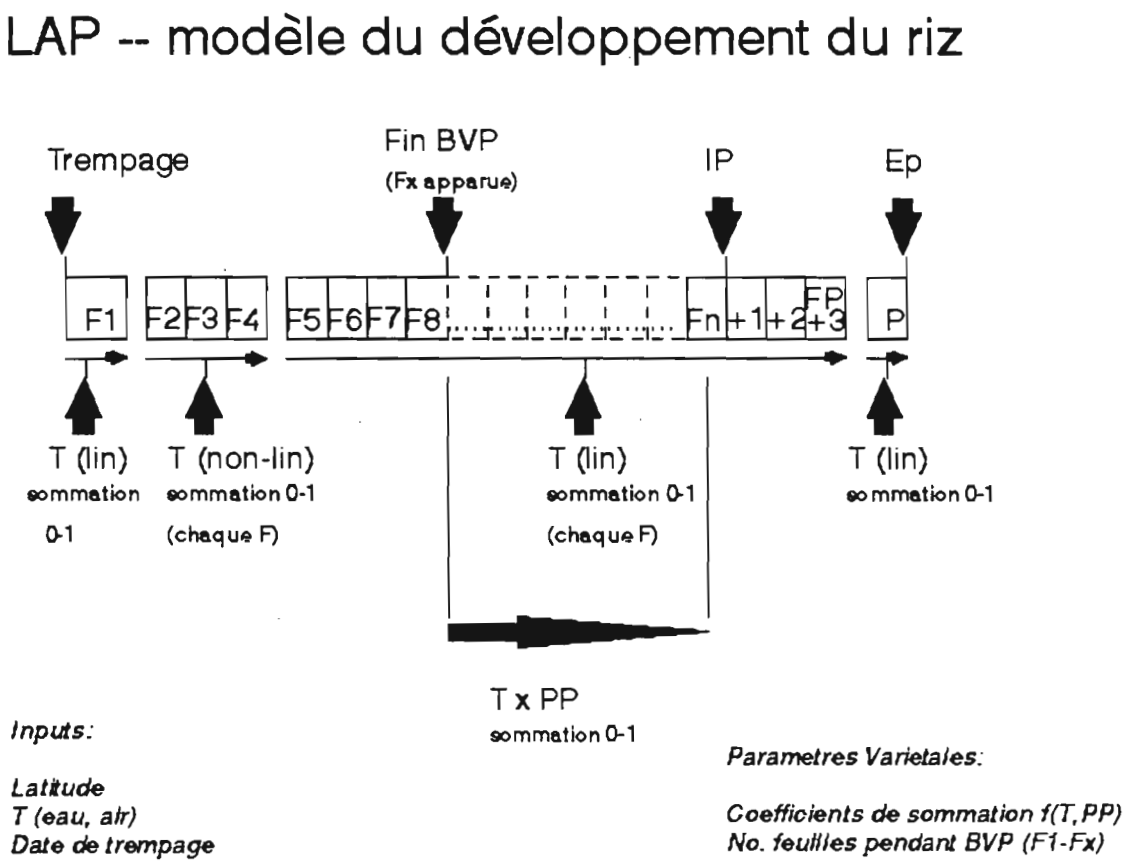
### *4-1-6. Discussion du modèle LAP*

Le modèle de simulation (**L**eaf **AP**pearance ou Apparition foliaire, *LAP*), est basé sur des suppositions phénologiques et des relations empiriques entre le taux de développement (ex. apparition séquentielle des feuilles) et des conditions externes (températures de l'air et de l'eau, photopériode). Les suppositions de base sont (1) qu'une *BVP* non-inductive existe, qui est bien décrite non par une période fixe du temps mais par un nombre fixe de feuilles qui apparaissent durant cette période; (2) qu'après la *BVP*, une période inductive commence durant laquelle les feuilles continuent d'apparaître jusqu'à l'initiation efficace de la panicule; et (3) qu'il n'y a plus de nouvelles feuilles initiées après l'*IP*, ce qui aura pour conséquence de limiter les apparitions foliaires au peu de feuilles qui sont dans le processus de l'*IP*. Le modèle est illustré par l'organigramme de la figure 14 bis.

La Fig. 14 illustre la génération par le modèle *LAP* de la succession des feuilles qui coïncident avec les facteurs de développement tel que la fin de la *BVP*/le début de la phase inductive (*PSP*) et l'initiation paniculaire; Cette association permet de déterminer la fin de la production des feuilles à une date donnée. Le modèle avait une conséquence surprenante que le cycle végétatif pourrait varier sur la base de quantum juxtaposés, chaque quantum étant l'équivalent au temps qui sépare l'initiation d'une feuille de celle de la feuille suivante (environ une semaine). Parce que la panicule est initiée à partir du même point de croissance qui produit également les feuilles, l'initiation de la panicule et celle des feuilles ne sont pas des événements indépendants. Dans la Fig. 14, les effets du quantum (nombre de feuille) sur le cycle végétatif (floraison) sont manifestes sur la ligne reliant les différentes dates de floraison pour les différentes dates de semis. Si le modèle est correct, la floraison serait difficile à prédire avec la précision d'une semaine pour une talle donnée. La synchronisation de la floraison au sein d'une population de talles ne serait pas plus précise à une semaine près à moins qu'il existe un mécanisme qui pourrait synchroniser l'initiation foliaire ce qui est physiologiquement improbable.

L'incertitude majeure avec le modèle est son traitement du temps qui sépare l'apparition de la feuille paniculaire de celle de la panicule. Durant cette période on assiste à une élongation des tiges, et ce processus pourrait prendre une période plus longue ou

Figure 14 bis. Diagramme schématique du modèle LAP. PP = photopériode, BVP = phase végétative de base, T = température, IP = initiation paniculaire, F = feuille, FP = feuille paniculaire, Ep = épiaison, lin = linéraire, non-lin = non linéaire.




plus courte, ou pourrait être incomplet selon l'action des températures. Les échantillons des dates de semis dans la présente étude n'inclut pas une diversité suffisante de conditions durant l'épiaison pouvant fournir une telle information. Une étude précédente (Dingkuhn *et al.*, 1995) indiquait qu'un retard spécifique se produisait lorsque les températures minimales de l'air sont basses durant la période de la différentiation florale (montaison à la floraison).

### *4-1-7. Différences variétales et paramètres possibles pour la sélection variétale*

Les trois cultivars testés diffèrent pour leur cycle total (IR64 et IKP sont précoces, Jaya a un cycle long) et la variabilité (plasticité) de leur cycle. En terme de plasticité, IR64 et IKP, qui fleurissent au bout de 90 jours après le trempage des semences en hivernage présentent un intérêt particulier. En 1995, le cycle trempage-floraison variait de 45 jours pour IR64 (46 jours simulés) et de 54 jours pour IKP (53 jours simulés). Dans une étude précédente, qui démontrait une différence variétale voisine (Dingkuhn *et al.*, 1995), le

cycle le plus stable de IR64 est expliqué par une $T_{base}$ basse (par rapport à IKP et Jaya) et une sensibilité plus importante à la photopériode (par rapport à IKP qui est insensible). La présente étude ne peut pas fournir une interprétation statistique de ces résultats, par contre les Fig. 12 indiquent que la $T_{base}$ de IR64 pourrait être plus basse que celle de Jaya. Il est maintenant clair toutefois que les phases phénologiques contribuent à la variation saisonnière du cycle végétatif, et cette connaissance pourrait fournir une meilleure approche pour la sélection à partir des réponses photothermiques.

Sur la base de ces trois cultivars, les données sur les environnements et du modèle, environ un tiers (1/3) de la variabilité du cycle végétatif est dû à la variation de la durée de la *BVP*, et deux tiers (2/3) à la variation de la durée de la phase d'induction florale (*PIP*). La variabilité de la *BVP* est surtout causée par les effets de la température sur la germination et l'apparition de la première feuille, et à un degré moindre, sur l'apparition de la $2^{ème}$ à la $4^{ème}$ feuille. La variation cumulée de la *BVP* est de 13 jours pour IR64 (47 à 60 jours), 16 jours pour IKP (44 à 60 jours), et 20 jours pour Jaya (60 à 80 jours) (Fig. 14). Cette variabilité pourrait être due au retard thermique des processus de différenciation végétative.

La variation estimée de la période inductive (*PSP*) est de 25 jours pour IR64 (9 à 34 jours), 34 jours pour IKP (7 à 41 jours) et 28 jours pour Jaya (8 à 36 jours). Dans les conditions expérimentales avec les cultivars relativement non sensibles à la photopériode, la température de l'eau pourrait être déterminante pour cette variabilité. Les effets prononcés de la photopériode pourraient réduire le cycle des semis précoces au lieu de l accroître. Il se pourrait que l'induction florale requiert un certain nombre de données photothermiques alors que la durée de la *BVP* dépend uniquement des données thermiques. Cette hypothèse gagnerait à être confirmée.

Ces résultats indiquent qu'un criblage variétal rapide donc moins coûteux pour la température de base et la température optimale pourrait être possible à partir de la germination et l'apparition des feuilles précoces. Ce criblage pourrait se baser sur une série de tests de germination sur différents environnements thermiques, par exemple des incubateurs avec thermostats. Si l'on trouve une diversité génétique suffisante, cette approche pourrait permettre de mettre au point des cultivars à cycle court avec une vigueur à la levée dans des environnements exposés précocement à des températures basses. Nous ne pouvions pas proposer une approche similaire aussi rapide pour les faibles besoins photothermiques pour l'induction florale, parce que cela nécessiterait de semer les plantes pendant plusieurs mois dans différents environnements photothermiques.

### *4-1-8. Conclusions*

Les composantes phénologiques de la variation du cycle végétatif du riz dans un environnement très variable comme le Sahel ont été évaluées à partir d'un semis échelonné de trois cultivars. Des observations détaillées sur l'apparition foliaire, la floraison, les températures de l'eau et de l'air ont été analysées sur une approche de modélisation. Deux sources majeures de variabilité ont été identifiées: (1) les retards dus aux effets thermiques de la germination et de l'apparition des générations précoces des feuilles; et (2) les retards dus aux effets photothermiques sur l'induction florale au cours de la phase inductive (*PSP*). Les générations précoces des feuilles ont une température optimale distincte de 23°C, alors que la germination et l'apparition des générations tardives des feuilles ne montrent pas de température optimale au sein de la gamme mesurée. La température de base est similaire pour la germination et les générations précoces des feuilles, mais elle ne peut pas être mesurée de façon précise. C'est plutôt la température, et non la photopériode, qui serait le principal facteur déterminant pour la variation du cycle, les cycles longs étant associés à une augmentation du nombre des feuilles.

La diversité des températures de base et optimales peut être rapidement mesurée dans une série de tests de germination dans des environnements thermiquement variables, mais leur utilisation pour la réponse photothermique des plantes durant l'induction florale (*PSP*) n'est pas claire. La modélisation pourrait aider dans le futur pour l'étude de ces mécanismes. Dans la présente étude, le modèle *LAP* a été utilisé pour identifier les stades phénologiques et les causes spécifiques de la variation du cycle végétatif de ses cultivars.

## 4-2. CYCLE VÉGÉTATIF DU RIZ ET RYTHME D'APPARITION DES FEUILLES DANS UN ENVIRONNEMENT THERMIQUE VARIABLE: DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

Une diversité du cycle du riz est un élément déterminant majeur pour son adaptation agro-écologique et agronomique. La sélection pour un cycle ciblé, doit toutefois tenir compte des facteurs environnementaux, tels la photopériode ou la température, qui influenceraient le cycle d'un génotype. Si ces paramètres varient beaucoup selon les saisons ou les années, le sélectionneur aurait sélectionné pour un cycle absolu spécifique, mais aussi pour un exemple spécifique de réponses photothermiques. Cela pourrait être fait empiriquement si d'une part, une grande marge d'environnements sélectifs (physiquement ou temporairement pas trop éloignés les uns des autres) était disponible et si d'autre part, ces conditions sont prédictives. Si ce n'est pas le cas, les outils de sélection doivent se baser sur les mesures des paramètres indicatifs des réactions photothermiques de chaque génotype. Cela est particulièrement important pour le riz irrigué dans des milieux arides, tel le Sahel, où les environnements photothermiques sont extrêmement variables et non prédictifs (Dingkuhn, 1995).

Une série d'études précédentes, basée sur un modèle simple des effets photopériodiques ou «microclimatiques» du climat (Dingkuhn *et al.*, 1995), a permis de classer les génotypes de riz selon leurs constantes photothermiques (Dingkuhn et Miézan, 1995). En relation avec la sélection, cette approche a l'inconvénient de nécessiter la totalité de la période qui va du semis à la floraison rendant de ce fait, impossible l'utilisation d'outils de sélection économiques basés sur une période d'observation plus courte. Le chapitre précédent présente par conséquent un modèle qui décompose le cycle en différentes portions de durée plus courte et mesurable (Sié *et al.*, 1997a). Les résultats montrent que le cycle est déterminé par deux facteurs essentiels. Au stade juvénile, les basses températures de l'eau retardent la germination et l'apparition des 3-5 premières feuilles. Le second facteur essentiel pour le cycle est la durée de la phase inductive (*PSP*), qui dépend à la fois de la photopériode et de la température de l'eau d'irrigation. La technique des régressions multiples a permis de déduire de façon empirique des constantes photothermiques; ceci a débouché sur la mise au point d'un modèle simple.

Nous nous proposons dans ce chapitre d'appliquer le modèle, qui a été mis au point à partir des observations sur trois variétés témoins (IR64, I Kong Pao et Jaya), à 15 autres génotypes de cycle variable de même que leur adaptation saisonnière. L'objectif étant d'identifier des caractères photothermiques mesurables qui ont à la fois un effet sur la durée du cycle et une diversité à travers les génotypes.

Un modèle phénologique détaillé (*LAP*) a été utilisé pour décomposer les effets thermiques et photopériodiques sur l'initiation paniculaire; ce modèle a été préalablement développé et validé (Sié *et al.*, 1997a) à partir d'un sous échantillon des variétés utilisées dans cette étude (IR64, I Kong Pao et Jaya). Les suppositions de base du modèle sont que la durée de la *BVP* dépend d'une part du nombre de feuilles qui doivent apparaître avant que l'induction florale soit possible, et d'autre part les effets de la température sur le rythme d'apparition de ces feuilles. La *BVP* est suivie par une période durant laquelle la température et la photopériode déterminent de façon additive le taux de l'induction florale basée sur le principe de la sommation des températures. Les modèles additifs pour les effets combinés de la température et de la photopériode ont été empiriquement déterminés par la régressions multiple. La période d'induction de la panicule (*PIP*) prend fin avec son initiation.

### *4-2-1. Différences variétale et saisonnière sur le cycle semis-floraison*

Le cycle du trempage - floraison est généralement plus élevé en contre-saison froide (semis entre mi-Janvier et mi-Février), plus court en hivernage (mi-Mai à mi-Juin), et intermédiaire en contre-saison chaude (mi-Mars à mi-Avril) (Tableau 5). Cet exemple est associé avec: - les températures les plus basses durant la contre-saison froide, - les jours les plus longs (à la période estimée de l'initiation paniculaire) au cours de la contre-saison chaude, - des températures et photopériodes intermédiaires durant la saison humide. Les détails des températures et des photopériodes sont décrits dans le chapitre précédent.

La floraison la plus précoce a été observée avec la variété IET109 au cours de la saison humide (46 jours après le trempage [JAT]), mais cette lignée fleurit en 98 jours en contre-saison froide. La floraison la plus tardive a été observée chez la variété BG 90-2 qui a fleuri en 155 JAT durant la contre-saison froide (155 JAT), par rapport à 96 JAT en saison humide.

A partir de la moyenne de trois dates de semis espacées chacune de 15 jours pour chacune des trois saisons, IR13240-108-2-2-3 (IR13240) a le cycle trempage-floraison le moins variable (23,7 jours seulement de différence entre 2 saisons), alors que BG 90-2 a le cycle le plus variable (jusqu'à 53 jours), suivie de IR 42 (50,7 jours). IR13240 est la seule lignée qui possède le même cycle durant l'hivernage et la contre-saison chaude, son cycle s'accroît seulement en conditions de basse température.

La Fig. 15 présente les données détaillées sur l'apparition des feuilles et la floraison pour trois variétés type résumant les différentes formes de réponses phénologiques trouvées pour les 18 génotypes: IR13240 avec un cycle pratiquement constant, IR 42 avec un cycle extrêmement long durant la contre-saison froide et IR 4630-22-2 (IR4630) avec

**Tableau 5: Phénologie de 18 variétés de riz selon 11 dates de semis (Expérimentation I)**

| | CSF | | CSC | | HIV | | FL50 | FL50 | Topt |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | NbF | FL50 | NbF | FL50 | NbF | FL50 | maxi | mini | |
| V1:IR8 | 17,00 | 144,33 | 16,33 | 119,33 | 14,00 | 98,33 | 149,00 | 97 | 24,6 |
| V2: BG90-2 | 16,67 | 155,33 | 16,67 | 122,33 | 14,67 | 102,33 | 166,00 | 96 | 24 |
| V3: Jaya | 18,00 | 148,09 0,91* | 15,67 | 121,75 1,18 | 14,67 | 101,75 1,41 | 161,00 | 98 | 24,2 |
| V4: IR1529 | 16,33 | 145,00 | 15,67 | 118,00 | 14,00 | 102,33 | 157,00 | 97 | 23,2 |
| V5: IR 64 | 16,67 | 120,92 0,85 | 13,67 | 100,08 0,98 | 12,67 | 91,42 1,39 | 134,00 | 89 | 22,2 |
| V6: IR13240 | 15,33 | 115,33 | 14,00 | 92,00 | 13,67 | 91,67 | 123,00 | 90 | 22,1 |
| V7:32 Xuan | 15,67 | 121,33 | 14,00 | 101,00 | 12,67 | 90,00 | 132,00 | 87 | 23,1 |
| V8:IR29725 | 14,00 | 115,33 | 13,67 | 98,67 | 12,00 | 83,00 | 128,00 | 83 | 24,6 |
| V9:IR31785 | 14,00 | 112,67 | 13,00 | 92,33 | 12,00 | 79,33 | 124,00 | 77 | 21,7 |
| V10: IKP | 15,67 | 125.08 0,98 | 13,67 | 102,67 1,4 | 12,00 | 85,83 1,43 | 139,00 | 85 | 22,8 |
| V11: ITA306 | 17,00 | 137,67 | 15,67 | 126,67 | 15,00 | 100,00 | 144,00 | 98 | 23,1 |
| V12: IR4630 | 17,00 | 133,67 | 16,33 | 125,00 | 15,33 | 108,33 | 139,00 | 99 | 23,1 |
| V13: Bw293 | 17,00 | 133,00 | 17,33 | 117,33 | 15,00 | 105,67 | 144,00 | 100 | 22,7 |
| V14: IR 42 | 19,00 | 153,00 | 16,67 | 123,33 | 14,00 | 102,33 | 168,00 | 96 | 22,1 |
| V15:IET 109 | 13,00 | 97,67 | 10,00 | 66,00 | 8,33 | 57,33 | 110,00 | 46 | 23,1 |
| V16: ITA 123 | 15,00 | 124,67 | 15,00 | 112,33 | 14,00 | 100,67 | 136,00 | 94 | 23,3 |
| V17: IR36 | 15,67 | 131,00 | 15,33 | 122,33 | 13,67 | 99,00 | 136,00 | 95 | 23,3 |
| V18: 4456 | 15,67 | 129,00 | 14,67 | 109,67 | 13,67 | 92,33 | 138,00 | 86 | 22 |

| Date de trempage | Date de semis | |
|---|---|---|
| 10/01/1995 | 15/01/1995 | D1 |
| 28/01/1995 | 02/02/1995 | D2 |
| 11/02/1995 | 15/02/1995 | D3 |
| 25/02/1995 | 01/03/1995 | D4 |
| 11/03/1995 | 17/03/1995 | D5 |
| 26/03/1995 | 31/03/1995 | D6 |
| 10/04/1995 | 14/04/1995 | D7 |
| 28/04/1995 | 02/05/1995 | D8 |
| 11/05/1995 | 15/05/1995 | D9 |
| 28/05/1995 | 01/06/1995 | D10 |
| 11/06/1995 | 16/06/1995 | D11 |

**CSF = Contre-saison froide (D1+D2+D3)**

**CSC= Contre-saison chaude (D5+D6+D7)**

**HIV= Hivernage (D9+D10+D11)**

**Nb F= Nombre total de feuilles**

**FL50= Floraison à 50% (en jours)**

***: écart type**

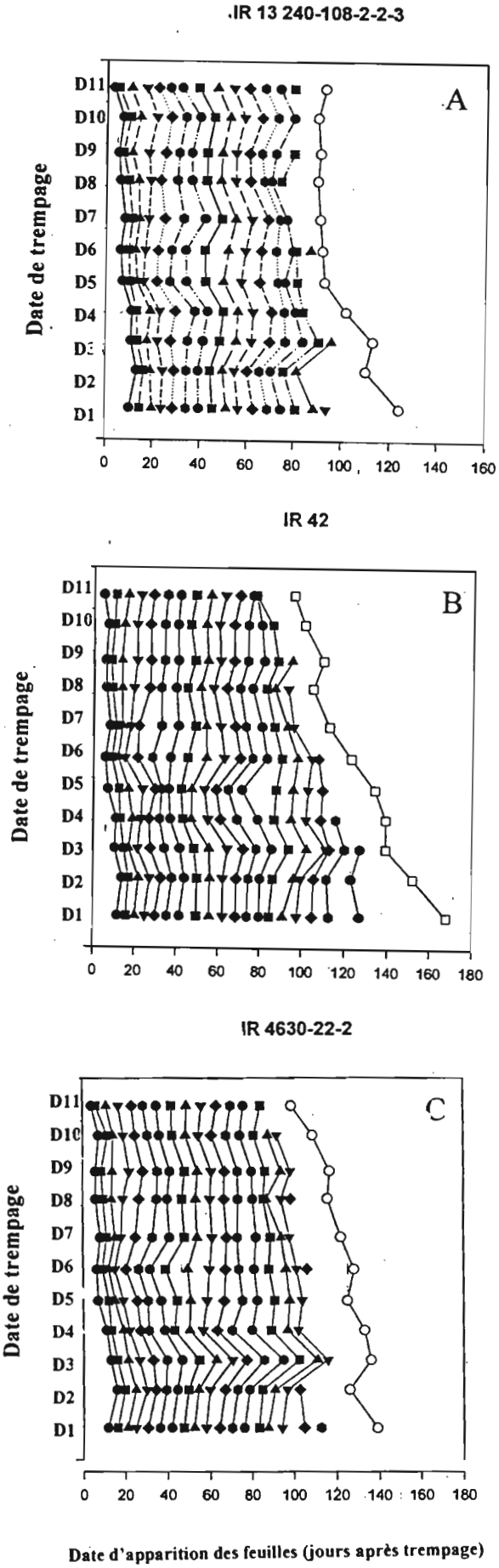



**Figure 15: Evolution de la date d'apparition des feuilles (symboles pleins) et de la date de floraison à 50 % (symboles vides) en fonction de la date de semis (date de trempage), pour 3 génotypes de riz semés tous les 15 jours. (a: IR 13240, b: IR 42, c: IR 4630).**

un cycle relativement long durant la contre-saison chaude. Dans chacun des trois cas, il y a un écart bien marqué de l'apparition de la première feuille durant la contre-saison froide, suivi par une succession rapide des trois feuilles suivantes; le rythme d'apparition foliaire est presque homogène quel que soit la saison et le génotype. En conséquence, le nombre total de feuilles sera dépendant de la durée totale du cycle.

### *4-2-2. Les effets de la température sur l'apparition de la première feuille*

La durée allant du trempage à l'émergence de la première feuille (la germination) varie de 4 à 13 jours, correspondant à la vitesse de germination comprise entre 0,25 et 0,08 jours$^{-1}$ (Fig. 16). Cette vitesse de développement est linéairement corrélée à la température de l'eau quel que soit le génotype, et il n'y a pas de différence variétale. La moyenne des températures de base pour tous les génotypes est de 8°C avec une précision de 5 % entre 6 °C et 9,5 °C. Dans la limite des températures observées (15 °C à 27 °C), la vitesse de germination répond linéairement indiquant que la température optimale, si elle existe est supérieure à 27 °C. Le zéro végétatif de la germination étant plus bas (Yoshida, 1981), la température la plus basse observée (15 °C) ne permet pas de déceler une différence variétale attribuable au froid. Ceci est à la base du choix de 10 °C pour le criblage pour la tolérance au froid qui s'effectue aux environs de 10 °C (Xu et Shen, 1988). Il est donc difficile de cribler dans nos conditions en utilisant la température de base de la germination. Certains auteurs ont utilisé des températures plus basses (Dome *et al.*, 1981; Li *et al.*, 1980 Mani et Sharma, 1988).

### *4-2-3. Les effets de la température sur l'apparition de la feuille n°1 à 4.*

Comme déjà décrit dans le chapitre précédent, la vitesse d'émergence de la première à la quatrième feuille suit une réponse à la température de type parabolique avec un optimum distinct. Toutefois la valeur de la réponse n'est pas homogène suivant les génotypes, quelques uns diffèrent très nettement (Fig. 17). IR13240 montre une température optimale distincte à 22 °C associée à une forte réduction de la vitesse d'apparition foliaire en dessous et au-dessus de cette valeur. L'intervalle de confiance de la température de base extrapolée est de 8,5 à 13 °C. Par opposition, IR 29725-40-3-2-3 (IR29725) a une température optimale moins distincte aux environs de 25 °C et apparaît être insensible à la température comprise entre 15 et 28 °C. Cette réponse «plate» n'a été observée chez aucun autre génotype. La variété IR 8 souvent utilisée comme témoin sensible pour la tolérance au froid (Patena *et al.*, 1980.) a une réponse parabolique très significative avec des valeurs élevées pour les températures de base (15 °C) et optimales (25 °C).

Malgré la faible variabilité des températures optimales pour l'apparition des feuilles n° 1 à 4 (21,7 à 24,6 °C), les 3 variétés témoins répétées IR 64, I Kong Pao et Jaya

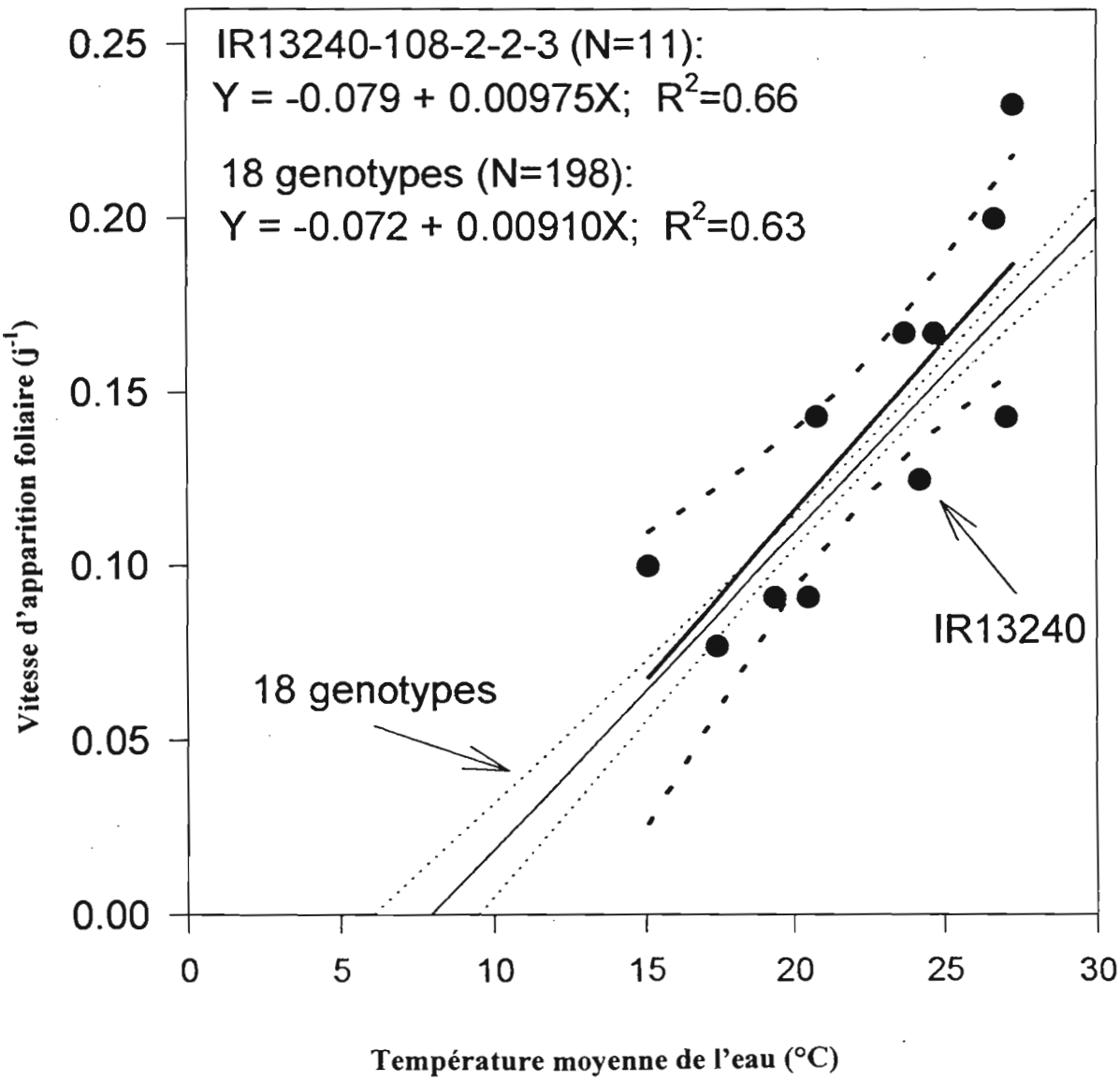



**Figure 16: Taux de développement (inverse de la durée) du trempage à l'apparition de la 1 ère feuille en relation avec la température moyenne journalière de l'eau. La ligne en gras représente la régression linéaire pour IR 13240-108-2-2-3 et la ligne fine l'ensemble des 18 génotypes. les lignes pleines représentent la régression quadratique et les pointillés les intervalles de confiances à 5 %.**

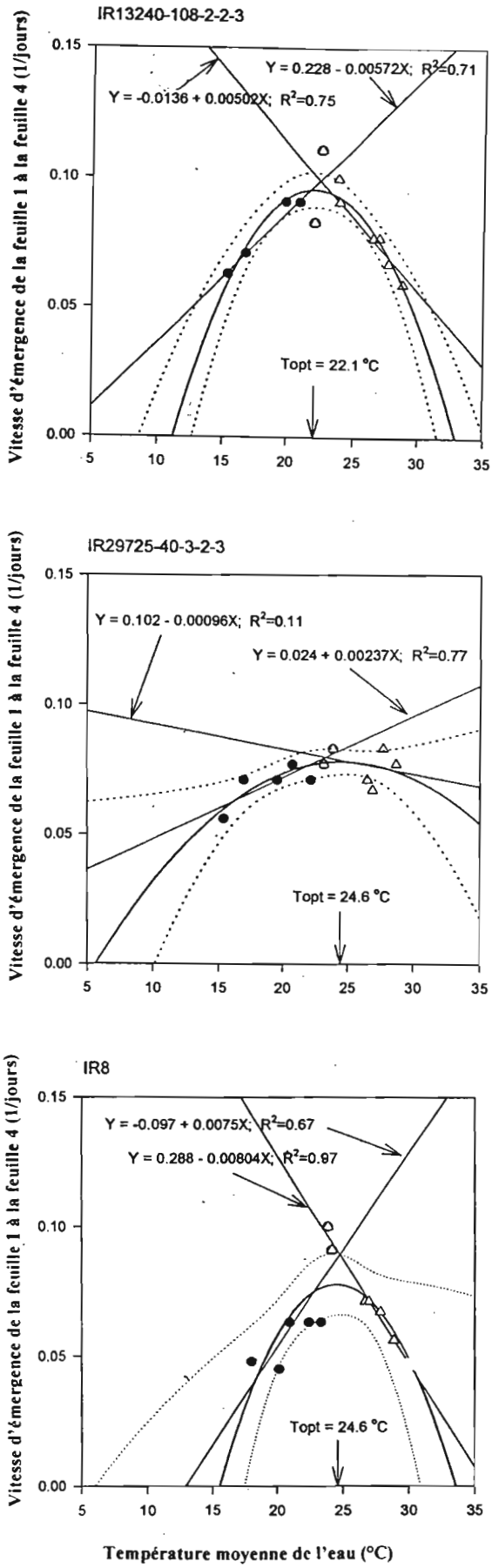



**Figure 17**: Taux de développement (inverse de la durée) à partir de l'apparition de la 1ère feuille à celle de la 4ème feuille pour 3 génotypes en relation avec la température moyenne journalière de l'eau. les lignes pleines représentent la régression quadratique et les pointillés les intervalles de confiances à 5 %.

sont statistiquement significatives (Fig. 18). Cela ne pourrait pas être confirmé pour les 15 autres génotypes, pour lesquels les 11 dates de semis n'ont pas été répétées. Les erreurs standards étant presque similaires pour les 3 variétés témoins, on peut appliquer la même précision aux autres génotypes.

Une corrélation hautement significative ($P<0,01$) a été observée entre la température optimale et la moyenne des plastochrones (temps qui sépare l'émission de deux feuilles successives).

successives à la température optimale pour tous les génotypes. Par conséquent, les génotypes qui ont une $T_{opt}$ faible ont les successions des feuilles les plus rapides à cet optimum que les autres génotypes. La distribution des variétés dans le diagramme présenté dans la Fig. 18 montre une certaine relation avec les propriétés agronomiques des génotypes. Les 4 variétés à cycle moyen cultivées au Sahel, IR 1529-680-3, Jaya, IR 8 et BG 90-2 se retrouvent sur la partie supérieure droite du plan. Les variétés de cycle moyen BW 293-2 et ITA 306 qui viennent d'être vulgarisées au Sénégal montrent un comportement similaire. Par contre, les 2 types extrêmes dans la partie inférieure gauche du plan, IR13240 et IR 31785-58-1-2-3 (IR31785) sont des variétés précoces sélectionnées spécialement pour la contre saison au Sahel; elles sont caractérisées par des $T_{opt}$ faibles et des vitesse de développent élevées à cette température. La seule présence inexpliquée dans ce schéma est celle de IR29725 (variété précoce dans le cadran supérieur droit de la Fig. 18), qui se caractérise par une $T_{opt}$ plus élevée.

Il serait trop prétentieux d'affirmer sur la base de ces données que la recherche de matériel précoce adapté à l'adversité du climat Sahélien de contre saison doit avoir une vitesse élevée d'apparition des feuilles et une faible $T_{opt}$. Si cette assertion est confirmée par des études futures, alors des techniques de sélection pourraient être mises au point pour le criblage à partir du rythme d'apparition foliaire à des stades de développement très jeunes.

### *4-2-4. Les effets de la température et de la photopériode sur la durée de la PSP*

Parmi les différentes phases phénologiques déterminées dans le chapitre précédent, la phase qui va de la fin de la *BVP* à l'*IP* (*PSP*) est la plus variable pour un génotype donné. (A travers plusieurs génotypes sur un environnement donné, la *BVP* est la phase la plus variable) [Vergara et Chang, 1985].

En vue de quantifier de manière approximative la contribution des deux principaux déterminants environnementaux de la *PSP*, la photopériode et la température, nous avions regroupé les 11 dates en 3 groupes de 3 dates de semis, chacune représentant la contre-saison froide (*CSF*), la contre-saison chaude (*CSC*) et la saison humide (*HIV*). Pour simplifier, nous utilisons la période allant de la fin de la *BVP* (déterminée précédemment

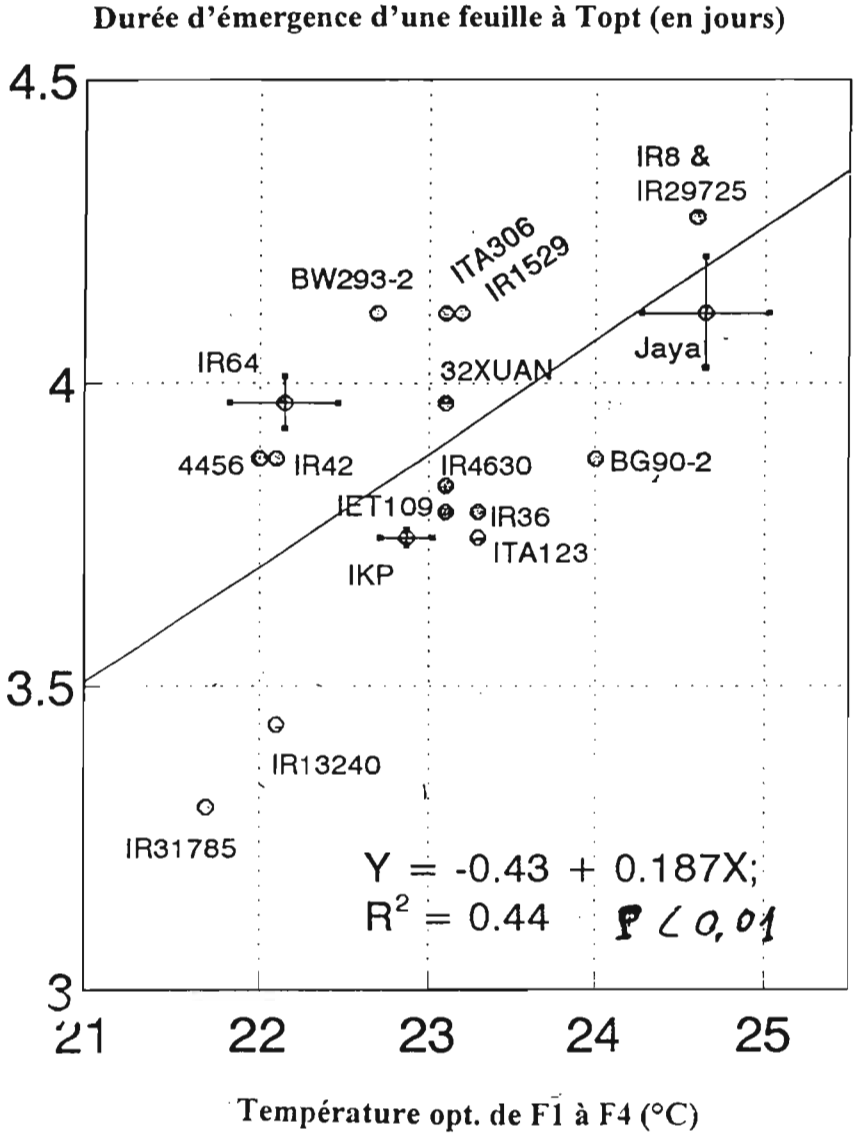



**Figure 18: Relation entre la durée moyenne de l'apparition foliaire de 2 feuilles successives (sous des températures optimum; feuilles 2, 3, 4 inclues) et la température optimum (déduite à partir de la Fig. 17) pour 18 génotypes. Les barres représentent l'erreur standard pour 3 génotypes à partir de 4 répétitions;**

en terme de nombre de feuilles) à la floraison, puisque l'on a montré que c'était cette phase qui était variable. Durant la *CSF*, la croissance végétative du riz est affectée par des basses températures et des jours courts, en *CSC*, les températures sont normales à supra-optimales et les jours sont longs, et en *HIV*, les températures sont optimales et les photopériodes sont intermédiaires. L'analyse suivante utilise le cycle de l'*HIV* comme référence, en vue d'évaluer les changements dans la durée de la période *BVP* - floraison en *CSF* et *CSC*. L'écart *CSC* - *HIV* est exliqué par l'effet de la photopériode Fig.19. On constate que quelques génotypes ont augmenté la durée de leur cycle durant les deux contre saisons *CSF* et *CSC* (ex. IR 42, et IR 8), tandis que d'autres ont un cycle stable quel que soit la saison (ex. IR13240, IR 64, 32XUAN). Ces dernières ont été préalablement classées de manière indépendante comme des génotypes ayant des $T_{base}$ basses (Dingkuhn et Miézan, 1995). Deux génotypes ont montré un accroissement modeste de la durée totale de leur cycle durant la *CSF* mais très prononcé durant la *CSC* (IR4630 et ITA 123). Tout comme le diagramme de la Fig. 18 qui est basé sur le rythme d'apparition foliaire, la Fig. 19 regroupe les variétés cultivées au Sahel de cycle moyen IR 8, BG 90-2, IR 1529, Jaya, BW 293-2 et ITA 306 dans un bloc qui est considérablement distant de la variété de contre saison de cycle précoce IR13240.

La Fig. 19 indique que la variabilité du cycle en *CSF* est essentiellement gouvernée par la température, alors que la variabilité au cours de la *CSC* est surtout due à l'action de la photopériode. Les données indiquent que l'induction de la panicule chez IR13240 est extrêmement insensible aux basses températures et aux jours longs, alors que chez IR 42 et IR 8, elle est sensible aux deux à la fois. IR4630 et ITA 123 sont photosensibles mais non thermosensibles. Cela confirme par exemple la floraison précoce observée chez ce dernier cultivar au Burkina en contre-saison froide.

La classification des génotypes montre des similarités avec la classification obtenue par Dingkuhn et Miézan (1995) conduite sur la base du cycle semis-floraison, qui identifiait IR13240, 32XUAN et IR 64 comme étant non thermo et non photosensibles, et IR4630, IR 42, IR 36 et ITA 306 comme photosensibles (Dingkuhn et Miézan, 1995; modèle sous-jacent décrit par Dingkuhn *et al.*, 1995). Cependant des différences existent par exemple pour les variétés de IR 8, BG 90-2 et IR1529 pour lesquelles nos résultats montrent une thermosensibilité. Ces désaccords pourraient être probablement dus à une focalisation sur des stades de croissances spécifiques dans notre analyse, alors que Dingkuhn et Miézan (1995) n'ont pas fait de distinction *a priori* au sein des phases de croissance. L'utilisation de la variété IR 8 comme témoin sensible pour les tests de tolérance au froid militerait en notre faveur.

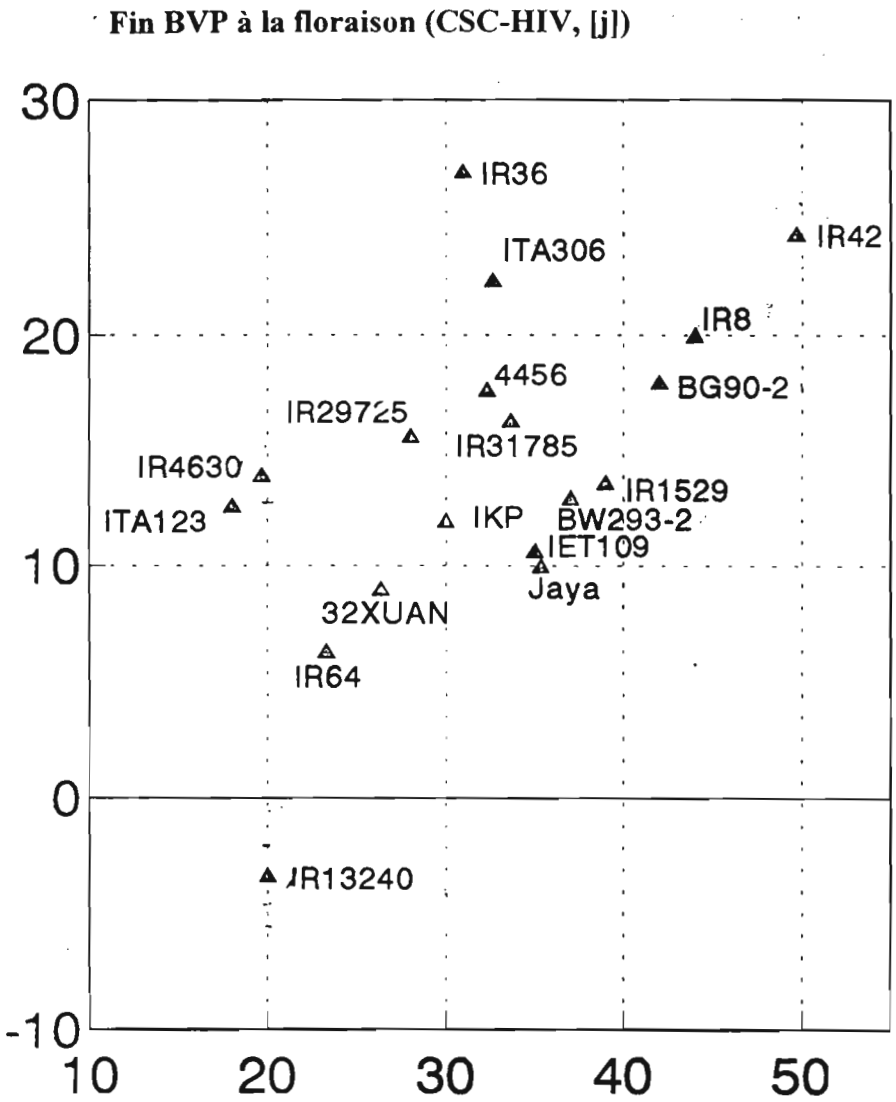



**Figure 19: Evolution de la durée entre la fin de la BVP et la date de floraison à 50 % à partir de l'hivernage (HIV) et de la contre saison chaude (CSC), la même différence est calculée pour l'HIV et la CSF pour 18 génotypes.**

### *4-2-5. Relation entre la floraison et le nombre de feuilles dans plusieurs types photothermiques*

Il a été postulé que l'action de la photopériode agirait sur le nombre des feuilles, alors que les effets de la température influenceraient la durée du cycle (Yoshida, 1981). La théorie qui en découle stipule que les basses températures augmenteraient la durée du cycle à travers l'allongement du temps d'apparition de deux feuilles successives, et par conséquent allongeraient la *BVP*. Nos données ne sont pas tout à fait en conformité avec cette théorie, mais elles sont supportées par des résultats plus récents de Yin (1996) et Yin et Kropff (1996). Comme l'indique la Fig. 20, en comparant le nombre de feuilles produites sous les 3 campagnes, il existe une relation entre le nombre de feuilles et la durée du cycle que la plante soit photosensible ou non.

Cette différence avec le modèle de Yoshida (1981) peut s'expliquer par les conditions expérimentales spécifiques de la présente étude. Comme il a été décrit de façon détaillée dans le chapitre précédent, la durée de la *PSP* est fortement déterminée par une interaction entre la photopériode et la température. Par conséquent, chaque fois que les températures basses retardent l'induction photopériodique, de nouvelles feuilles continuent d'émerger. Si cette interprétation est correcte, il ne devrait pas voir les effets de la température sur le nombre des feuilles chez des génotypes non photosensibles, comme les variétés *japonica* de type tempéré. Par ailleurs, il y' a aussi le fait que dans notre étude, les températures de l'eau au début de la *CSF* (autour de 15 °C) n'étaient pas suffisamment basses pour entraîner un allongement significatif de la durée du cycle à travers le ralentissement de l'apparition des feuilles précoces. Dans les environnements ayant des températures beaucoup plus basses en début de saison, l'apparition des feuilles pourrait avoir un effet marqué sur le cycle végétatif, alors que le nombre des feuilles serait moins affecté.

### *4-2-6. Synthèse des observations*

La présente étude confirme, comme déjà décrit dans le chapitre précédent, que la variation du cycle du riz au Sahel dépend principalement (1) de la germination, (2) du rythme d'apparition des feuilles successives pour les quatre premières feuilles, et (3) la durée du processus de l'induction de la panicule après la *BVP*. Les deux premiers processus sont purement de type végétatif, et donc, dépendent de la température mais pas de la photopériode. Le dernier processus (*PSP*) dépend de façon interactive de la température et de la photopériode. Les différences de cycle entre génotypes dans un environnement favorable (*HIV*), dépendant essentiellement de la *BVP* qui à son tour dépend du nombre de feuilles apparues avant que l'induction florale ne soit possible.

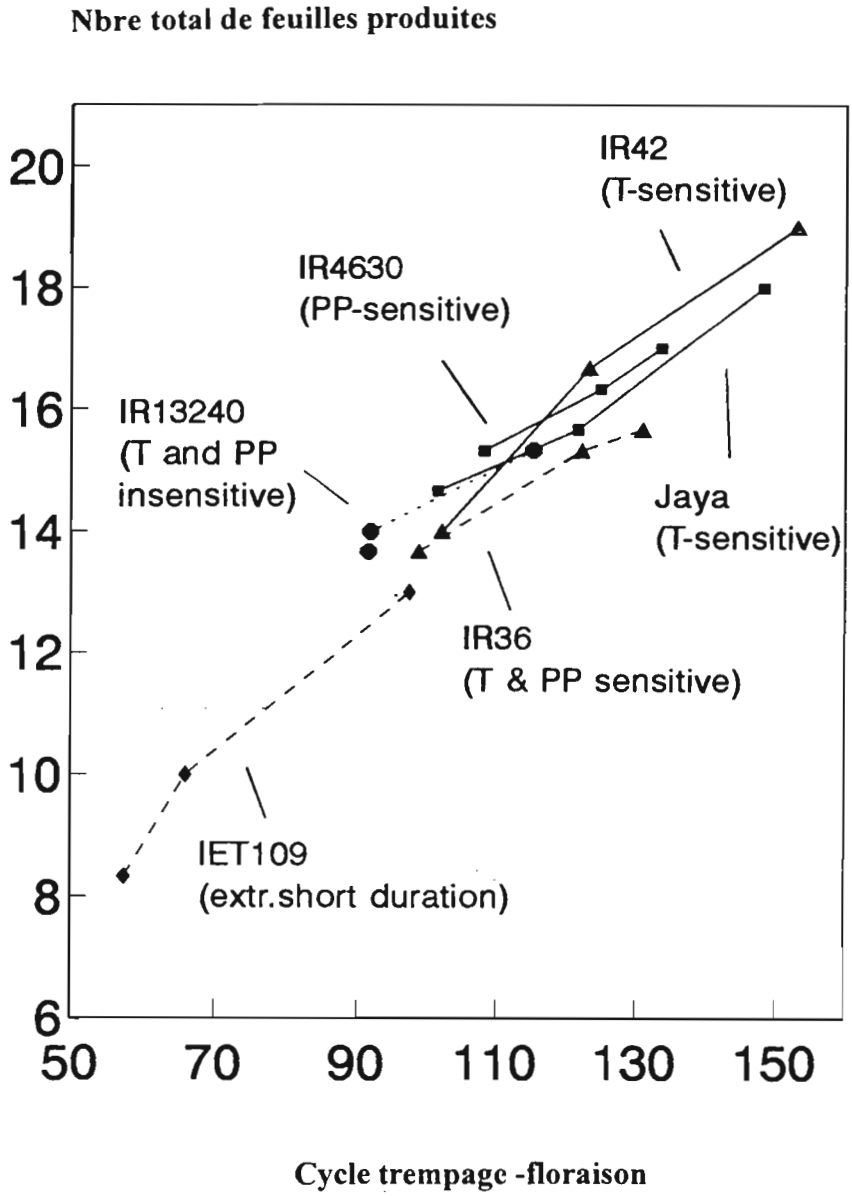



**Figure 20: Relation entre le nombre total de feuilles (apparues entre le début trempage et la floraison à 50 %) et la floraison pour 6 génotypes semés en hivernage (cycle le plus court), en contre saison chaude (cycle intermédiaire) et en contre saison froide (cycle le plus long).**

Il n'y a pas de différence génotypique sur la sensibilité de la germination de la température. Cela pourrait être dû à la nature limitée du spectre de génotypes qui font l'objet de la présente étude. Dans une certaine mesure, les différences génotypiques se distinguent clairement par rapport à la sensibilité à la température du rythme d'apparition des feuilles précoces. Ces différences sont difficiles à quantifier à cause d'une réponse de type non linéaire. Des analyses futures de ce phénomène pourraient être utilisées dans une expérimentation spécifiquement élaborée à cet effet et dans des environnements tests. A la température optimale, il y a une faible variabilité pour la vitesse d'apparition foliaire; ceci peut être la conséquence d'une large association entre ces paramètres et l'adaptation de ces génotypes à l'environnement sahélien. Cette observation générale est en droite ligne avec les résultats de Dingkuhn et Miézan (1995) qui montrent une relation entre les constantes photothermiques d'un génotype et la performance agronomique selon les campagnes. Ces relations sont toujours insuffisamment comprises.

Dans les conditions expérimentales, les effets directs les plus prononcés de l'environnement sur le cycle agissent durant la *PSP*. Cette phase varie de 40 à 50 jours chez certaines variétés (par ex. IR 42, IR 8, BG 90-2), et de 20 jours seulement chez IR13240, IR4630, ITA 123 et IR 64 (Fig. 19). Cette variabilité pourrait être liée aux interactions entre la température de l'eau et la photopériode, suivant les faibles températures compensant les effets accélérés des jours courts. Nous avons trouvé que les génotypes du riz varient très fortement à la fois pour leur thermosensibilité et leur photosensibilité de l'induction florale. Ceci a des implications sur l'adaptation de génotypes à l'environnement. L'adoption rapide de la variété IR13240 par les paysans (localement nommée Sahel 108 au Sénégal et FKR 44 au Burkina Faso) pour les 2 contre saisons et l'hivernage pourrait s'expliquer par son non-sensibilité à la température et à la photopériode (Fig. 19); ces caractères confèrent à ce cultivar une remarquable stabilité de la durée du cycle (Fig.15a) de même que sa faible température optimale pour l'apparition foliaire et la vitesse d'apparition foliaire (Fig 18).

### *4-2-7. Conclusion*

Nos résultats indiquent que l'adaptation du riz à des environnements semi-arides, qui sont généralement variables en température et photopériode, dépend partiellement du rythme d'apparition foliaire (stade plantule) et de l'induction florale (post-*BVP*) sous l'action de l'environnement. Le rythme d'apparition des feuilles précoces est gouverné par une température optimale qui varie significativement selon les génotypes, toutefois la variation absolue des $T_{opt}$ est faible (21,7 à 24,6 °C). Les données actuelles ne permettent pas de tirer des conclusions en rapport avec les $T_{base}$. Les basses $T_{opt}$ sont associées à des rythmes d'apparition foliaire rapide au cours du stade plantule. Ces observations une fois validées pour une large gamme de génotypes, pourraient dans le futur, constituer la base

d'un système de criblage peu coûteux utilisant des petits incubateurs avec thermostats. Cela pourrait être appliqué à des environnements rizicoles au-delà du Sahel comme les environnements tempérés affectés par le froid en début de saison.

Pour les interactions photopériode x température sur les inductions florales, nous ne sommes pas en mesure de déterminer les températures critiques comme la $T_{base}$ ou $T_{opt}$. Toutefois la thermosensibilité de l'induction florale semble varier considérablement en fonction des génotypes ce qui a pour conséquence de rendre les génotypes potentiellement non photosensibles, très photosensibles dans des conditions de basses températures. Quoique ce phénomène soit d'une grande pertinence pour la sélection du riz pour les environnements arides ou d'altitude, il ne pourrait pas se prêter facilement au criblage variétal dans des environnements contrastés. Une fois la génétique des interactions température x photopériode mieux comprise, la meilleure approche pour la sélection variétale passera probablement par l'utilisation de marqueurs.

Des études précédentes (Dingkuhn *et al.*, Dingkuhn et Miézan, 1995) confirment nos résultats selon lesquels les caractéristiques génotypiques photothermiques sont liées à l'adaptation agronomique des génotypes aux environnements, probablement au-delà d'un effet simple sur le cycle. La question qui vaut la peine d'être posée est de savoir si le 'dogme' physiologique d'une régulation indépendante du développement et de la croissance est vraiment valable.

## 4-3. ETUDE DES CARACTÈRES PHOTOTHERMIQUES DES HYBRIDES $F_1$

La sélection des variétés précoces et non photosensibles a généralement été la base des programmes d'amélioration variétale pour l'obtention des variétés de riz à haut rendement dans les tropiques (Chang et Vergara, 1971). Dans des environnements caractérisés par une grande variation de la longueur du jour et des températures comme le Sahel les variétés ont besoin à la fois d'un non-sensibilité à la photopériode avec une faible sensibilité du processus de développement à la température (Dingkuhn *et al.*,1995). De telles caractéristiques variétales peuvent permettre au riziculteur d'avoir 2 campagnes de riz dans l'année sur la base d'un calendrier cultural stable et un risque réduit de perte majeure de grains due à la stérilité occasionnée par le froid ou la chaleur (Dingkuhn, 1995).

Les deux chapitres précédents présentent un modèle pour les caractères constitutifs de la stabilité du cycle du riz dans des environnements arides (Sié *et al.*, 1997a) et une analyse des différences variétales en rapport avec ces caractères (Sié *et al.*, 1997b). La variation du cycle trempage-floraison (*TF*) est due à trois composantes: (1) les effets de la température sur la germination et l'apparition de la première feuille; (2) les effets de la température sur le rythme d'apparition des quatre feuilles initiales; (3) les effets de la température et de la photopériode sur la durée de la période d'induction florale (*PIP*), débutant à la fin de la *BVP* et finissant avec l'initiation paniculaire. Dans les conditions expérimentales du Sahel, la dernière composante est de loin la plus importante. Le présent chapitre cherche des réponses thermique et photopériodique de l'induction paniculaire chez les hybrides $F_1$ en utilisant une partie des échantillons étudiés précédemment.

### *4-3-1. Caractérisation des parents*

A partir des 18 génotypes analysés pour leurs caractéristiques photothermiques dans le chapitre précédent, 5 ont été sélectionnés pour des croisements diallèles. Jaya une variété à haut rendement de cycle moyen originaire de l'Inde est cultivée au Sénégal et en Mauritanie (Sié et Miézan, 1995). IR 64 est une variété de cycle précoce à moyen originaire des Philippines. Elle est très largement cultivée en Asie et vient d'être homologuée au Burkina Faso sous le nom FKR 44 (Sié *et al.*, 1996). Cette dernière variété a une phénologie non thermosensible (Dingkuhn et Miézan, 1995; Sié *et al.*, 1997ab). IR 4630-22-2 (IR4630) est une variété de cycle moyen originaire des Philippines. C'est un descendant de Pokkali une variété traditionnelle à paille haute et photosensible. IR 29725-40-3-2-2 (IR29725) est une variété précoce sélectionnée pour la contre-saison froide et

chaude; cette variété est originaire des Philippines. 4456 est une variété à cycle moyen originaire de l'Inde cultivée au Burkina
Faso où elle est homologuée sous le nom de FKR 16. Les caractéristiques de ces cultivars figurent dans le tableau 2.

Le cycle trempage-50 % floraison (*TF*) de ces génotypes pour la contre-saison froide (*CSF*), la contre-saison chaude (*CSC*) et l'hivernage (*HIV*) figure dans le tableau 6. Dans la présente étude (1996), aussi bien que l'étude variétale précédente (1995; Sié *et al.*, 1997b), IR29725 fleurit le plus tôt durant les 3 saisons. La floraison la plus tardive a lieu avec la variété IR4630 en *HIV* et avec la variété Jaya en *CSF*. Parmi les 5 génotypes, le cultivar Jaya a le cycle *TF* le plus variable durant les deux années d'expérimentation.

### *4-3-2. Données saisonnières de floraison des parents et des hybrides $F_1$.*

Un exemple de données sur l'apparition foliaire et sur la floraison chez les parents (IR29725 et IR4630) et leur descendance $F_1$ est illustré dans la Fig. 21. Les données sur la floraison à travers 14 dates de semis séquentielles sont similaires pour les hybrides $F_1$ et leurs réciproques. Au fur et à mesure que les cultures sont mises en place tard dans l'année, la floraison a lieu plus précocement et le nombre de feuilles diminue. Cet effet est moins prononcé sur cette étude (1996) que sur l'étude précédente (1995; Sié *et al.*, 1997b), en raison d'une saison froide beaucoup plus chaude en 1996 (cf les données climatiques). Durant les deux années, le long cycle *TF* de la *CSF* est surtout dû aux basses températures et non à la photopériode parce que les jours sont courts durant la *CSF* (Sié *et al.*, 1997a), et le riz est une plante à jour court (Vergara et Chang, 1985, Dingkuhn et Miézan, 1995).

Pour simplifier, nous avons regroupé les environnements en 3 groupes constitués de 3 dates de semis, représentant la *CSF*, la *CSC* et l'*HIV*. Les données moyennes de la floraison au cours de ces saisons sont illustrées sur la Fig. 22 pour IR29725, la lignée qui a le cycle *TF* le plus court tout comme ses descendances $F_1$ et leurs réciproques dans des croisements avec les quatre autres génotypes. Sur l'ensemble des quatre croisements, les $F_1$ et leurs réciproques ont des dates de floraison proches et le cycle *TF* qui sont similaires avec celui du parent précoce (IR29725). La seule différence est observée dans les combinaisons IR29725 x IR4630. Dans ce cas, l'hybride fleurit une semaine plus tard que IR29725 en *HIV* et *CSC*, mais une semaine plus tôt en *CSF*. Comme les jours sont courts et les températures basses en *CSF*, alors que c'est l'opposé pour la *CSC* et l'*HIV* (Sié *et al.*, 1997ab), les descendances de ce croisement semblent plus photosensibles et/ou thermo-insensible que IR29725.

Une vue d'ensemble des données saisonnières sur la floraison est illustrée dans la Fig. 23. La précocité est strictement dominante durant l'*HIV*. L'*HIV* avec des températures modérées et des photopériodes intermédiaires mais décroissant progressivement,

Tableau 6 : Cycle trempage (DT) à la floraison 50 % de 5 génotypes de riz utilisés comme dans 20 combinaisons pour la contre saison froide (à une DT à 11, 27 et 43 jours calendaires), la contre saison chaude (CSC avec une DT à 72, 89 et 102 jours calendaires) et l'hivernage (HIV, avec DT à 133, 149 et 164 jours calendaires) en 1995 et 1996.

| **Génotype** | **Floraison (jours après trempage)** | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **CSF 95** | **CSC 95** | **HIV 95** | **CSF 96** | **CSC 96** | **HIV 96** |
| IR29725-40-3-2-2 | 115 | 99 | 83 | 112 | 94 | 82 |
| IR4630-22-2-2 | 143 | 117 | 106 | 135 | 124 | 108 |
| IR64 | 121 | 100 | 92 | 114 | 107 | 86 |
| Jaya | 148 | 123 | 102 | 137 | 119 | 99 |
| 4456 | 129 | 110 | 92 | 120 | 111 | 92 |

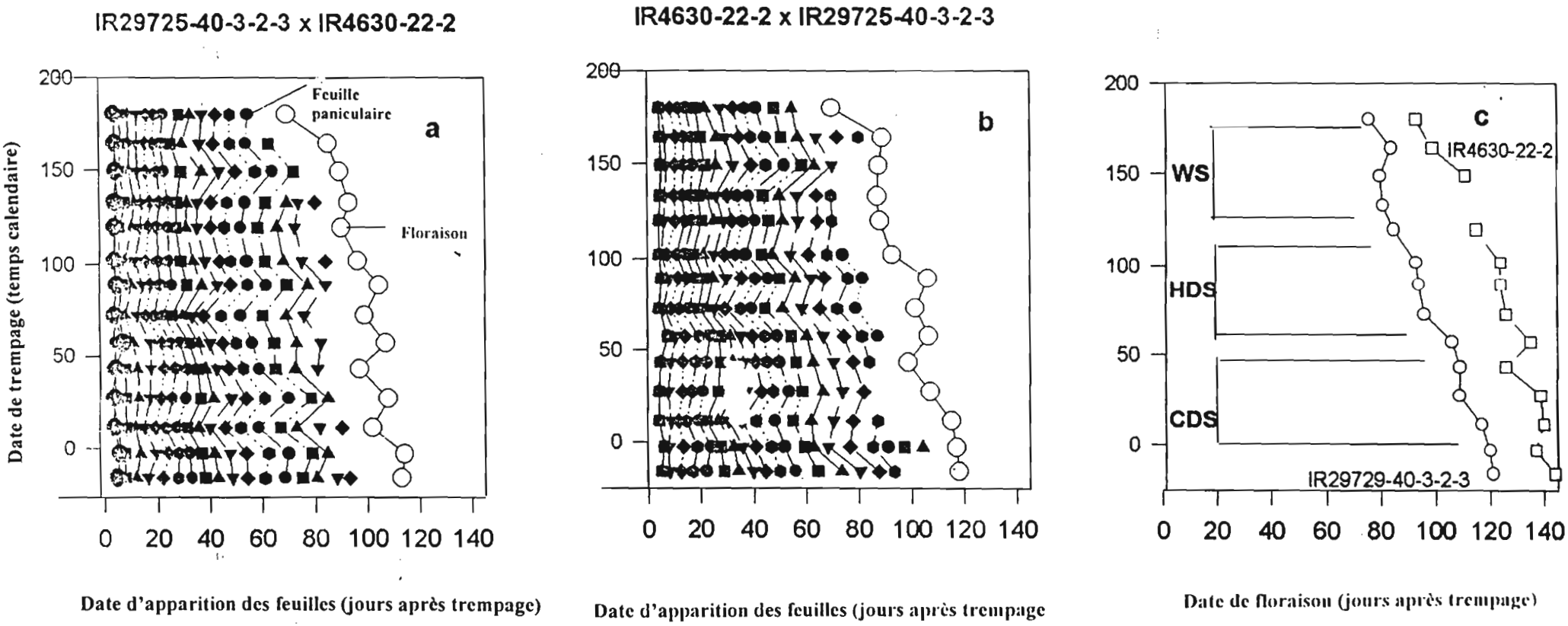



**Figure 21: phénologie des hybrides F1 issus de 2 croisements réciproques de IR 29725-40-3-2-2 et IR 4630-22-2 (Fig. 21ab) et leurs parents (21c) pour 14 dates de semis séquentielles (axe vertical: date de trempage). La date d'apparition foliaire (symboles noirs) et date de floraison à 50 % (symboles ouverts) sont exprimés en jours après trempage (abscisse). CDS, contre saison froide; HDS, contre saison chaude; WS, hivernage.**

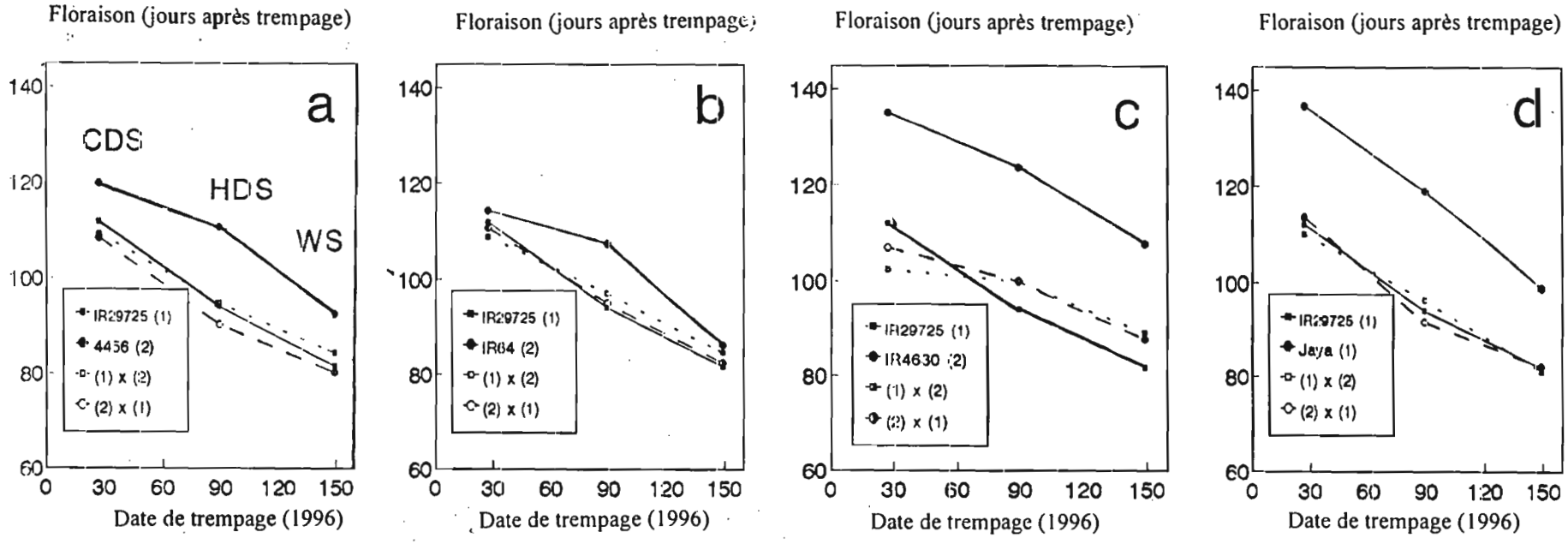



**Figure 22: Dates moyennes de floraison (jours après trempage) au cours de la contre saison froide (CDS), la contre saison chaude (HDS) et l'hivernage (WS) pour des croisements faisant intervenir 5 parents. Les données portent sur les parents et les descendances F1 à partir des croisements impliquant la variété précoce IR 29725-40-3-2-2. Chaque point est la moyenne de 3 dates de semis successives à 15 jours d'intervalle, comme indiqué sur la Fig. 21.**

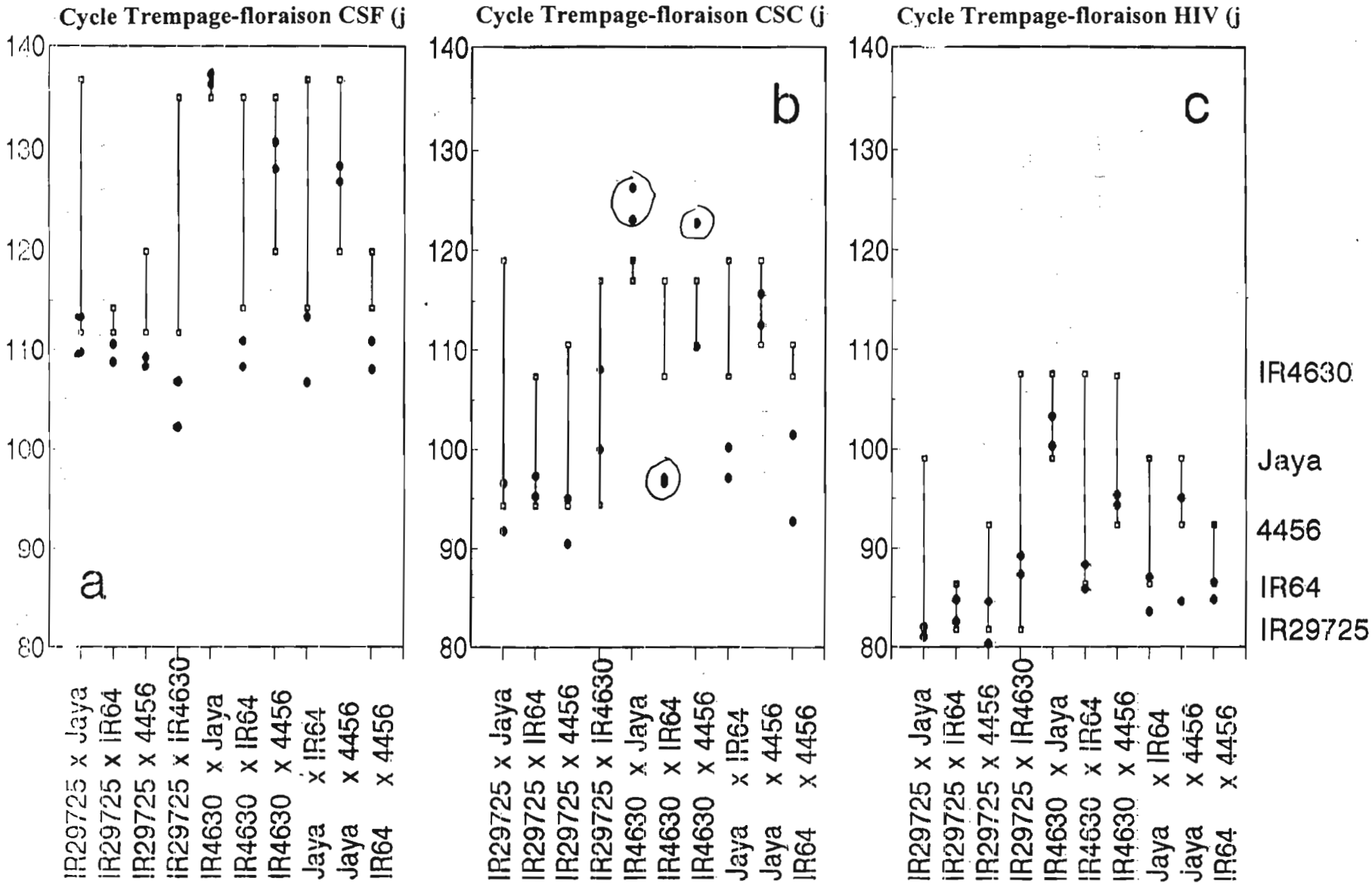



**Figure 23**: diagramme de synthèse pour le cycle trempage floraison des parents (carrés reliés par des lignes) et les hybrides F1 (symboles ronds) de croisement impliquant 5 parents en fonction de la contre saison froide (a; CSF), contre saison chaude (b; CSC) et de l'hivernage (c; HIV).

représente les conditions standards sous lesquelles les variétés tropicales de riz sont communément testées.

La dominance génétique de la précocité sur le cycle long chez le riz avait été notée par plusieurs auteurs (Jones, 1928, Ramiah, 1933; Chang, 1964; Kudo, 1968; Chatel et Dechanet, 1978). Cette dominance est plus prononcée (superdominance) dans la plupart des croisements durant la *CSF*, où les jours sont courts pendant la période estimée de l'induction paniculaire (< 12 heures). Les 2 croisements Jaya x 4456, 4456 x IR4630 et leurs réciproques, donnent toujours des hybrides $F_1$ avec un cycle intermédiaire en *CSF*; cela indique probablement que des gènes additifs affecteraient la floraison chez 4456 sous des conditions de jours courts et de basses températures combinées.

Au cours de la *CSC*, quand les jours sont longs (13 heures au cours de l'induction paniculaire), les résultats des croisements sont plus complexes qu'en *CSF* et *HIV*. La durée qui sépare le trempage à la floraison chez les hybrides $F_1$ est toujours voisine de celle du parent précoce. (Exemple: IR29725 x 4456, IR29725 x IR 64, IR29725 x Jaya, Jaya x IR 64). A l'inverse, la floraison est plus tardive dans 2 croisements faisant intervenir le parent photosensible IR4630 (IR4630 x 4456, IR4630 x Jaya). Il apparaît donc que IR29725 pourrait être un donneur pour la précocité dans des conditions de basses températures (*CSF*) et de températures élevées (*CSC* et *HIV*) tandis que IR4630 apparaît comme un donneur de sensibilité à la photopériode.

### *4-3-3. Effets de la température*

Dans le chapitre précédent nous avions montré que la précocité était superdominante en contre-saison froide (*CSF*). Sachant que durant cette saison, nous avions à faire à des températures basses et à des jours courts, nous avions essayé d'analyser l'accroissement du cycle des hybrides et leurs parents en *CSF* par rapport à l'*HIV*. La Fig. 24 illustre ces résultats. Les croisements impliquant IR 29725 confirment la dominance de la précocité comme illustrée par la Fig. 23. Les hybrides ont eu tendance à allonger leur cycle en *CSF* par rapport à leurs parents respectifs. Les croisements impliquant IR 4630 suivent la même tendance qu'en hivernage. Les croisements impliquant Jaya semblent être marqués par l'allongement excessif du cycle de ce parent en contre-saison froide. De façon globale, la similarité des hybrides $F_1$ et de leur réciproque dans presque tous les croisements (excepté Jaya x 4456; Fig. 24) indique que *CSF-HIV* est héritable. En vue d'extraire l'information sur la photosensibilité sans interférence avec la variation des températures, nous avons effectué une analyse séparée sur les observations effectuées durant l'*HIV*.

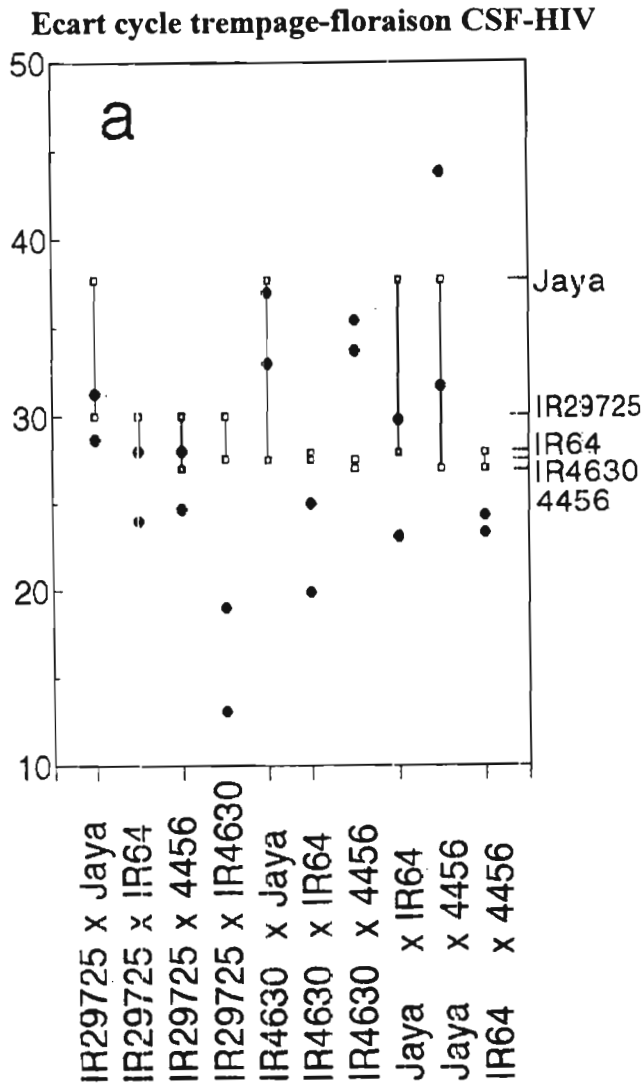



Figure 24: Paramètres de réponses photothermales des parents (carrés reliés par une ligne) et les hybrides F1 (symboles ronds) issus de croisements faisant intervenir 5 parents (carrés reliés par une ligne). Différence entre le cycle de la contre saison froide (CSF) et celui de l'hivernage (HIV).

### *4-3-4. Effets de la photopériode sous des conditions thermiquement stables en hivernage*

Les plantes semées en hivernage (133 à 180 jours calendaires) sont soumises à des températures stables (30°C de moyenne pour la température de l'eau d'irrigation (Sié *et al.*, 1997a); mais ces plantes montrent un décalage très net entre le cycle *TF* entre la 13ème (164 de jours calendaires) et la 14ème date de semis (180 jours) (Fig. 9). Ces plantes subissent la réduction de la longueur astronomique du jour au cours de la période de l'initiation paniculaire de 13 heures (le maximum à la latitude du site expérimental) à environ 12,6 heures. Dans la Fig. 25, nous avons représenté le cycle *TF* de l'*HIV* en fonction de la longueur du jour pour un échantillon des combinaisons (date de semis comprise entre le 3/05 et le 1/07/96). La floraison de la lignée non photosensible IR29725 et de ses croisements avec Jaya, IR 64 et 4456 sont insensibles à la longueur du jour, alors que tous les croisements impliquant le parent le plus photosensible IR4630 (incluant IR4630 x IR29725) donnent des descendances $F_1$ photosensibles. La réponse photopériodique des hybrides $F_1$ de IR4630 est plus forte que celle du parent, ce qui pourrait indiquer une superdominance de la photosensibilité.

Un digramme récapitulatif des combinaisons pour la photosensibilité dans une variation de 12,6 à 13,1 heures est présenté en Fig. 26. Les descendances avec IR4630 comme parent tendent à être plus photosensibles que chacun des deux parents tandis que les descendances de IR29725 sont moins sensibles que chacun des deux parents (excepté si IR4630 est l'autre parent). Jaya, 4456 et IR 64 ne montrent ni l'un, ni l'autre des deux caractères, leurs descendances sont généralement similaires aux parents.

### *4-3-5. Conclusions*

Cette étude cherchait à déterminer l'héritabilité des caractères photopériodiques sur un sous échantillon de génotypes constitué à partir d'une étude précédente, en se basant sur un croisement mettant en jeu 5 parents. L'application des analyses statistiques classiques pour les diallèles n'étant pas possible à cause des données manquantes, nous avons regroupé les analyses des répétitions. La dissociation des caractères photopériodiques et thermiques a donné des résultats reproductibles pour les réponses thermiques mais non reproductibles pour les réponses photopériodiques. Avec une variation faible de la longueur du jour de 12,6 à 13,1 heures, et en absence de fortes variations thermiques, les effets très nets de la photopériode et de la température peuvent être mesurés.

Les croisements faisant intervenir IR29725 (cycle court) et IR4630 (cycle moyen), en combinaison avec n'importe quel autre génotype utilisé dans les croisements,

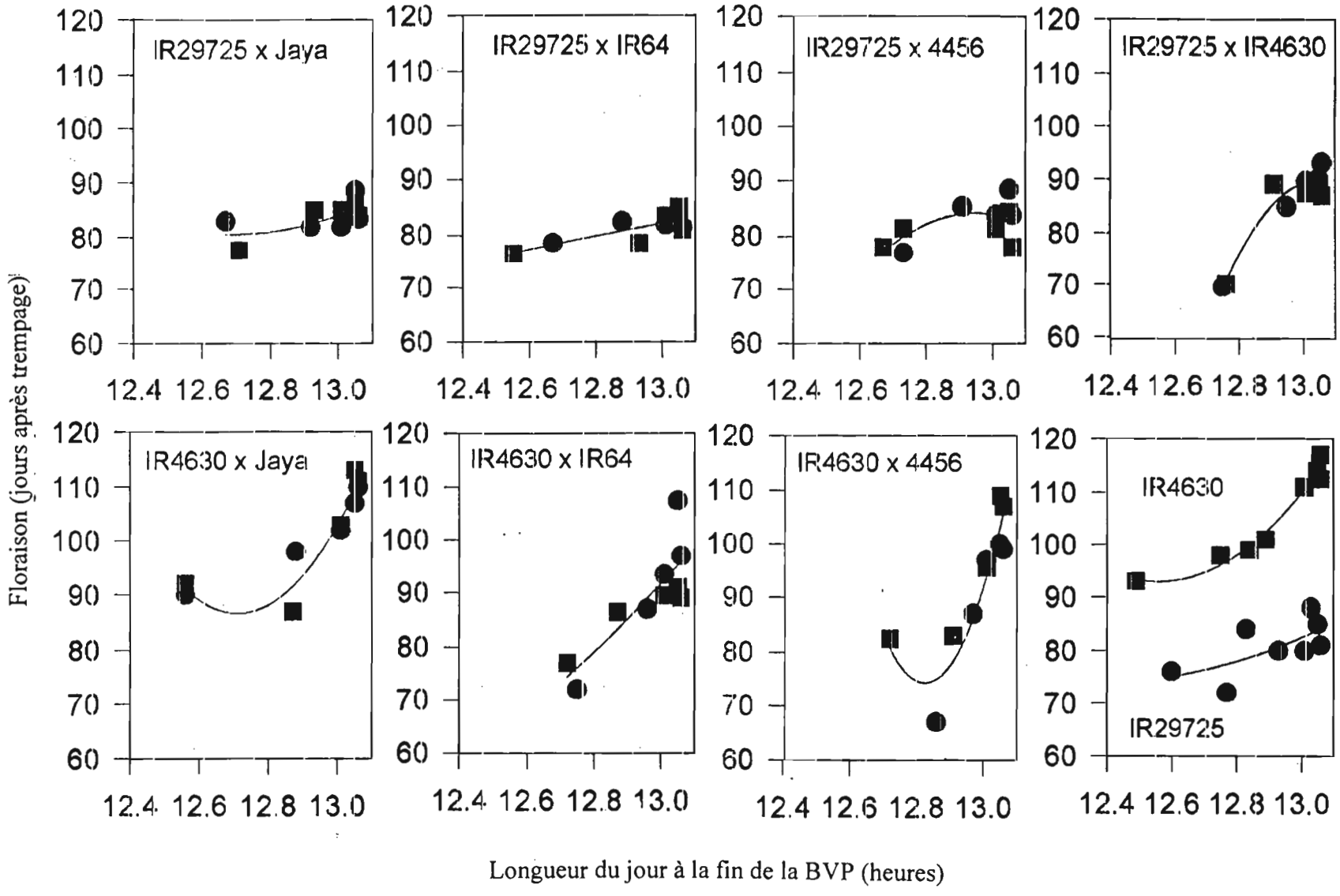



**Figure 25 : Evolution de la floraison en fonction de la photopériode au cours de la période estimée de l'initiation paniculaire (IP) sur 14 combinaisons impliquant les parents IR 29725 (le moins photosensible) et IR 4630(le plus photosensible). Les données sont observées sur les dates de semis séquentielles durant l'hivernage(trempage entre 120 et 180 jours calendaires).**

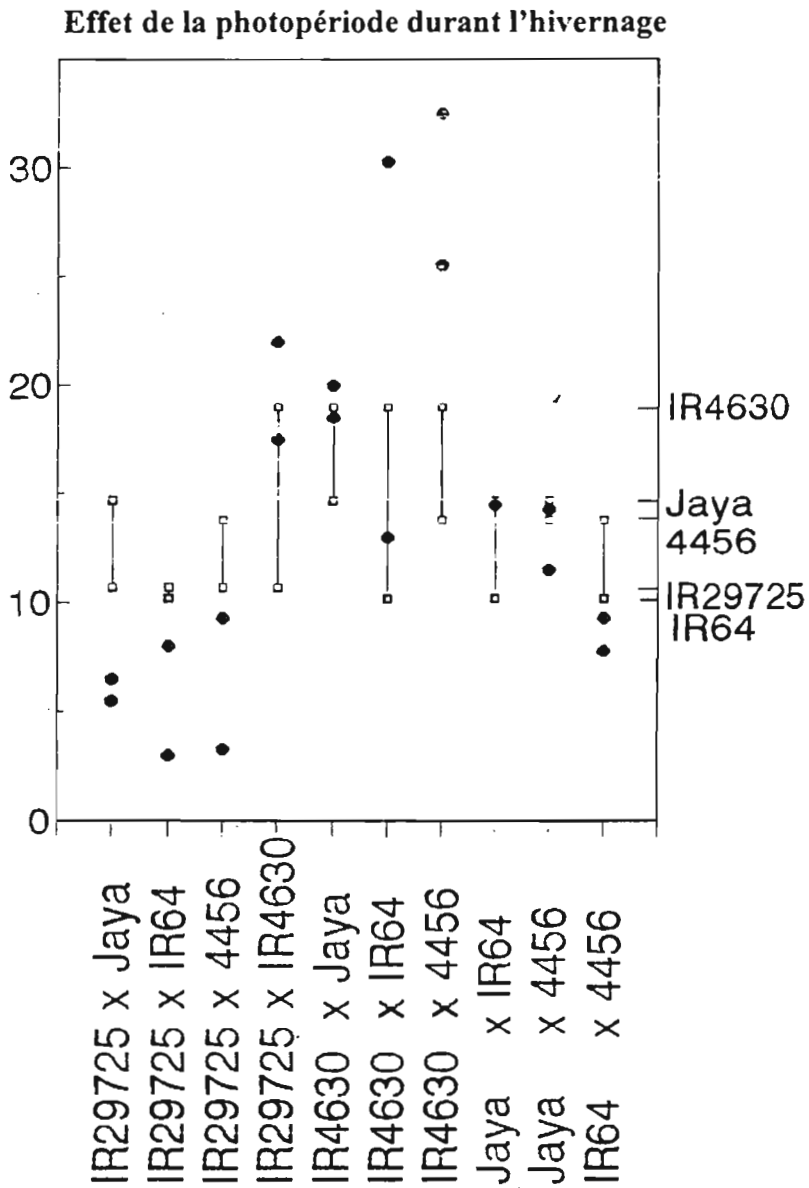



**Figure 26: Diagramme récapitulatif de la sensibilité à la photopériode. Evolution du cycle trempage-floraison est indiquée dans la figure 25. Les parents sont représentés par des carrés reliés par une ligne et les hybrides F1 et leurs reciproques par des symboles circulaires noirs.**

confirment l'héritabilité de la précocité de la floraison (quel que soit la saison), la sensibilité de l'induction paniculaire aux basses températures, et la sensibilité à la photopériode comprise entre 12,6 à 13,1 heures. Les croisements au sein des trois génotypes, Jaya, 4456 et IR 64 ne donnent pas de résultats consistants, et les croisements réciproques sont très hétérogènes. Trois conclusions peuvent être tirés de cette étude:

(1) La précocité est dominante en hivernage et super dominante en contre-saison froide. IR29725 est un donneur prometteur pour ce caractère.

(2) En dépit de la sensibilité intermédiaire aux basses températures, IR29725 se comporte comme un donneur pour la sensibilité aux basses températures à l'*IP*. Ce caractère serait dominant. Une étude précédente a aussi montré que le rythme d'apparition des feuilles de IR29725 est anormalement insensible à la température (Sié *et al.*, 1997b).

(3) En fin de compte, dans des conditions thermiques stables de l'*HIV*, IR4630 pourrait être utilisé comme donneur du caractère 'sensible à la photopériode (dominant) alors que IR29725 agirait comme un donneur de 'non-sensibilité à la photopériode.

A partir de la gamme limitée de génotypes qui ont fait l'objet de la présente étude, IR29725 peut être sélectionnée comme un parent prometteur pour les activités futures d'amélioration variétale du riz irrigué dans les environnements semi-arides. Ce génotype pourrait être un donneur de précocité, de faible sensibilité à la photopériode et à la température des processus phénologiques.

# V

# Discussion générale

L'objectif de ce travail est d'améliorer la connaissance de la croissance et du développement du riz de façon à déboucher sur la mise au point de protocoles expérimentaux simples permettant de cribler un grand nombre de matériel génétique et la caractérisation systématique des variétés en cours de vulgarisation. Cela permettra ainsi, selon Peacock et Heinrich, 1984 de déterminer et quantifier la variabilité génétique.

Toutes les plantes vertes exigent une gamme de températures comprises entre 0 et 35°C pour les espèces tempérées, entre 10 et 45°C pour les espèces tropicales (Ong, et Monteih, 1984); le meilleur rendement du riz est obtenu entre 20 et 35-40°C (Summerfield *et al.*, 1992)..

La température et la photopériode affectent la durée des phases du cycle du riz. La sensibilité à la photopériode varie largement avec les cultivars et beaucoup de variétés modernes montrent une sensibilité minimale. Par exemple, la floraison de IR 8 s'effectue à 108 jours après semis à sous une photopériode constante de 10 heures, et 109 jours sous une photopériode constante de 14 heures (Angus et Zandstra, 1980); cette constatation a également été faite chez le sorgho par Vaksmann *et al.*,1996. Les cultivars de riz varient beaucoup pour leur cycle et la réaction vis-à-vis des changements de température et de la durée du jour. Selon Summerfield *et al.*, (1992), l'importance de l'effet de la température et de la photopériode sur la durée de la préfloraison détermine l'adaptabilité relative d'un génotype à une saison de culture normale dans une localité donnée. Les chercheurs japonais fixent à 20-30 jours avant l'épiaison, la période la plus sensible du riz à la photopériode. (Katayama, 1995).

Nous avons identifié dans notre étude 4 types de cultivars:

1 - les cultivars sensibles à la température mais relativement insensibles à la photopériode (cas de IR 8, IR 1529, BG 90-2, Jaya, BW 293-2, IR 36),

2 - les cultivars relativement insensibles à la température, mais très sensibles à la photopériode (cas de IR 4630 et ITA 123),

3 - les cultivars sensibles à la fois à la température et à la photopériode (cas de IR 42, et ITA 306),

4 - les cultivars relativement insensibles aux 2 facteurs à la fois (IR13240, IR 64, 32XUAN).

Katayama (1995) a identifié 3 types variétaux correspondant aux 3 premiers groupes de notre étude. Selon l'appartenance à tel ou tel type variétal, l'effet des facteurs photothermiques n'a pas la même incidence sur la phénologie du génotype considéré.

# 5-1. ACTION DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA PHOTOPÉRIODE SUR LA PHÉNOLOGIE DU RIZ

## *5-1-1. Le phyllochrone*

Chez les céréales, l'émergence de la panicule suit de très près l'apparition de la totalité de la feuille paniculaire. C'est pour cette raison que l'apparition des feuilles et l'épiaison sont devenues 2 critères particulièrement importants pour l'étude de la phénologie du riz. La température est le principal facteur environnemental agissant sur l'apparition foliaire chez la plupart des céréales (Peacock et Heinrich, 1984, Ellis et al., 1993, Yin et al, 1996a).

L'apparition de la feuille est contrôlée par la température au niveau du méristème apical; alors que chez le maïs, le sorgho, le mil, ou le riz pluvial, il s'agit de la température du sol, chez le riz irrigué c'est celle de l'eau d'irrigation qui constitue le facteur déterminant. Il existe 3 températures cardinales: la température de base ($T_{base}$), la température optimale ($T_{opt}$) et la température critique encore appelée «ceiling temperature» en anglais ($T_c$). Ces constantes thermiques peuvent être fonction du stade phénologique du riz (Ebata, 1990).

Notre étude a révélé une bonne relation entre le nombre de feuilles et la fin de la BVP chez tous les cultivars étudiés. Ce phénomène a également été observé chez les autres céréales. Bloc et al., (1983) proposent le stade «nombre total des feuilles-7» comme un repère pour la formation de la panicule. La même proposition a été faite pour le riz par Senanayake et al., (1994); L'utilisation du nombre de feuilles émergées peut être utilisée comme un guide pour identifier l'initiation du noeud paniculaire si ce nombre est connu d'avance. Il semble plus juste d'utiliser le nombre des feuilles pour mesurer la BVP comme l'avaient signalé Vergara et Chang (1985).

Tout le monde s'accorde sur l'existence de relations entre la vitesse d'apparition foliaire avec les d.j accumulés après le semis pour l'ensemble des céréales avec 2 vitesses différentes, les feuilles précoces apparaissent plus vite que les feuilles tardives. La relation est linéaire pour l'apparition de la première feuille. La relation est surtout de type quadratique, ce qui semble concorder avec l'observation de Ong et Monteih, (1984) sur le mil et le sorgho, de même que Ellis et al., (1993) sur le riz. Ce type de relation a permis à ces auteurs d'avoir une $T_{base}$ de 10-12 C, un $T_{opt}$ de 33-34 C et une $T_c$ de 45-47 C. Dans ce cas la valeur élevée des $T_{op}$ s'expliquerait par l'utilisation de la température de l'air en lieu et place de celle de l'eau qui est moins élevée.

Notre étude basée sur l'approche du phyllochrone a permis de mettre en évidence l'importance de l'effet de la température sur le cycle du riz en agissant sur tous les stades alors que la photopériode affecte seulement la durée de la phase de la pré-anthèse chez les cultivars photosensibles.(Vergara et Chang, 1985, Summerfield et al., 1992, Yin, 1996). L'originalité de notre étude réside dans la variabilité de l'effet de la température en fonction des générations des feuilles: relation linéaire sur la première feuille, quadratique sur les 4 feuilles suivantes et peu d'effet sur les autres feuilles. Il faut bien préciser que ceci est lié à nos conditions expérimentales.

Ces résultats ouvrent des perspectives nouvelles quant à la sélection des matériels pour l'environnement sahélien. La précocité de la réaction vis-à-vis de la température peut être exploitée pour l'identification précoce de cultivars dotés d'une bonne stabilité et qui auront une réaction du type IR13240. Li et al., (1980), Dome et al., (1981), Mani et Sharma, (1988) ont utilisé un dispositif de criblage qui pourrait bien s'adapter à notre étude. Les graines sont incubées pendant 72 heures après un trempage de 24 heures. Selon ce dispositif, les graines prégermées sont ensuite placées dans un réfrigérateur pendant 10 jours. Ces auteurs ont trouvé une corrélation positive entre la tolérance mesurée de cette manière et celle mesurée en condition naturelle à 10 ou 30 jours après le semis. Cette technique permet de noter le niveau de sensibilité au froid et la vigueur suivant une échelle de 1 à 9 selon laquelle:

pour la sensibilité au froid: 1= toutes les semences ont germé, plantules avec des feuilles vertes; 3= mortalité des plantules < 30 %; 5= mortalité comprise entre 30 et 50 %; 7= mortalité supérieure à 50 %; 9= 100 % de mortalité.

pour la vigueur: 1= plantules ayant une hauteur > 10 cm, avec les feuilles vertes; 3= hauteur comprise entre 8 et 10 cm; 5= hauteur comprise entre 5 et 7 cm; 7= hauteur comprise entre 3 et 4 cm; 9= toutes les plantules sont mortes ou ont une hauteur < 1 cm.

IR 8 qui est le témoin sensible dans cette expérimentation donne 60 % de survie ce qui correspond à la note 5 (Mani et Sharma, 1988).

Une autre approche est celle utilisée par Xu et Shen, (1988). Les plantules sont placées dans un incubateur au stade 3-4 feuilles pendant 7 jours. La température diurne est de 10 °C et la température nocturne est de 6 °C. On note 5 niveaux de sensibilité en fonction de l'enroulement foliaire: tolérant, moyennement tolérant, moyen, moyennement sensible et sensible. Redona et Mackill (1996) comparent la longueur de la tigelle, du coléoptile, du mésocotyle et de la racine primaire respectivement à 18 °C pendant 15 jours et 25 °C pendant 10 jours pour la caractérisation de la vigueur à la levée. Ces différentes notations pourraient s'adapter à la vitesse de l'apparition foliaire en y ajoutant le comptage

du nombre des feuilles. Il pourrait être envisageable de mettre au point une méthode qui permettrait de contrôler en condition expérimentale les valeurs de $T_{opt}$ et $T_{base}$ et de mieux préciser la réactivité des génotypes en condition de stress thermique.

### *5-1-2. La phénologie*

Le riz, le maïs, le sorgho et le mil sont toutes des plantes à jour court donc nyctipériodiques. Le cycle peut se résumer en 3 phases de développement: de la levée à l'initiation florale (*GS1*) ou phase végétative - de l'initiation florale à l'anthèse (*GS2*) ou phase florale - de la floraison à la maturité physiologique ou phase de maturation ou fructifère (Franquin, 1984, Ong et Monteih, 1984, Hammer *et al.*, 1989).

La phase la plus variable est la phase végétative; les moins variables, sont la phase florale ou reproductive et la phase fructifère ou de maturation. La durée de la phase végétative dépend à la fois du cultivar et des conditions du milieu. La précocité d'un cultivar est donc fonction essentiellement de la durée de la phase végétative (Bloc *et al.*, 1983). Il est difficile de caractériser la fin de cette phase. La différence de cycle entre 2 cultivars dans les conditions optimales de culture se situe au niveau de la longueur de la phase *GS1* de chaque cultivar.

Chez le riz, la phase végétative comporte une phase juvénile encore appelée phase végétative de base (*BVP*) et une phase photosensible (ou *PSP*) bien caractérisée. Cette phase juvénile est fortement déterminée par la température et ne semble être affectée ni par la photopériode ni par la vernalisation (Angus *et al.*, 1980; Summerfield *et al.*, 1992).

La variabilité de la *BVP* reste plus faible que celle du cycle semis-floraison ce qui confirme que la phase inductive est la principale source de cette variabilité. Cela représente 1/3 environ pour la variation de la *BVP* et 2/3 pour la durée de la *PSP*. La particularité est que la *BVP* est essentiellement soumise à l'action de la température contrairement à la *PSP* qui subit à la fois les effets de la température et de la photopériode. La variation de la *BVP* est de 13 jours pour IR64 contre 25 jours pour celle de la *PSP*. Jaya quant à elle a une *BVP* qui varie de 20 jours et une *PSP* qui varie de 28 jours pour les 11 dates de semis considérés.

Les plantes d'origine tropicale sont généralement photosensibles, contrairement à celles d'origine tempérée ou de hautes latitudes (Webster et Cruzado 1972). Selon Hammer *et al*, (1989), la sensibilité à la photopériode semble être liée à la thermopériode (température nocturne, température jour/nuit). Cette sensibilité au thermopériodisme est signalée par la plupart des chercheurs sur le mil, sorgho, mais et riz (Webster et Cruzado, 1972, Yin *et al.*, 1996b). Pour ces auteurs, ces plantes étant nyctipériodiques, c'est la

température nocturne qui aurait le plus d'effet sur le développement. Pour Vergara et Chang, (1985), la température nocturne serait aussi importante que la photopériode pour induire la floraison du riz. Yin *et al.*, (1996b), signalent une absence de relation entre le photopériodisme et le thermopériodisme. Pour Summerfield *et al.*, (1992), c'est la moyenne de la température journalière comprise entre la $T_{base}$ et la $T_{opt}$. Ce phénomène est dépendant du génotype considéré. De nouvelles études s'avèrent nécessaires pour élucider les raisons des effets différents du thermopériodisme.

Vergara et Chang (1976) classent les cultivars en 3 types selon la durée de la *BVP* et de la *PSP*:

1. Cultivars non photosensibles: *PSP* inférieure à 30 jours et *BVP* courte à longue.
2. Cultivars faiblement photosensibles, qui accroissent la durée de leur cycle quand la photopériode est supérieure à 12 heures: *PSP* >30 mais il y a floraison quel que soit la durée du jour.
3. Cultivars fortement photosensibles: *BVP* courte (pas plus de 40 jours).

On retrouve ces caractéristiques parmi les lignées tests utilisées par Okumoto *et al.*, (1996). Selon ces auteurs la *BVP* est déduite de la durée du cycle semis-épiaison correspondant à une durée de jour de 10 heures.

La vitesse de mise en fleurs est supposée être influencée par la photopériode jusqu'à l'initiation paniculaire après laquelle son effet est négligeable. On peut ignorer la sensibilité à la photopériode après l'initiation paniculaire du fait que les effets photopériodiques sont négligeables par rapport à ceux précédent l'initiation paniculaire (Ndiaye, 1995).

Bien qu'il existe des cultivars non photopériodiques parmi les cultivars tropicaux de sorgho et de mil, leur utilisation reste très limitées en raison de la précocité de leur cycle. Ils sont surtout utilisés pour la période de soudure ou dans des zones où la période de végétation des cultures est très courte (Franquin, 1984).

L'intérêt des cultivars non-photopériodiques est leur souplesse d'emploi puisqu'ils ne fleurissent pas à date fixe, au contraire des cultivars absolument photopériodiques. Ce caractère permet de caler leurs phases de floraison et de fructification en conditions hydriques optimales; ou de les semer en tout début de saison afin d'assurer la soudure. Il conviendrait de pouvoir allonger leur cycle, jusqu'à 100 jours par exemple, afin d'améliorer leur potentiel de productivité. Si dans les régions intertropicales, en présence d'un approvisionnement correct en eau (soit par la pluie, soit par l'irrigation), les températures sont presque constantes, les plantes peuvent être cultivées à tout moment et

les cultivars non photosensibles sont nécessaires pour que leur maturité ne soit pas influencée par la longueur du jour (Webster et Cruzado, 1972).

Faut-il rechercher du matériel photosensible pour la riziculture irriguée au Sahel?

Le cycle semis-floraison est généralement long en contre-saison froide (*CSF*), plus court en hivernage (*HIV*) et intermédiaire en contre-saison chaude (*CSC*) à l'exception des cultivars photosensibles. Ceci est lié à des basses températures en *CSF*, des jours plus longs en *CSC* et des températures et photopériodes intermédiaires en hivernage. IR 64 est le cultivar qui présente la plus faible variation (seulement 23,7) jours entre 2 saisons, par opposition à BG 90-2 qui présente une variation plus importante (53 jours). IR 42 et IR 8 ont augmenté leur cycle durant les 2 contre-saisons, alors que IR 13240, IR 64 et 32XUAN ont un cycle pratiquement stable. IR4630 et ITA 123 ont montré un accroissement modeste du cycle durant la *CSF*. Les cultivars les plus populaires au Sahel ont un accroissement de leur cycle de 30 à 40 jours dû la température et de 10 à 20 jours à cause de la photopériode. Cela revient à dire soit que la thermosensibilité l'emporte sur la photosensibilité du point de vue de l'action de l'environnement, soit que l'accent a été mis sur la sélection de cultivars non sensibles à la photopériode.

Les cultivars traditionnels de riz cultivés dans les bas-fonds étaient photosensibles. Ce caractère est une forme d'adaptation à la riziculture traditionnelle. Cette culture exclusivement pratiquée en hivernage, était généralement mise en place dès les premières pluies, au moment où la durée du jour est longue. Les cultivars déclenchaient leur initiation paniculaire pendant la période de jours courts au moment où la pluviométrie est abondante. La floraison a lieu 2 à 3 semaines avant la fin des pluies; la formation de la structure paniculaire et le remplissage des graines se faisaient dans de bonnes conditions. Cette situation est similaire pour le sorgho et le mil (Webster et Cruzado, 1972; Franquin, 1984; Vaksmann *et al.*, 1996). Un des avantages de l'adaptabilité des cultivars traditionnels photosensibles est le fait qu'en cas de semis tardif dû à un retard des pluies l'initiation paniculaire s'effectuait durant la même période. La maturation groupée permet d'éviter les attaques d'oiseaux. L'inconvénient est qu'avec la réduction de la pluviométrie, ces cultivars n'arrivent pas à boucler leur cycle entraînant des échaudages atteignant parfois 100%.

Cette situation ne s'applique pas à la riziculture irriguée au Sahel. En effet la contre-saison ne favorise pas les cultivars photosensibles en raison de la longueur de la durée du jour qui a tendance à allonger considérablement le cycle de ces types de cultivars, alors qu'en hivernage, le cycle devrait être plus précoce afin d'éviter le froid de Novembre. La complexité de l'interaction température x photopériode a pour conséquence

une mauvaise appréciation du comportement des cultivars dans l'environnement sahélien. L'élimination de la photopériode à travers la sélection de cultivars non photosensibles permettrait de se focaliser sur la question liée à la température.

## *5-2.* OBJECTIFS DE SÉLECTION

Les programmes de sélection, ont pour objectif d'augmenter le niveau de productivité dans des conditions de culture non limitantes. La recherche d'un haut potentiel de rendement, doté de grain de bonne qualité et une stabilité du rendement doit éliminer le comportement photopériodique des cultivars améliorés.

- La diminution de la taille des plantes et de la production de la biomasse pourrait mieux valoriser les engrais et l'irrigation, donc répondre ainsi à l'intensification;

- Le raccourcissement de la longueur des cycles culturaux permettrait une meilleure optimisation du calendrier cultural;

- L'amélioration de l'aptitude du matériel végétal de la culture dans des zones ou périodes de durée du jour différente, répondrait bien aux conditions environnementales du Sahel pour la riziculture irriguée.

La stabilité des rendements suppose l'adaptabilité à l'environnement thermique et aux fluctuations saisonnières, l'adaptation aux problèmes édaphiques (salinité et alcalinité), la résistance aux ravageurs et la concurrence des adventices.

La recherche s'orientera donc vers des plantes semi-naines, précoces, à haut rendement, insensibles à la photopériode, dotées d'une tolérance moyenne à la salinité et à l'alcalinité et d'une tolérance aux températures extrêmes surtout durant la phase reproductive.

La recherche variétale doit en outre permettre d'accroître la productivité dans les périmètres irrigués au Sahel, en raison du coût élevé des investissements qu'il faut rentabiliser.

L'importance de l'effet de la température et de la photopériode sur la durée de la préfloraison détermine l'adaptabilité relative d'un génotype à une saison de culture normale dans une localité donnée. Une meilleure compréhension génétique de la précocité

s'avère donc nécessaire pour permettre la sélection de matériel répondant aux critères exposés plus haut.

## 5-3. LA COMPRÉHENSION GÉNÉTIQUE DE LA PRÉCOCITÉ

Chez le riz, la phase végétative comporte 2 composantes: *BVP+PSP*. Cette phase est la plus variable du cycle global; la durée de cette dernière détermine celle du cycle du cultivar concerné (Vergara et Chang, 1985). Cette phase *BVP* (encore appelée phase juvénile par Franquin, 1974) est incompressible. Selon Senanayake *et al.*, (1994), les cultivars tardifs ont une plus longue phase végétative et produisent plus de feuilles. L'hérédité de ces 2 caractères a intéressé Chang *et al.*, (1969). Ces auteurs ont noté la dominance des *BVP* courtes sur les cultivars à *BVP* longues. Ce même résultat est confirmé par Hammer *et al.*, (1989) sur le sorgho pour la phase végétative et par Chatel et Dechanet, (1978) pour le cycle semis-début épiaison. La *BVP* et la *PSP*, selon Vergara et Chang, (1985), sont 2 phases de croissance séparées et contrôlées par des gènes différents (*Ef* et *Se*). La durée de la *BVP* serait sous le contrôle de 3 gènes (*Ef*). La précocité chez les variétés non sensibles est héritée comme un caractère dominant (Chang *et al.*, 1969).

Chang et Li., (1979) estiment que l'héritabilité du caractère durée du cycle semis-épiaison se situe entre 53 à 95% pour les $F_2$. Les croisements effectués entre parents insensibles à la photopériode et ayant des *BVP* différents, montrent fréquemment une dominance ou une superdominance de la précocité pour les $F_1$. Selon ces mêmes auteurs, cela s'expliquerait par le contrôle de la *BVP* par une série de gènes *Ef* dominants contrôlant la durée de la *BVP*. Chatel et Dechanet (1978) confirment également la dominance et la superdominance pour la précocité avec une héritabilité moyenne de 30%. Les gènes *Ef* pourraient expliquer le contrôle monogénique ou multigénique de la date d'épiaison avec la dominance partielle de la précocité sur le cycle long (Chang et Li, 1979).

Selon Vergara et Chang, (1985), la forte photosensibilité serait contrôlée par 1 (*Se*) ou 2 ($Se_1$ et $Se_2$) gènes dominants; Sous de longues photopériodes, *Se* aurait une action épistasique sur les gènes *Ef*. Un des 6 allèles impliqués dans la sensibilité au photopériodisme est lié à un des loci complémentaires de l'apex coloré.

Les variétés insensibles ont un gène récessif *i-se* qui modifie le taux de ségrégation. Les variétés photo -sensible diffèrent par leur photopériode critique ($P_c$); la différence de la $P_c$ et de la $P_{opt}$ chez ces variétés expliquerait partiellement l'exemple complexe des différents types d'épiaison quand les variétés et leurs descendances sont semées à des dates différentes ou sous des latitudes différentes (Chang *et al.* 1969).

Okumoto *et al.*, (1996) identifièrent 3 gènes (*Se1, E1* et *Ef1*) qui contrôleraient la date d'épiaison (cycle semis-épiaison). *Se* contrôlerait la sensibilité à la photopériode de même que *E1, E2* et *E3*. *Ef1* contrôlerait la durée de la *BVP*. Selon ces auteurs, la différence des cycles semis-épiaison dépendrait de la présence allélique sur les loci *E* et *Se*. La forte sensibilité à la photopériode est due à la complémentarité entre *E1* et $Se\text{-}1^{u}$ (ou $Se\text{-}1^{n}$). L'allèle récessif *ef-1* allonge la *BVP*. L'effet *ef-1* sur la *BVP* est renforcé par $Se\text{-}1^{e}$.

Le tableau 7 en annexe IV récence les études et la localisation chromosomique grâce aux marqueurs moléculaires des gènes pouvant intervenir dans la durée du cycle.

## 5-4. L'ÉLARGISSEMENT DE LA BASE GÉNÉTIQUE

### *5-4-1. Conversion de lignées photosensibles en non photosensibles.*

Chez le sorgho et le maïs, le transfert de gènes des variétés photosensibles tropicales dans les variétés photo-insensibles tempérées permet d'élargir la base génétique du matériel à la disposition des sélectionneurs en zones tempérées (Webster et Cruzado, 1972). Le matériel reconverti ou partiellement reconverti pourrait être également bénéfique pour les sélectionneurs des pays tropicaux, surtout ceux qui peuvent utiliser du matériel non photosensible. Ils pourront ainsi disposer de bonnes sources de résistance aux maladies et aux insectes, et d'un matériel de bonne qualité.

Chez le riz on sait qu'il existe une diversité génétique importante dans les cultivars traditionnels de bas-fonds qui est le plus souvent peu utilisée. Par ailleurs les variétés sélectionnées pour la riziculture irriguée ont été pour l'essentiel introduites à partir de l'Asie. On peut améliorer le matériel traditionnel en vue de son adaptation aux conditions sahéliennes.

Le matériel ainsi obtenu peut être utilisé dans un programme de sélection récurrente en vue d'y incorporer d'autres caractères intéressants. Peu de sélectionneurs s'intéressent au développement de populations comme outil de sélection. La méthode de la sélection récurrente pourrait permettre de créer une population supérieure qui pourrait être mise à la disposition des agriculteurs comme variété ou de sélectionner des génotypes supérieurs qui pourraient être vulgarisés comme variété pure. Dans la pratique, les variétés sélectionnées sont croisées avec des variétés génétiquement stériles. Les semences des stériles sont mélangées et semées dans des parcelles isolées. Les panicules des stériles dans ces parcelles sont pollinisées à leur tour au hasard par des plantes fertiles. Les stériles sont étiquetés à l'épiaison et un grand nombre de semences sont récoltées en bulk et

ressemées. On peut y incorporer dans une population les variétés photosensibles et les variétés non photosensibles.

### *5-4-2. La sélection assistée par marqueurs moléculaires*

Les études de génétiques quantitatives sont maintenant facilitées par l'utilisation de marqueurs moléculaires. Les marqueurs issus du polymorphisme des fragments de restriction de l'*ADN* (*RFLP*) présentent de nombreuses qualités qui en font des marqueurs privilégiés pour la réalisation de carte de liaison génétique et pour le suivi des caractères lors des croisements ou de rétrocroisements (Paczek, 1996). L'avantage de ces marqueurs est qu'ils sont en nombre quasi illimité, neutres, c'est à dire que leur état allélique n'a pas d'influence sur le phénotype; ils sont codominants (les différences alléliques présentes chez un individu hétérozygote peuvent être détectées) et, sont décelables quel que soit l'origine du tissu analysé ou le stade de développement de l'individu. Des cartes saturées en ont été construites récemment chez de nombreuses plantes (Causse *et al.,* 1994; Kurata *et al.*, 1994).

De très nombreux caractères manifestent une variation quantitative continue dans les populations en ségrégation et sont sous la dépendance de plusieurs locus qui peuvent interagir entre eux ou avec le milieu. La cartographie génétique de population en ségrégation pour ces caractères permet de localiser ces locus ou *QTLs* (Quantitative Trait Loci). La plupart des cartographies utilisent des F2 ou des populations issues de recroisement qui sont difficiles à reproduire et ne permettent pas toujours d'obtenir de bonnes valeurs phénotypiques (de Vienne *et al.*, 1997). Récemment beaucoup d'études utilisent les haploïdes doubles (*HD*) pour établir la carte génétique et localiser les *QTLs*, parce que, particulièrement chez le riz, les lignées sont génétiquement homozygotes après une simple génération, et qu'elles peuvent être propagées sans ségrégation (Chaofu Lu *et al.*, 1997).

L'identification des *QTLs* pour un ensemble de caractères quantitatifs permet d'envisager leur utilisation en sélection par les marqueurs qui leur sont liés.. Selon de Vienne *et al.* 1997, l'utilisation des *QTLs* pourrait permettre d'atteindre les objectifs suivants:

- l'*amélioration des performances* par l'accumulation d'allèles favorables du rendement, à la résistance à la verse et aux pathogènes.

- l'*amélioration de la stabilité des variétés* par l'accumulation des QTLs généralistes pour la création de variétés performantes dans une large gamme de milieux.

- l'*amélioration de l'adaptation à un milieu donné,* en cumulant des *QTLs* spécialistes de ce milieu.

Ces 2 derniers objectifs pourraient bien s'appliquer dans l'environnement Sahélien, dans la mesure ou ils nous permettront de mettre au point des cultivars bien adaptés à l'environnement avec une précocité élevée et une bonne tolérance au froid ($T_{opt}$ élevé et $T_{base}$ faible) avec un rythme d'apparition foliaire du type IR13240.

Redona et Mackill, (1996) ont identifié et cartographié les *QTLs* liés à la vigueur à la levée dans 2 environnements thermiques (18 C et 25 C). Partant de l'importance de ce caractère en condition de basse température; ces auteurs caractérisent la vigueur, par la mesure de la longueur de la tigelle, du coléoptile, du mesocotyle et de la racine primaire chez la jeune plantule. Ils ont identifié 4 *QTLs* qui contrôleraient la longueur de la tigelle, 2 autres celle de la racine et du coléoptile et 5 celle du mesocotyle.

Chaofu Lu *et al.*, (1997) ont utilisé des populations haploïdes doublés (*HD*) pour identifier les régions chromosomiques associées à certains caractères agronomiques importants et mesurer l'interaction *GxE* en comparant les localisations des *QTLs* générés dans 3 environnements.

Pour le cycle semis-épiaison, seul 4 *QTLs* (*hd1, hd8, hd10a* et *hd10b)* sur un total de 22 ont pu être identifiés comme étant significatifs dans au moins un des environnements. La proportion de la variation phénotypique expliquée par des *QTLs* individuels varie de 9,3 à 35,4 %. Aucun *QTLs* n'est significatif dans tous les environnements. pour le cycle semis-épiaison et la hauteur cela veut dire que ces caractères sont sensibles aux environnements; la date d'épiaison du riz étant influencée par un certain nombre de facteurs environnementaux comme la longueur du jour et la température. Dans la présente étude, qui ne faisait pas intervenir la réaction à la photopériode, on a pu trouver une concordance entre la localisation des *QTLs* de précocité (*h10a* et *h10b*) identifiés par ces auteurs et celle du gène *Ef* identifié par Chang et Vergara, (1971) ce qui voudrait dire que l'un des *QTLs* de la précocité est localisé sur le même chromosome 10.

Un autre aspect intéressant de l'utilisation des *QTLs* est de pouvoir s'affranchir *des corrélations défavorables en sélection.* Une des corrélations que l'on peut espérer diminuer est la corrélation défavorable entre le *rendement et la précocité* (de Vienne *et al.*, 1997). L'accumulation de *QTLs* spécifiques de chacun des caractères permettra alors de créer du matériel à la fois plus précoce et plus productif. On peut également choisir

d'accumuler les *QTLs* communs, qui augmentent le rendement, mais diminuent la précocité, et compenser la perte de précocité en intégrant dans le génotype les *QTLs* spécifiques de la précocité: on fabriquera alors des génotypes plus précoces à rendement maintenu à un niveau moyen.

Cet aspect de corrélation négative est également confirmé par Redena et Mackill (1996) qui montrent l'existence d'association avec la vigueur à la levée, de caractères défavorables contre sélectionnés tels la grande taille, la sensibilité à la verse, la taille des grains et la longueur du cycle.

En se limitant à l'étude des cartographies basées sur les *QTLs* par l'évaluation de phénotypes sur un seul environnement, on néglige l'interaction Génétique x Environnement qui est une composante essentielle influençant l'expression des caractères quantitatifs. L'expression des allèles à des *QTLs* à travers les saisons et les sites est une considération importante en amélioration des plantes. En raison de l'importance des moyens nécessaires pour analyser les différents paramètres d'adaptabilité, l'utilisation précoce des *QTLs* correspondants et leurs interaction Génotype x Environnement pourrait être d'une aide appréciable au niveau de l'amélioration des plantes. Il est donc évident qu'avec les outils modernes de la biologie moléculaire, l'utilisation des informations sera facilitée par une collaboration étroite entre sélectionneurs et biologistes moléculaires (Robertson, 1988).

# VI

# Conclusion générale et perspectives

Les composantes phénologiques de la variation du cycle végétatif du riz dans un environnement très variable comme le Sahel ont été évaluées sur 3 cultivars à partir d'un semis échelonné. Des observations détaillées sur l'apparition foliaire, la floraison, les températures de l'eau et de l'air ont été analysées par une approche de modélisation. Deux sources majeures de variabilité ont été identifiées: (1) les retards dus aux effets thermiques de la germination et de l'apparition des générations précoces des feuilles; et (2) les retards dus aux effets photothermiques sur l'induction florale au cours de la phase inductive (*PIP*) ou (*PSP*).

Les générations précoces des feuilles ont une température optimale distincte de 23°C, alors que la germination et l'apparition des générations tardives des feuilles ne montrent pas de température optimale au sein de la gamme mesurée. La température de base est similaire pour la germination et les générations précoces des feuilles, mais elle ne peut pas être mesurée de façon précise.

La variation saisonnière du cycle semis floraison est de 45 jours pour IR 64 et 63 jours pour Jaya; elle est associée avec une variation importante du nombre des feuilles pour tous les cultivars, y compris le cultivar non photosensible I Kong Pao. Un tiers de la variation du cycle pourrait être dû à la variation de la phase végétative de base (*BVP*), et les deux tiers (2/3) à la variation de la phase d'induction paniculaire (*PSP*) après la *BVP*. La température de l'eau serait la source de cette variation.

La diversité des températures de base et optimum peuvent être rapidement mesurées dans une série de tests de germination dans des environnements thermiquement variables. Dans la présente étude, le modèle *LAP* a été utilisé pour identifier les stades phénologiques et les causes spécifiques de la variation du cycle végétatif de ses cultivars.

L'étude de 18 génotypes a permis de confirmer la nature linéaire de la relation entre 'durée du trempage et l'apparition de la 1$^{ère}$ feuille'. IR 13240-108-2-2-3 qui à une certaine stabilité du comportement durant les différentes campagnes se montre très peu sensible à la température et à la photopériode.

Nos résultats indiquent que l'adaptation du riz à des environnements semi-arides, (généralement variables en température et photopériode), dépend partiellement du rythme d'apparition foliaire (stade plantule) et de l'induction florale (post-*BVP*) ou *PSP* sous l'action de l'environnement. Le rythme d'apparition des feuilles précoces est gouverné par une température optimale qui varie significativement selon les génotypes, toutefois la variation absolue des $T_{opt}$ est faible (21,7 à 24,6 °C). Les données actuelles ne permettent pas de tirer des conclusions en rapport avec les $T_{base}$. Les basses $T_{opt}$ sont associées à des rythmes d'apparition foliaire rapide durant le stade plantule. Ces observations une fois

validées sur une large gamme de génotypes, pourraient dans le futur, constituer la base d'un système de criblage peu coûteux utilisant des petits incubateurs avec thermostats. Cela pourrait être appliqué à des environnements rizicoles au-delà du Sahel comme les environnements tempérés affectés par le froid en début de saison.

Pour les interactions photopériode x température sur les inductions florales, nous ne sommes pas en mesure de déterminer les températures critiques comme la $T_{base}$ ou $T_{opt}$. Toutefois la thermosensibilité de l'induction florale semble varier considérablement en fonction des génotypes ce qui a pour conséquence de rendre potentiellement les génotypes non photosensibles très photosensibles dans des conditions de basses températures. Bien que ce phénomène soit d'une grande pertinence pour la sélection du riz pour les environnements arides ou d'altitude, il ne pourrait pas se prêter facilement au criblage variétal dans des environnements contrastés. Une fois que la génétique des interactions température x photopériode est bien comprise, la meilleure approche pour la sélection variétale passera probablement par l'utilisation de marqueurs.

Des études précédentes (Dingkuhn *et al.*, 1995; Dingkuhn et Miézan, 1995) confirment nos résultats selon lesquels les caractéristiques génotypiques photothermiques sont liées à l'adaptation agronomique des génotypes aux environnements, probablement au-delà d'un effet simple sur la durée du cycle.

L'étude de l'héritabilité des caractères photopériodiques sur des croisements faisant intervenir 5 génotypes issus des 18 qui ont fait l'objet de l'étude précédente nous a permis de tirer un certain nombre de conclusions. La dissociation des caractères photopériodiques et thermiques a donné des résultats reproductibles pour les réponses thermiques mais non reproductibles pour les réponses photopériodiques. Avec une variation faible de la longueur du jour de 12,6 à 13,1 heures, et en absence de fortes variations thermiques, les effets très nets de la photopériode et de la température peuvent être mesurés.

Les croisements faisant intervenir IR29725 (cycle court) et IR4630 (cycle moyen), en combinaison avec n'importe quel autre génotype utilisé dans les croisements, confirment l'héritabilité de la précocité de la floraison quel que soit la saison, la sensibilité de l'induction paniculaire aux basses températures et la sensibilité à la photopériode comprise entre 12,6 à 13,1 heures. Les croisements au sein des trois génotypes, Jaya, 4456 et IR 64 ne donnent pas de résultats consistants, et les croisements réciproques sont très hétérogènes. Trois conclusions peuvent être tirés de cette étude:

(1) La précocité est un caractère strictement dominant en hivernage, et super dominant en contre-saison froide. IR29725 est donneur prometteur pour ce caractère.

(2) En dépit de la sensibilité intermédiaire aux basses températures, IR29725 se comporte comme un donneur pour la sensibilité aux basses températures à l'IP. Ce caractère serait dominant. Une étude précédente a aussi montré que le rythme d'apparition des feuilles de IR29725 est anormalement insensible à la température (Sié *et al.*, 1997b).

(3) En fin de compte, dans des conditions thermiques stables de l'*HIV*, IR4630 pourrait être utilisé comme donneur du caractère «sensible à la photopériode» (dominant) alors que IR29725 agirait comme un donneur de «non-sensibilité à la photopériode».

A partir de la gamme limitée de génotypes qui ont fait l'objet de la présente étude, IR29725 peut être sélectionnée comme un parent prometteur pour les activités futures d'amélioration variétale du riz irrigué dans les environnements arides. Ce génotype pourrait être un donneur de précocité de faible photosensibilité et de faible sensibilité à la température pour les processus phénologiques.

Cette classification s'est révélée plus complexe encore quand nous avions essayé d'analyser la variation des cycles en fonction des campagnes. Cela confirme l'analyse de Katayama (1995) selon laquelle chaque région a son modèle de photopériodisme et de thermosensibilité. Cela devra nous amener pour le Sahel à identifier le site le plus représentatif pour le criblage de notre matériel. Les résultats obtenus à Ndiaye et Fanaye semblent confirmer ceux obtenus pour certains cultivars dans d'autres régions du Sahel (IR 13240, ITA 123, IR 8, IR1529..). C'est sur ces sites que Dingkuhn et Miézan (1992) ont noté une variation de température de 10,5 C à 45,5 C en 2 mois.

La riziculture irriguée au Sahel devient une composante importante du système de la production du riz en Afrique de l'Ouest sur le plan régional; le besoin d'un germplasm de riz spécifiquement adapté à l'environnement socio-économique, physique et biologique du Sahel devient nécessaire. En plus de ses performances sur le plan du rendement, les nouveaux germplasm doivent contribuer à la durabilité du système en résistant au stress atmosphérique (comme les hautes et basses températures), les conditions de sols défavorables (par ex. la salinité et l'alcalinité), aux adventices et à la pression parasitaire.

Dans le système de double culture, la principale culture d'hivernage est mise en place entre Juin et Août en fonction de la disponibilité de l'eau d'irrigation et la récolte de la culture précédente. Pour cette saison, à l'exception des mises en place tardives avec des variétés inappropriées, les conditions du climat durant la phase végétative et une grande partie de la phase reproductive sont favorables. La *CSF* souffre à la fois de l'allongement du cycle et du stress dû au froid. La *CSC* est affectée par des températures basses et variables durant la germination et la croissance végétative (températures minimales de 5 à

10 C) suivies parfois par des chaleurs extrêmes (au-dessus de 50 C pour la température maximale). au cours de la phase reproductive d'Avril à Juin.

En raison du caractère limité et de l'indisponibilité à temps des intrants, des crédits et des équipements, le système de production du riz irrigué doit être plus diversifié et être plus flexible. De nouveaux cultivars avec des cycles différents et plus stables pourraient procurer aux riziculteurs plus d'option pour le choix variétal et le calendrier cultural.

La qualité du grain doit rencontrer la préférence des consommateurs. La majorité des consommateurs préfèrent des grains longs et fins.

Avec l'intensification et la diversification de la culture du riz irrigué au Sahel, les maladies comme la pyriculariose, la maladie des stries bactériennes (*BLB*) et la mosaïque jaune du riz (*RYMV*) sont devenues des problèmes majeurs. Par ailleurs, les insectes ravageurs tels les foreurs, la mouche blanche, les punaises et la cécidomyie posent de gros problèmes à la riziculture sahélienne.

Un objectif commun pour la plupart des programmes d'amélioration variétale du riz au Sahel est d'obtenir des variétés avec un rendement élevé et stable sous les conditions environnementales locales, adaptées à la double culture riz sur riz et résistantes ou tolérantes aux principaux stress biotiques et abiotiques.

L'objectif de l'amélioration du germplasm est de développer des variétés de riz améliorées avec une large base génétique, adaptées á l'environnement Sahélien et convenable à un système de production de riziculture irrigué durable au Sahel. La stratégie adoptée sur la Station de Recherche se caractérise par une totale intégration de la sélection avec des recherches physiologiques, agronomiques et écologiques. Cette stratégie s'intègre parfaitement sur le plan régional avec les Programmes nationaux à travers le mécanisme des groupes d'action (Miézan et Sié, 1995).

Tout comme les contraintes maladies, insectes et conditions de sols défavorables, la réaction aux conditions phothermiques doit être considérée comme une contrainte à part entière. Pour ce faire nous préconisons le criblage d'une centaine d'*IET* (Initial Evaluation Trial) en hivernage et en contre-saison chaude de la saison suivante. A l'issue de ce double criblage, on pourrait retenir les génotypes qui ont présenté le cycle le plus stable afin de procéder à une étude élargie à d'autres caractères dans une *ON* (Observational Nursery). Les parcelles seront plus grandes et l'on limitera le nombre d'entrées à 50 au maximum. Une seule campagne d'évaluation pourrait suffir à ce stade. Les meilleurs génotypes pourraient être testés dans un essai *AYT* (advanced Yield Trial) qui au contraire des deux essais précédents sera doté d'un dispositif statistique (bloc de Fisher). A ce stade les génotypes seraient déjá évalués durant 4 campagnes ( 2 hivernages en *IET* et *ON*; 2 *CSC* en *IET* et *AYT*). Pour une bonne confirmation des performances, une 2$^{ème}$ *AYT* peut

s'avérer nécessaire avant de nommer les génotypes pour les programmes nationaux des Pays membres de l'ADRAO. Il conviendrait d'ajouter quelques caractères supplémentaires comme le comptage hebdomadaire du nombre des feuilles, la date d'apparition de la feuille paniculaire et la date de début épiaison sur un certain nombre de plantes. Les données thermiques de l'eau et de l'air sont nécessaires de même que les données sur la photopériode.

Parallèlement à cette étude, il serait judicieux d'entreprendre Une étude en milieu contrôlé en s'inspirant des travaux de l'Institut International de la Recherche Rizicole (IRRI) tels que décrits plus haut afin d'identifier les meilleurs génotypes dotés d'une bonne vigueur à la levée à la germination. Ces informations pourraient permettre d'effectuer un choix, le plus objectif possible, pour la constitution de l'*ON* «Adaptation aux conditions photothermiques».

Ces 2 approches permettront l'identification de têtes de lignées pour la création de variétés performantes en transférant plusieurs caractères favorables avec l'appui des marqueurs moléculaires.

La Station ADRAO/Saint Louis pourrait se charger du criblage pour l'adaptation aux conditions photothermiques et la salinité et d'autres pays pourraient avoir la responsabilité (en collaboration avec les chercheurs de l'ADRAO concernés) pour d'autres caractères tels la dégradation des sols, la résistance à la virose, la résistance à la pyriculariose et la résistance aux insectes et, la qualité de grain. La coordination sera effectuée par l'ADRAO/Saint Louis qui se chargera de constituer les lots de semences à envoyer aux différents coopérateurs avec l'aide de la cellule INGER/Groupe d'action. Cette stratégie permettra une intégration totale de la sélection avec d'autres disciplines comme la physiologie, l'agronomie, l'économie et sur le plan régional, une meilleure intégration des programmes nationaux.

# VII

# Références bibliographiques

**ADRAO, 1992.** Rapport Annuel 1991. Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest Bouaké, Côte d'Ivoire.

**ADRAO, 1993**. Rapport Annuel 1992. Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest Bouaké, Côte d'Ivoire.

**Angus., J.F. and Zandstra, H.G., 1980**. Climatic factors and the modelling of rice growth and yield; *In Agrometeorology of the rice crop.* Ed. R.L. Cowell.pp 189-200 IRRI, Los Banos, Philippines.

**Angus., J.F., Cunningham, R.B., Moncur,M.W. and Mackenzie, D.H., 1980.** Phasic development in the field crops. I. Thermal response in the seedling phase. *Field Crops Research,* **3** (1980/1981) 365-378.

**Bloc, D., Gay, J.P. et Gouet, J.P., 1983.** Durée des phases végétatives et reproductive chez le mais: influence de la température. *In* communications au Colloque Physiologie du mais. 15-17 mars .Edition INRA, Paris. pp 123-133.

**Bonhomme, R., 1992.** Variation de la vitesse de floraison et du nombre de feuilles chez le maïs en fonction de la photopériode. *Bulletin Société Française d'Ecophysiologie.* 4 p.

**Bonhomme, R., Derieux, M., Kiniry, J.R., Edmeades, G.O. and Ozier-Lafontaine, H., 1991.** Maize leaf number sensivity in relation to photoperiod in multilocation field trials. *Agron. J.* **83**: 153-157.

**Bonhomme, R., Derieux, M. and Edmeades, G.O., 1994.** Flowering of diverse maize cultivars in relation to temperature and photoperiod in multilocation field trials. *Crop. Sci.* **34:**156-164.

**Buddenhagen, I.W., 1978.** Rice Ecosystems in Africa. pp. 11-27 *In:* Rice in Africa. Buddenhagen, I.W. and G.J. Persley, (eds). Academic Press, London- New York-San Francisco.

**Carpenter, A.J., 1978.** History of Rice in Africa. pp. 3-10 in : Rice in Africa. Buddenhagen, I.W. and G.J. Persley, (eds). Academic Press, London-New York-San Francisco.

**Causse M.A., Cho Y.G., Ahn S.N., Chunwongse J., Wu K., Xiao J., Yu Z., Ronald P.C., Harrington S.E., Second G., McCouch S.R., Tanksley S.D., 1994.** Satured molecular map of the rice genome based on an interspecific backross population. *Genetics* **138:**1251-1274.

**Chang, T.T., 1964.** Present knowledge of rice genetics and cytogenetics. Int. Rice Res. Inst., *Techn. Bull. 1*, Los Banos, Philippines.

**Chang T.T., Li C.C. and Vergara B.S., 1969.** Componment analyss of duration from seeding to heading in rice by the basic vegetative phase and the photoperiod sensitive phase. *Euphytica* **18**:79-91.

**Chang, T.T. and Vergara. B.S., 1971.** Ecological and genetic aspects of photoperiod-sensivity and thermo-sensivity in relation to the régional adatability of rice varieties. *In: Rice Com. Newsl.* **20**(2):1-10.

**Chang, T.T. and Li, C. C., 1979.** Genetics and breeding. *In* Rice Production and Utilization.B.S. Luh (ed). pp 87-146

**Chaofu Lu, Lishuuang Shen, Zhenbo Tan, Yunbi Xu, Ping He, Yin Chen and Lihuang Zhu, 1997.** Comparative mapping of QTLs for agronomic traits of rice across environments by using a doubled-haploid population. *Theor. Appl. Genet.* (1997) **94**:145-150.

**Chatel, M. et Dechanet, R., 1978.** Analyse diallèle de quelques caractères quantitatifs chez le riz. *Agron. Trop.* **XXXV-4**:402-414.

**CILSS, 1991.** Problématique des politiques rizicoles en pays sahéliens. Rapport de synthèse. Comité permanent de lutte inter-Etats de lutte contre la sécheresse dans le Sahel (CILSS). S.A. AGRER N.V., Avenue Louise 251-B23, 1050 Bruxelles, Belgique, 61 p.

**Coligado, M.C. and Brown, D.M., 1975.** A bio-photo-thermal model to predict tassel initiation time in corn (Zea mays L.) *Agric. Meteorol.* **14**:357-367.

**Dingkuhn, M. and Miézan, K.M., 1991.** Germplasm Improvement. rapp. multigr. ADRAO. Sahel

**Dingkuhn, M., 1992.** Base physiologiques et écologiques du cycle de culture des variétés de riz dans le Sahel - Rapport annuel 1991 ADRAO pp 12-24.

**Dingkuhn, M. and Miézan, K.M., 1992.** Temperature related problems in Sahel irrigated rice. West Africa Rice Development Association. 01 BP 2551. Bouaké. Côte d'Ivoire. 81 p

**Dingkuhn, M., 1994.** Rice garden experiments in the sahelien north of senegal. An interim report on a long term experiment on genotype x climate interactions and agroclimatic site characterisation. A WARDA contribution to the annual meeting of the Sahel Task Force in march 1994, Segou, Mali. 22 pp.

**Dingkuhn, M., 1995**. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. III. Characterizing environments by simulating crop phenology. *Agric. Systems* **48:** 435-456.

**Dingkuhn, M. and Miézan, K., 1995**. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. II. Validation of photothermal constants and characterization Photothermal of genotypes. *Agric. Systems* **48**: 411- 433.

**Dingkuhn, M., Sow, A., Samb, A., Diack, S. and Asch, F., 1995.** Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. I. Photothermal and micro-climatic responses of flowering. *Agric. Systems* **48:** 385-410.

**Dingle, W.R. et Trinth, T.T., 1979.** Problems of rice selection under Sahelian conditions. Paper presented at the WARDA Varietal Improvemenyt Seminar, 2D, Bouaké.

**Domé, J., Patena, G., Vergara, B.S., 1981.** A method for screening rice cultivars for cold tolerance at early seedlings stage. International Rice Research Newsletter **6**(5), 11.

**Ebata, M., 1990**. Effective heat unit summation and base temperature on the development of rice plant. I. A method determining base temperature and its application to the vegetative development. *Japan. Jour. Crop Sci.* **59**, 2: 225-232.

**Ellis, R.H., Roberts, E.H. and Summerfield, R.J., 1988.**Variation in the optimum temperature for rates of seedling emergence and progress towards flowering amongstnsix genotypes of faba bean (*Vicia faba*). *Ann. Bot.*, **62**: 119-126.

**Ellis, R.H., Hadley P., Roberts, E.H. and Summerfield, R.J., 1990.** quantitative relations between temperature and crop development and growth. In Climate Change and Plant Genetic Resources, eds. M. T. Jackson, B. V. Ford-Lloyd and M.L. Parry, Blhaven Press, London. pp. 85-115.

**Ellis, R.H., Qi, A., Summerfield, R.J. and Roberts, E.H., 1993**. Rates of leaf appearance and panicle development in rice (*Oryza sativa* L.): a comparison at three temperatures. *Agricultural and Forest Meteorology* **66**: 129-138.

**Ellis, R.H, Lawn, R.J., Summerfield, R.J. Qi, A, Roberts, E.H, Chay, P.M., Brouwer, J.B., Rose, J.L., Yeates, S.J. and Sandover, S. 1994.** Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. V. Chickpea (*Cicer arietinum*). *Expl. Agric.* (30) pp. 271-282.

**Erskine, W., Hussein, A., Tahir, M., Ellis, R.H., Summerfield, R.J. and Roberts, E.H., 1994**. Field evaluation of a model of photothermal flowering response in a world lentil collection.*Theor. Appl. Genet.* **88**: 423-428.

**F.A.O., 1993a.** Rapport et perspectives sur les produits 1992-1993. Collection FAO: Développement économique n° 51. Rome.

**F.A.O., 1993b.** Annuaires Statistiques 1992.

**Fernandez, F.; Vergara, B.; Yapit, N. and Garcia, O., 1980.** Growth stages of rice plant. Module de formation GM-3. IRRI.

**Franquin, P., 1974.** Formulation des phénomènes apparents de photothermopériodisme en conditions naturelles. Principes de base. *Cah. ORSTOM, Ser. Biol.*, n°23:31-43.

**Franquin, P., 1984.** Adaptation des mils et sorgho à la photopériode, au parasitisme et à la capacité hydrique du sol. *In* Agrometeroly of sorghum and millet in the semi-arid tropics: Proceedings of the International Symposium, ICRISAT. p 191-203.

**Frere, M. and Popov, 1979**. Agrometeorological crop monitoring and forecasting. FAO, *Plant Production and Protection Paper*, No. 17, Rome, Italy.

**Gao, Y. and Wilman, D., 1994.** Leaf development in eight related grasses. *Journ. of Agric. Sci.* Cambridge (1994). **123:**41-46.

**Ghesquière, A. et Miézan, K.M., 1982.** Etude de la structure génétique des variétés traditionnelles de riz en Afrique Réunion ORSTOM-IRAT du 1 au 3 sept. 1982. rapp. multigr. ORSTOM. 31 p.

**Godderis, W., 1987**. Amélioration variétale du riz irrigué en 1986. ADRAO-Station Régionale de Riz Irrigué. 39 pages et annexes.

**Hammer, G.L. and Vanderlip, R.L., 1989.** Genotype by environment Interaction in Grain Sorghum I. Effects of Temperature on Radiation Use Efficiency. *Crop Sci.*, **29**:370-376.

**Hammer G.L., Vanderlip R.L., Gibson G., Wade L.J., Henzell R.G., Younger D.R., Warren J. and Dale A.B., 1989.** Genotype by environment interaction in grain sorghum. II Effects of temperature and photoperiod on ontogeny. *Crop. Sci.*, **29**:376-384

**Hardwick, R.C. and Andrews, D.J., 1980**. method of measuring differences between varieties in tolerance to sub-optimal temperatures, *Ann. Appl. Biol.*, **95**, 235, 1980.

**Heller, R., 1985**. Abrégé de Physiologie Végétale. 2. Développement. 3 ème édition. Masson, Paris. 215 pages.

**Horie, T. 1987.** Dynamic models for evaluating and predicting the growth and yield of rice and sunflower crops from weather. Food and Fertilizer Technology Center Technical Bulletin, N°99. 13 pp. Taiwan.

**Horie, T., 1994.** Crop ontogeny and development. In: K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair and G.M. Paulsen (Eds), *Physiology and determination of crop yield.* Madison, Wisconsin, USA, 153-180.

**Hsin-Hsiung-Chang, Yuen-Liang-Ku and Kwan-Long-Lai. 1974a.** A study on the chilling resistance of rice seedlings. I. On the chilling resistance among rice varieties. *Journal of the Agricultural Association of China* (Taiwan), **86**, 9-27.

**Hsin-Hsiung-Chang, Yuen-Liang-Ku and Kwan-Long-Lai. 1974b.** A study on the chilling resistance of rice seedlings. II. On the physiological mechanism of chilling resistance and the effect of chemical treatment. *Journal of the Agricultural Association of China* (Taiwan) **87**, 37-49.

**Huda, A.K.S., Sivakumar, M.V.K., Alagarswamy, Virmani, S.M. and Vanderlip, R.L., 1984.** Problems and prospects in modeling pearl millet growth and development: A suggested framework for a millet model. *In* Agrometeroly of sorghum and millet in the semi-arid tropics: Proceedings of the International Symposium, ICRISAT. p 297-306.

**Inada, K., 1993.** Morphological response to the day-length. in Science of Rice Plant. Vol I/ Morphology. Matsuo, Hoshikawa (eds). pp495-501; Tokyo, Japan.

**IRAT Haute-Volta., 1967.** Les variétés de riz du Cercle de Banfora. *Agron. Trop.*, **24**:691-708.

**I.R.R.I (International Rice Research Institute), 1977.** *Annual report for 1976.* Los Banos, Philippines, 66pp.

**JICA. 1990.** Etude expérimentale du développement agricol (Thiago-Guiers) Rapport final. Agence Japonaise de Coopération Internationale (JICA), Tokyo, Japon 417 pp.

**Jones, J.W., 1928.** Inheritance of earliness and other agronomic characters in rice. *J. Agric. Res.(*U.S.), **36**:581-601.

**Kaimori, N. and Takahashi, N., 1985.** Low-temperature induced chlorosis in Japanese rice cultivars. *Japan. J. Crop Sci.*, 54(1), 86-88.

**Katayama, T.C., 1995.** Flower bud differentiation and its inducing factor. *In* Science of Rice Plant Chapter 2. Physiology and Biology in Flower Bud Differentiation. Matsuo, K., Kumzawa, K., Ishii, R., Ishiara, K. and Hirata, H. Eds. Food and Agriculture Policy Research Center, Tokyo, Japan.

**(De) Kochko, A., 1987.** Isozymic variability of traditional rice (*O. sativa* L.) in Africa. *Ther. Appl. genet.***73**: 675-682.

**Kropff, M.J., Van Laar, H.H. and Ten Berge, H.F.M., 1993**. ORYZA_1, a basic model for irrigated lowland production. International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines.

**Kudo, M., 1968.** Genetical and thermotological studies of characters, physiological or ecological in the hybrids between ecological rice groups. Bull. Natl. Inst., *Agric. Sci*., **19D**, 275-353.

**Kurata, N.Y, Nagamura, K., Yamamoto, Y., Sue, J., Wu, J., Antonio, B.A., Shomura, A., Shimizu, Lin, T., Lin, S-Y., Inoue, Fukuda, T., Shimano, Y., Kuboki, T,.Toyama, Y, Miyamoto,T., Kirihara, K., Hayasaka, A., Miyao, L., Monna, H.S., Zhong, Y., Tamura, Z.-X.,Wang, T., Momma, Y., Umehara, M., Yano, T., Sasaki and Minobe, Y. 1994.** A 300 kilobase interval genetic map of rice including 883 expressed sequences. *Nature Genetics*, 8:365-372.

**Kwak,T.S., Vergara, B.S.,Nanda, .J.S. and Coffman, W.R., 1984**. Inheritance of seedling cold tolerance in rice, *SABRAO J.*, **16**, 83, 1984.

**Li, T.G., Vergara, B.S. and Visperas, R.M. 1980.** A method for testing cold tolerance of rice at early stage. *IRRN,* **5**:5 (Octobre 1980) pp 13-14.

**Loomis, R.S. and Connor, D.J., 1992.** Crop ecology: productivity and management in agricultural systems. Cambridge University Press, Cambridge, 104- 128.

**Malvoisin, P. 1984.** Organogenèse et croissance du maître-brin du blé tendre (*Triticum aestivum*) du semis à la floraison. I. - Relations observées entre la croissance foliaire et la différenciation des ébauches florales. *Agronomie* (Paris), **4**(6):557-564.

**Mani, S.C. and Sharma, J.P., 1988**. Screening rice varieties for cold tolerance at early seedling stage. *IRRN*, **13**:3 (Juin 1988) pp 18).

**Miézan K.M. et Sié M., 1995**.Varietal improvment for irrigated rice in the Sahel. In Riziculture irriguée au Sahel: perspective pour un développement durable. ADRAO-Saint Louis. in press.

**Mimoto, H., Yanase, M. and Chujo, H., 1989.** Varietal differences of juvenile phase duration and photoperiodic sensivity in paddy rice. *Jpn. J. Crop Sci.* 58: 628-634.

**Monteih, J.L., 1981**.Climate. In Ecophysiology of Tropical Crops (P. Alvin, Ed.) pp. 1-27, London Academic Press.

**Nanda, J.S. et Seshu, D.V. 1979**. Breeding strategy for cold tolerance. in Report of Rice Cold Tolerance Workshop.IRRI; pp.91-99.

**Ndiaye, A., 1995.** Contribution à la définition d'idéotypes de maïs pour la culture irriguée en zone sahélienne. Thèse de Doctorat. Univ. Paris XI Orsays. 158 p.

**Nemoto, K., Morita, S. and Baba, T., 1995.** Shoot and root development in rice related to the phyllochron: *Crop. Sci.* **35**: 44-49.

**Okumoto, Y., Inoue, H., Ichitani, K. and Tanisaka, T., 1996**. Effects of three genes that control heading date (*Se1, E1* and *Ef1*) in four varietal groups of *japonica* rice. *In* Rice Genetics III. Proceedings of the third International Rice Genetics Symposium. (Ed.) G.S. Kush. pp 423-427. IRRI. Philippines.

**Ong, C.K. and Monteih, J.L., 1984.** Response of pearl millet to ligth and temperature. *In* Agrometeroly of sorghum and millet in the semi-arid tropics: Proceedings of the International symposium, ICRISAT. p 129- 142.

**Paczek, V., 1996**. Amélioration du caféier *Coffea arabica*: Analyse génétique par RFLP du comportement méiotique de l'hybride interspécifique 'Arabusta'.Mémoire DESS. Univ. Paris VII. 51 pp.

**Pasquinetti, L. G. Badino, M., Lorenzoni, C., Nutolo, C. and Russo, S. 1984**. Evaluation of cold tolerance in rice seedlings through a laboratory screening technique. *Genetica Agraria* 38(3), 41.

**Patena; S.K. Bardhan Roy and B.S. Vergara. 1980.** Selection for cold tolerance at seedling stage during rapid generation advance. IRRN 5:4 August 1980.

**Pham, J.L., 1992.** Evaluation des Ressources Génétiques des Riz Cultivés en Afrique par Hybridation intra- et interspécifique. Thèse de Doctorat en Sciences, Université aris-Sud. 132 p.

**Peacock, J.M. and Heinrich, G.M., 1984.** Ligth and temperature response in sorghum. *In* Agrometeroly of sorghum and millet in the semi-arid tropics: Proceedings of the International Symposium, ICRISAT. p 143- 158.

**Penning de Vries, F.W.T., Jhansen, D.M., Ten Berge, H.F.M. and Bakema, A. 1989.** Simulation ofd ecophysiological process of growth in several annual crops. Pudoc Wageningen, Wageningen, The Netherlands. 271 p.

**Portères, R., 1956.** African Cereals. in Origins of African Plant Domestication (Harlan, J.R., De Wet, .M.J. and Stemler, A.B.L., eds.), pp 441-452. Mouton Publishers, The Hague, Holland.

**Ramiah, K., 1933**. Inheritance of flowering duration. *Indian J. Agric. Sci.* **3**, 377- 410.

**Redona, E.D. and Mackill, D.J., 1996.** Mapping quantitative trait loci for seedling vigor in rice using RFLPs. *Theor. Appl. Genet.* **92**:395-402.

**Rickman R.W., and KlepperB.L., 1995.** The phyllochron: when do we goin the future.*Crop. Sci.* **35**: 44-49.

**Rijks, D.A., 1976**. Développement de la Recherche agronomique dans le bassin du fleuve Sénégal. OMVS.-PNUD. FAO. Rome.

**Ritchie, J.T. 1993**. Genetic specific data for crop modelling. *In*: F.W.T. Penning de Vries, P.S. Teng and K. Metselaar (eds), Systems Approaches for Agricultural Development, pp. 77-93, Kluwer Academic Publisher, Amsterdam.

**Ritchie, J.T, Alocilja, E.C., Singh, U. and Uehazra, G. 1987.** IBSNAT and the CERES - Rice model. *In* Weather and Rice. ed. D.V. Seshu, pp. 271- 281. IRRI. Los Banos.

**Robertson, D.S., 1988.** Understanding the relationship between qualitative and quantitative genetics. pp. 81-87.

**Roberts,E.H, et Summerfield, R.J., 1987.** Measurrement and prediction of flowering in annual crops. In: J.C. Atherton (Ed), Manipulation of flowering. Butterworths, London, UK, pp. 17-50.

**Roberts, E.H., Cooper, J.P., Ellis, R.H.,and Qi., 1993.** Adaptation of floweringin crops to climzate. *Outlook Agric.*, **22**: 105-110.

**Robertson, G.W., 1968.** A biometeorological time scale for a cereal crop involving day and night temperature and photoperiod. *Int. J. Biometeorol.* **12**:191-223.

**Senanayake, N., Naylor, R.E.L., De Datta, S. K., and Thomson W. J., 1994.** Variation in development of contrasting rice cultivars. *Journ. of Agric. Sci.* Cambridge 123:35-39.

**Stewart , G.A. and Langfield, EC.B., 1971**. Temperature response of IR 8 rice. *J. Aus. Inst. Agric. Sci.* **37**:252-254.

**Sié, M., 1991.** Prospection et Evaluation Génétique des Variétés Traditionnelles de riz (*O. sativa* L. et *O. glaberrima* Steud.) du Burkina Faso. These de Doctorat Ingénieur Univ. Nat. de Côte d'Ivoire.

**Sié, M., et Miézan, K.M., 1995.** Caractérisation et origine des cultivars actuels en riziculture irriguée au Sahel. Atélier international sur la riziculture irrigiuée au Sahel: perspective pour un développement durable. ADRAO- Saint Louis. in press.

**Sié, M.; Séré, Y. and Sanou, A., 1996**. IR 64 and IR 13 240-108-2-2-3 : Two irrigated rice varieties released to farmers in Burkina Faso.IRRN/IRRI (in press).

**Sié, M.; Dingkuhn, M., Wopereis, M.C.S and Miézan, K., 1997a.** Rice crop duration and leaf appearance rate in a variable thermal environment. I. Development of an empirically based model. *Field Crops Research.* in press.

**Sié, M.; Dingkuhn, M., Wopereis, M.C.S and Miézan, K., 1997b.** Rice crop duration and leaf appearance rate in a variable thermal environment. II Genetic diversity. *Field Crops Research.* in press.

**Sivakumar, M.V.K., Konate, M. and Virmani, S.M., 1984.** Agroclimatology of West Africa: Mali. Information Bulletin 19. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT), Patancheru P.O., Andra Pradesh 502324, India, 294 p.

**Sivakumar, M.V.K., and Gnoumou, F., 1987.** Agroclimatologie de l'Afrique de l'Ouest: le Burkina Faso. Information, Bulletin 23. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT), Patancheru P.O., Andra Pradesh 502324, India, 192 p.

**Slafer, G.A., and Rawson, H.M., 1994**. Rates and cardinal temperatures for processes of development in wheat: Effects of duration and rate of change of photoperio. *Ann. Bot,*. **74**:427-436.

**Summerfield, R.J., R.J., Roberts, E.H, Ellis,R.H., and Lawn, R.J., 1991.** Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. I. The developement of simple models for fluctuating field environments. *Exp. Agric.*, **27**: 11-31.

**Summerfield, R.J.,Collinson, S.T., Ellis, R.H, Roberts, E.H. and Penning de Vries, F. W. T., 1992.** Photothermal responses of flowering in rice (*Oryza sativa*). Annals of Botany 69: 101-112.

**Tanaka, I. 1976.** Climatic influence of photosynthesis and respiration of rice. pp.223- 247 in: Climate and rice. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines.

**Touré, M.,1978.** Sénégal. pp. *In:* rice in Africa. Buddenhagen, I.W. and Presley, G.J. (eds). Academic Press. London-New York-San Francisco. 341-342.

**Traoré, M.F., 1978.** Mali. pp. 336-337 in Rice in Africa. Buddenhagen, I.W. and Presley, G.J. (eds). Academic Press. London-New York-San Francisco.

**Vaksmann, M, Traoré, S.B., et Niangado, O:, 1996.** Le photopériodisme des sorgho africains. *Agriculture et développement.* N°9. Mars 96. pp. 13-18.

**Vergara, B.S. and Chang, T.T.,1976.** The flowering response of rice plant to photoperiod: a review ofliterature. Int. Rice Res. Inst. Tech. Bull. 8. 75 pp.

**Vergara, B.S. and Chang, T.T, 1985.** The flowering response of the rice plant to photoperiod. A review of the literature. International Rice Research Institute, P.O. Box 933, Manila, Philippines. ISBN 971-104-151-0, 61 pp.

**de Vienne, D., Causse, M., Maurice, A. et Santoni, S., 1997.** Les marqueurs moléculaires et leur application. *In* Biotechnologies Végétales. Y. Demarly et E. Picard (Ed.). UNISAT/AUPELF-UREF. 119 pp. C.N.E.D. Paris.

**Xu Yunbi and Shen Zongtan, 1988.** Screening criteria for cold tolerance at the seedling stage. *IRRN* 13:4. 1988.pp13-14.

**Yin, X., 1996**. Quantifying the effects of temperature and photoperiod on phenological development to flowering in rice. Thèse de Doctorat. Univ. de Wageningen. 173 page.

**Yin, X. and Kropff, M.J., 1996.** The effect of temperature on leaf appearance in rice. *Annals of Botany* 77:215-221.

**Yin, X., Kropff, M.J. and Ellis R.H., 1996a.** Rice flowering in response to diurnal temperature amplitude. *Fields Crops Research.* in press.

**Yin, X., Kropff, M.J. and Goudrian, J., 1996b.** Changes in development responses to temperature during on to geny of rice. *Crop. Science.* in press.

**Yoshida, S. 1981**. Fundamentals of Rice Crop Science. IRRI, P.O. Box 933, 1099 Manila, Philippines, 269 pp.

**Wang, ,J. Y., 1960.** A critique of the heat unit approach to plant response studies. *Ecology*, **40**: 785-790.

**Webster, O.J., and Cruzado, H.J., 1972.** Sorghum improvement in Puerto Rico. Communication présentée au meeting du Caribbean Food Society à Porto Rico, 11-17 juin 1972

**Wilhelm, W.W, and MCMaster,G.S., 1995**. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop. Science* **35:**1-3.

# VIII

# ANNEXES

## ANNEXE I

## SUPERFICIES ET PRODUCTIONS DES CEREALES ET DU RIZ (FAO, 1993b)

| | CEREALES | | | | | | RIZ | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1990 | | 1991 | | 1992 | | 1990 | | 1991 | | 1992 | |
| | Superf | Product | Superf | Product | Superf | Product | Superf | Product | Superf | Product | Superf | Product |
| Monde | 702779 | 1950909 | 695657 | 1882233 | 699.588 | 1952224 | 146688 | 521140 | 146970 | 517875 | 147168 | 525475 |
| Afrique | 73457 | 88031 | 79061 | 98941 | 79270 | 83702 | 6289 | 12422 | 6821 | 13545 | 6930 | 14011 |
| Burkina Faso | 2659 | 1518 | 2801 | 2455 | 2 742 F | 2332 | 23 | 48 | 18 | 39 | 22 F | 49 |
| Caméroun | 783 | 838 | 845 | 1003 | 780 F | 905 F | 11 | 55 | 15 F | 90* | 15 F | 90 F |
| Mauritanie | 122 | 105 | 148 | 105 | 124 F | 74 | 14 | 52 | 15 F | 42 | 5 F | 18* |
| Mali | 2439 | 1772 | 2547 | 2415 | 2 297 F | 2156 | 197 | 282 | 250 F | 454* | 230 F | 405* |
| Niger | 4147 | 1690 | 6579 | 2470 | 7559 | 2258 | 30 F | 73* | 30 F | 75 | 30 F | 70* |
| Sénégal | 1229 | 952 | 1146 | 970 | 1 086 F | 857 F | 73 F | 156 | 73 F | 194 | 74 F | 177 |
| Tchad | 1119 | 602 | 1310 | 812 | 1 412 F | 915 | 40* | 66* | 48 | 118* | 40 F | 52* |

* : Renseignements officieux
F: Estimation de la FAO

Product : production
Superf : superficie

ANNEXE II

EXPORTATION RIZ USINE (FAO, 1993a)

(en millions de tonnes)

| | 1990 | 1991 | 1992 |
|---|---|---|---|
| Pays en Dev. | 8.1 | 8.9 | 10.1 |
| Amer. Latine | 0.6 | 0.6 | 0.5 |
| Proche-Orient | 0.1 | 0.2 | 0.2 |
| Extreme-Orient | 7.5 | 8.1 | 9.4 |
| Inde | 0.5 | 0.7 | 0.6 |
| Pakistan | 0.9 | 1.3 | 1.4 |
| Thailande | 3.9 | 4 | 4.6 |
| Vietnam | 1.7 | 1 | 1.6 |
| Pays Dev | 3.3 | 3.2 | 3.1 |
| Etats-Unis | 2.4 | 2.2 | 2.1 |
| Total Mondial | 11.4 | 12.1 | 13.2 |

IMPORTATIONS DU RIZ (FAO, 1993b)

| | 1990 | | 1991 | | 1992 | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Quantité° | Valeur°° | Quantité | Valeur | Quantité | Valeur |
| Monde | 1230543 | 47466300 | 1258840 | 5126947 | 1523514 | 6071153 |
| Burkina-Faso | 10990* | 39 600 F | 9040* | 36 000 F | 8500* | 36 000 F |
| Cameroun | 929 | 26586 | 5008 | 12290 | 7300* | 17600 |
| Mali | 2 000 F | 6 400 F | 12840* | 43 000 F | 4000* | 14 000 F |
| Mauritanie | 4456* | 10300* | 6656 | 13500* | 8500* | 23000* |
| Niger | 2815 | 10006 | 3800* | 15 000 F | 4 000 F | 15 600 F |
| Sénégal | 39151 | 92485 | 49100* | 103000* | 35600* | 92300* |
| Tchad | 500 F | 2 100 F | 500 F | 2 200 F | 500 F | 2 300 F |

° : Quantité x 10 tonnes métrique

°° : Valeur x 1000$US

* : Renseignements officieux

F : Estimations de la FAO

Diagramme schématique pour le modéle RIDEV.REC. PP = photopériode; BVP = phase végétative de base; LAI = indice foliaire; DS stage de développement pour le jour «i»; DR = taux de développement au jour «i»; Twat = température de l'eau simulée; Tphys = température correspondante au jour «i»; elle est basée sur la température de l'air, DS et des constantes génotypiques; DAS = jours après semis (d'après Dingkuhn et al., 1995)

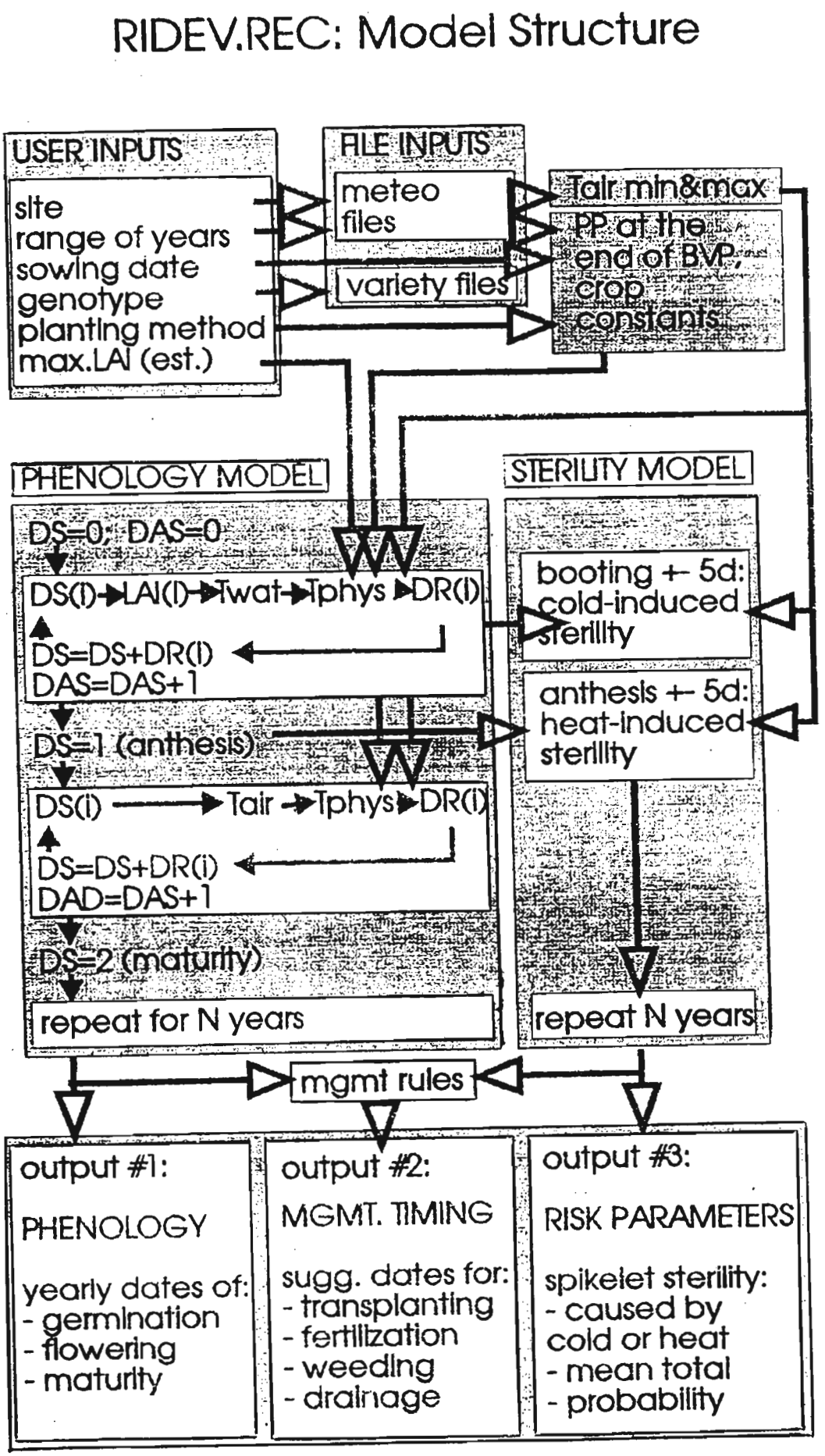


**Tableau..7 Symboles génétiques homologués ou en voie d'homologation.**

| Gène | Nom | Gène locus | Auteur | Chro | Techn |
|---|---|---|---|---|---|
| *ef-2(t)* | late heading-2: 14 days later heading than the original strain Taichung 65 (T65) ex *T65(5)1f-1* independant of *ef-1* | | Kuo-Hai Tsai *Rice Gen*.86:339-349 | | F2 |
| *ef-3(t)* | late heading-3: 10 days later heading than T65 | | Kuo-Hai Tsai *86Rice Gen*.3:71-73 | | F2 |
| *ef-4(t)* | late heading-4: 10 days later heading than T65 indépendant de *ef-2(t)* et *ef-3(t)* (var. Nantsao 33) | | Tsai *Rice GenII* 91:211-215 | | F2 |
| *Ac-ef-1* | Acceleration of heading (*ef-1*) few days earlier heading than *ef-1* line when *Ac-ef-1* is combined with *ef-1* | | Tsai,93*rgn*10:83-85 | | F2 |
| *E-1* (*ex m-EF-1**) | heading date-1 modifier for *Ef-1* ($m^a$-*EF-1*, $m^b$-*EF-1*) late heading time; these 3 genes confer photoperiod sensivity | | Syakudo et Kawase 1953 Okumoto et al.1991a, 1994 | 7 | F2-F5 |
| *E-2* | heading date-2 | | Syakado et Kawase 1953 Okumoto et al.1991a, 1994 | | |
| *E-3* | heading date-3 | | | | |
| *Ef-1* (*Ef-2*) | Earliness-1 (*Ef-1*$^a$, *Ef-1*$^b$, *Ef-1*$^\beta$, *Ef-1*$^x$) Var. IR4227-18-3-2, BR-IRGA409, Nantao 33 et *O. rufipogon* | 28,5 | Tsai et Oka, 1966 Tsai, 1976,1986, 1994b | 10 | F2, BCK Mut |
| *En-Se-1(t)* | Enhancer for photosensitivity (*Se-1*) strong sensivity | 28 | Sano 1990c, 1992 | 6 | |
| *Ef-x(t)** | Earliness-x/complementary | | | 2 | |
| *Ef-y(t)** | Earliness-y | | | 6 or 7 | |
| *Ef (t)** | Earlinesss introduced from *O. australiensis* | 10 cM-CD098 | | 10 | |
| *i-Se-1* | recessive inhibiteur for photosensivity (*Se-1*) | | Chang et al., 1969 | | |
| *Se-1* | photoperiod sensivity-1/Se-1$^e$, Se-1$^n$, Se-1$^i$, Se-1$^s$, Se-1$^u$ | 1,3cM to *Pi-Z'* 0,3 cM-*Pgi-2* 4,7 to XNpb294 près de RZ612 4,9 cM to XNpb233 | Yokoo et Kikuchi,1977, 1978 | 6 | |
| *se-2* | photoperiod sensivity-2 | 23% g-1 | Yu et Yao 1968 | 7 | |
| *Se-3(t)* | photoperiod sensivity-3 | | Poonyarit et al., 1987, 1989 | | |
| *Se-4(t)* | photoperiod sensivity-4 | | Ohshima et al., 1993a | | F2 |
| *Se-5(t)* | photoperiod sensivity-5/earliness due to loss of pp sensivity | | Yokoo et Okuno 1993 | 6 | |
| *se-6(t)* | photoperiod sensivity-6/suppresed by *Ef-1* photosensivity-6 Recessive gene for photoperiod sensitivity (géne recessif) | | Tsai*Jpn.J.Gen.* 1995.70:555-562 | | F2 |
| *se-7(t)* | photoperiod sensivity-7 (géne recessif) photosensivity-7 Recessive gene for photoperiod sensitivity | | Tsai*Jpn.J.Gen.* 1995.70:555-562 | | |
| *Su-se-1(t)** | suppressor for photosensivity (*Se-1*) | | Sano, 1990c | | |

| Gène | Nom | Gène locus | Auteur | Chro | Techn |
|---|---|---|---|---|---|
| *ms*$_1^P$* | photoperiod-sensitive male sterility/duplicate | | Shao et Tang, 1992 | | |
| *ms*$_2^P$* | photoperiod-sensitive male sterility-1 | | Shao et Tang, 1992 | | |
| *pgms** | photoperiod-sensitive genic male steril | | Wang et al., 91; Zhu et Yu 89 | | |
| *pms-1** | photoperiod-sensitive male sterility-1 | 4,3cM-RG477 | Zhang et al., 1993 | 7 | |
| *pms-2** | photoperiod-sensitive male sterility-2 | Prés de RG191 | Zhang et al., 1993 | 3 | |
| *PS** | photoperiod-sensitivity | 23% Pgi-2 0 cM-RG64 | Salam et al.,90; Mackill et al.93 | 6 | |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| *la* | lazy growth habit | 13,1cM toXNpb202<br>3 cM to RG1094<br>6,2 cM to RG247 | Nagao et Takashi 1963<br>Kishimoto et al.,1992 | 11 |
| *tms-1* | thermo-sensive male sterility-1 | | Yang et al.92;Sun et al.89 | |
| *tms-2* | thermo-sensive male sterility-2 | | Maruyama et al. 1991 | |
| *Cts-1* | Cold tolerance at seedling stage-1 | | Kwak et al. 1984 | |
| *Cts-2(t)* | Cold tolerance at seedling stage-2 | | Nagamine 1991 | |
| *chs-1(t)** | Chlorose causée par des basses T°-1(17°C) chs-$1^A$,chs-$1^B$, chs-$1^C$ | | Chuong et Omura 1982 | 9 |
| *chs-2(t)** | Chlorose causée par des basses T°-1(17°C) chs-$2^B$, chs-$2^C$ | | Chuong et Omura 1982 | |
| *chs-3(t)** | Chlorose causée par des basses T°-1(17°C) | | Chuong et Omura 1982 | |
| *chs-4(t)** | Chlorose causée par des basses T°-1(15°C) | | Chuong et Omura 1982 | |
| salt* | Tolérance au sel | Près de CD 0548 | Claes et al. 1990<br>Tanksley et al. 1993 | 1 |

***: non enregistrés**
***Cts-1: nouveau symbole***

**Précocité**: 11 gènes dont 8 enregistrés (5 dominants et 3 récessifs).
**Photoperiodisme:** 11 gènes dont 9 enregistrés (7 dominants et 2 recessifs).

# Rice Crop Duration and Leaf Appearance Rate in a Variable Thermal Environment. I. Development of an Empirically Based Model.

M. Sié[1], M. Dingkuhn[2], M.C.S. Wopereis[1], K. Miezan[1]

[1]West Africa Rice Development Association, Irrigated Rice Program, BP 96, St. Louis, Senegal

[2]West Africa Rice Development Association, 01 BP 2551, Bouaké, Côte d Ivoire

Keywords:
Photothermal constants, Phyllochrone, Development rate, Irrigated rice, Sahel, Low temperatures, Phenological models.

## Abstract

Variable crop duration is a major constraint to rice double cropping in arid irrigated environments, such as the Sahel. Photoperiodism and low air and water temperatures during the cool season are the major causes of variability, and varieties are needed whose photothermal response provides for a more stable crop duration. A previous study analyzed varietal photothermal constants on the basis of progress to flowering. The present study sought to identify on the basis of leaf appearance rates the phenological stages that are most photothermally sensitive, and to explore technical options to screen varieties for stable crop duration. Three Oryza sativa indica rice varieties (Jaya, IKP, IR64) were grown in the field at 15 day intervals during the dry season of 1995 (11 sowing dates) and 1996 (5 sowing dates) in Ndiaye, Senegal, under full irrigation and wide spacing to reduce microclimate variability. Mean daily water temperature ($T_w$) varied from 13 - 35 °C. The rate after seed soaking at which the first leaf (L1) appeared was linearly related with Tw, with a base temperature (Tbase) of about 10 °C. Appearance rates of the subsequent three leaves (L1-L4) had a similar Tbase, and showed a distinct temperature optimum (Topt) at about 23 °C, beyond which development rates decreased. Errors were too large to determine varietal differences in thermal constants. No significant temperature response was observed for the appearances of L5 to the flag leaf, which was between L12 and L20. Season effects on crop

duration to flowering were between 45 (IR64) and 63 days (Jaya), and were associated with highly variable leaf numbers in all varieties, including photoperiod-insensitive IKP. One-third of the variable duration was hypothesized to be due to a variable basic vegetative phase (BVP), caused by variable germination and leaf appearance rates, and two-thirds, to variable duration of panicle induction after BVP. Water temperature was the main determinant of both sources of variability. A simulation model, describing these temperature and photoperiod effects on leaf number, growth duration and leaf appearance rates, was developed using the 1995 data, and satisfactorily validated with the 1996 data. The model was used to identify phenological-stage and variety specific causes of variable crop duration. In a subsequent study, it will be used to identify photothermally diverse rice types and to predict the potential impact of breeding for specific photothermal response patterns.

## Introduction

The variability of rice crop duration is a major constraint to rice double cropping in thermally variable environments, such as the Sahel (Dingkuhn, 1995). Accurate estimation of crop growth duration is of great importance in the Sahel to avoid spikelet sterility due to either chilling or heat. It also increases the scope for double cropping. Growing two rice crops per year, while avoiding extreme low or high temperatures between booting and flowering, requires meticulous planning and leaves the farmer with little temporal flexibility for harvesting and land preparation. In practice, only about 10% of the area under irrigated rice in the Sahel is double cropped.

The crop duration of plants can be simulated using the classical concept of thermal time (°C*days). This usually involves the summation of differences between daily mean air temperature and a base temperature, $T_{base}$. In hot environments, such as the Sahel, an upper threshold temperature ($T_{opt}$) must be introduced, beyond which the development rate is constant or decreases. A specific growth stage (e.g. flowering) is reached when a certain number of degree-days ($T_{sum}$) has been accumulated. The effect of photoperiod on development rate can be expressed as a modification of the total thermal time required (e.g. Summerfield et al., 1992 and Dingkuhn et al., 1995), thereby expanding the concept of thermal time to photothermal time (Ritchie, 1993).

The relevant temperature for crop development is the temperature to which the apical growing points of the plant are exposed (Ritchie, 1993). For irrigated rice, the growing point

is submerged during much of the season. Water temperature is therefore determining the development of irrigated rice. However, simulation of rice development using air temperatures usually gives satisfactory results in regions without large diurnal temperature fluctuations (e.g. Kropff et al., 1993).

In a previous study, Dingkuhn et al. (1995) developed the model RIDEV, which predicts flowering of irrigated rice on the basis of simulated water temperature, which depends on crop cover and atmospheric parameters. Model calibration for a large number of rice genotypes indicated that there might be scope for rendering flowering less variable through breeding (Dingkuhn & Miezan, 1995). However, varietal field screening for the genotypic photothermal constants that govern progress to flowering under variable temperatures is impractical, because it would require full-cycle phenological observations for a large number of planting dates. Interactions between thermal and photoperiodic effects would further reduce the value of such screening. The present study therefore sought to further disaggregate the variability of crop duration to the level of leaf appearance rates, in order to identify behavioral components that can be measured during the vegetative growth period, and that would depend on temperature without the interference of photoperiod.

## Materials and methods

The field experiments were sited at WARDA s Sahel station in Ndiaye, Senegal (16°14 N; 16°14 W). The climate at the study site is characterized by a wet season (approximately 200 mm rainfall) from July to September, a cold dry season from October to February and a hot dry season from March to June. Two series of field experiments were conducted. Experiment I comprised 11 sowing dates at 15 day-intervals from 16 January 1995 (sowing date 1) to 16 June 1995 (sowing date 11). For each date, pre-germinated seeds (1 day soaking and 3 days incubation) of 21 varieties were direct seeded in 1 $m_2$ mini-plots (16 plants $m_2$) at 0.4 m intervals, in a strip of 21 m x 3 m.

Three *Oryza sativa* varieties (short-statured indica types) were replicated four times at each sowing date: Jaya, IR64 and I Kong Pao (IKP). Jaya is a medium-duration type commonly grown in Senegal and Mauritania during the wet season (July to October). IKP is a short-duration type locally considered cold tolerant, and planted in Senegal where cropping calendars are tight. IR64 is a short-duration type identified in previous studies as having a relatively constant crop duration and low $T_{base}$ (Dingkuhn and Miezan, 1995).

The total number of mini-plots per sowing date was 4 replications * 3 varieties 12, not counting 18 additional, non-replicated varieties, the analysis of which will be reported in a subsequent study. The location of each mini-plot in a strip was randomized. Experiment I was repeated in the 1996 cold dry season (Experiment II) for 5 sowing dates at 15 day-intervals from 15 December 1995 (sowing date 1) to 15 February 1996 (sowing date 5).

Plots were irrigated daily, with ponded water depth gradually increasing with plant height. The equivalent of 24 kg N, 60 kg P and 60 kg K per hectare was applied 20 days after sowing. The equivalent of 96 kg N per hectare was applied in two splits, 50% at the start of tillering and 50% at panicle initiation. Plots were clean weeded by hand, and insect pests were controlled with insecticides as necessary. No plant diseases were observed.

Maximum and minimum water and air temperatures were monitored twice daily (8.00 am and 6.00 pm). Average water temperature was calculated as the average value of daily minima and maxima measured in the morning and evening. Astronomical daylength (sunrise to sunset) was calculated according to Frere and Popov (1979) and was assumed to reflect photoperiod.

The date at which successive leaf tips appeared was recorded and averaged for six plants per mini-plot, based on daily observations from germination to the appearance of the flag leaf. Dates of important phenological events (first booting, first flowering, 50% booting, 50% flowering) were also determined for 6 hills per mini-plot. First booting and first flowering was defined as the date at which the first panicle emerged and flowered, respectively. Dates of 50% booting and 50% flowering were estimated for the 6 hills.

Leaf appearance rates were regressed against average water temperature and photoperiod using multiple linear regression techniques. Modelling programs were written in GW-Basic (Microsoft). Statistical analyses were performed with SigmaPlot for Windows (Jandel Scientific).

## Results and discussion

*Photoperiod, air and water temperatures*

In Experiment I, maximum air temperature varied between 26 °C and 50 °C. Minimum air temperatures ranged from 7 °C to 28 °C. Average water temperature ranged from 13 to 34 °C. In Experiment 2, maximum air temperature varied between 24 and 45 °C, minimum air temperature between 10 °C and 27 °C and average water temperature between 16 °C and 35

°C. Temperatures gradually increased during both experiments. Photoperiod varied by 1.92 hours, with a mximum of 13.08 hours for calendar day 173 and a minimum for calendar day 355 (Figure 1).

*Observed crop duration and leaf number*

Seasonal effects on the time between seed soaking and 50%-flowering were strong in experiment I (1995), causing a 63-d variation (98 to 161 d) in Jaya, a 54-day variation in IKP, and a 45-day variation in IR64. This confirmed earlier findings that among the three varieties, IR64 has the least variable, and Jaya the most variable crop duration at the experimental site (Dingkuhn et al., 1995). In experiment II (1996), during which temperature differences were less pronounced than in 1995, crop duration varied slightly less. Details of phenological observations are shown in Table 1.

According to Yoshida (1981), most early to medium duration rice varieties produce 10-18 leaves on the main culm, and leaf number of photoperiod-insensitive varieties is roughly constant even under variable photothermal conditions. In our study, which used one photoperiod-insensitive variety (IKP) and two slightly photoperiod-sensitive varieties (Jaya and IR64) (Dingkuhn and Miezan, 1995), the number of leaves varied strongly with sowing date in both years (Table 2). In the 1995 experiment (I), which covered a higher number of photothermal environments, the leaf number of IKP varied by 5 (12 to 17 leaves), whereas in the slightly photoperiod-sensitive varieties, the leaf number varied by 7. The generally decreasing leaf number from January through April planting dates was not caused by photoperiod, because days became longer during the same period, even if a 30- to 60-d basic vegetative phase is taken into account. Rice is generally a short-day species (Vergara and Chang, 1985).

A graphic representation of development events for experiment I indicated that the increased crop duration at early sowing dates consisted of two basic components (Fig. 2; time was measured from seed soaking onwards, in order to take into account variable duration of germination). The first, comparatively minor effect was a delay in the appearance of the 1st (and, less well distinguishable, the subsequent two or three leaves) at early sowing dates. These delays in development by up to two weeks, which were uniform among the three genotypes, were associated with the lowest air and water temperatures observed in this study (Fig. 1). The second, more pronounced component of changes in crop duration was total leaf

number. This effect, associated with almost constant leaf appearance rates after the 4th leaf, accounted for 30 to 45 days, or three-fourths to two-thirds of the variability of crop duration.

Observations in experiment II were similar (Fig. 3). However, the first two to four leaves appeared in a much more rapid succession, resulting in some missing observations. This effect was probably related to the higher water temperatures in early 1996 (consistently above 20 °C) as compared with 15-20 °C in 1995 (Fig. 1).

*Relationships between leaf appearance rates and water temperature*

Using the 1995 data (Experiment I), we regressed across planting dates the development rate ($days^{-1}$) (LR0-1) from seed soaking to the appearance of the first leaf (LR0-1) against the average water temperature during that period. Results for IR64 are shown in Fig. 4. Regression coefficients for the three varieties are listed in Table 3. In all cases, the relationships were linear in the observed range from 14 to 30 °C, with a base temperature between 9 and 12 °C (extrapolated to origin on the X-axis). No significant varietal differences were observed. Compared to the photothermal constants described for the same genotypes on the basis of progress to flowering (Dingkuhn and Miezan, 1995), Tbase for this early phase of development (LR0-1) was similar, but no levelling of the temperature response at higher ranges was observed.

The appearance rates of subsequent leaf positions L1 to L4 followed a curvi-linear pattern with distinct maxima (optimum temperatures, Topt). Figure 5 shows exemplarily for IR64 that this phenomenon was reproducible but too variable to establish significant correlations between leaf appearance rates and water temperature in a single dataset. Bulked observations for the four replications gave a Topt of 22 °C and Tbase of 9 °C, the latter being between 5 and 11 °C at $P < 0.05$. For IKP, Tbase was 11 °C (between 6 and 13 °C) and Topt was 23 °C, and for Jaya, Tbase was 14 °C (12 to 16 °C) and Topt was 24 °C (Fig. 6).

The base temperatures estimated from regressions for LR0-1 and LR1-4 were similar to those reported by Dingkuhn and Miezan (1995), whose analysis was based on flowering dates. Their estimations of Topt, however, were by several degrees higher than the present findings, ranging from 23 to 31 °C across a large number of rice varieties, and from 26 to 30 °C for the test varieties studied here. Ellis et al. (1993) reported a Topt of 23 °C for IR64, which is near-identical with the present findings.

From the appearance of the 1st to that of the 6th leaf, temperature response patterns

changed gradually in all test varieties from a steep and linear response, via the curvi-linear pattern demonstrated for LR1-4, to constant appearance rate that was unaffected by temperature. No significant temperature dependency of leaf appearance rates was observed in any leaf position >5 in any of the varieties or replications. This pattern is exemplarily shown in Fig. 7 for one replication of IR64. Response patterns were similar when analyzed on the basis of mean daily air temperatures, but maxima and origins of the curves were at a higher temperature level, because air temperatures were generally higher than water temperatures. It is possible that the apparent temperature insensitivity of advanced leaf position was caused by increasing effects of air temperature as plants became taller. The advanced leaf positions therefore experienced a warmer environment than the early leaves, which might have masked their sensitivity to low temperatures. Early leaf generations (e.g., L1 to L4) generally appeared in a more rapid succession than later-appearing leaves. Average duration between successive leaf appearances across the 11 sowing dates in experiment I was about 4.5 days for leaves 1 to 4, and about 6.5 days for leaves 9 to 12. Ebata (1990) also found a decrease in leaf appearance rate with plant age for temperate *Oryza sativa* japonica rice plants and explained this by a decrease in $T_{base}$ and an increase in $T_{sum}$ of successive leaves. (This would in fact result in lower temperature sensitivity, as suggested by the present study.) Yoshida (1981) reported an average duration between successive leaf appearances of 4-5 days before panicle initiation and 7-8 days afterwards.

*Models for leaf appearance, panicle initiation and flowering*

A detailed phenological model can be composed on the basis of the observed temperature vs. leaf appearance relationships, if panicle initiation (PI) is introduced as an event that determines which leaf position will be the last. For this study, we assumed that three leaves are still in the 'pipeline' (have not yet emerged) at the time of PI. PI would therefore roughly coincide with L(flag)-3, or at 45 days after seed soaking in IKP, 50 days in IR64 and 60 days in Jaya under the most favorable conditions, namely, the dates that were associated with the shortest overall crop duration (PI(0) condition). It follows that PI was much delayed beyond that period if plants were sown early in the year.

Under PI(0) conditions, PI can be expected to take place shortly after the basic vegetative phase (BVP; Yoshida, 1981) ends. In our model, we assumed that the minimum delay from 'end of BVP' to PI, or inductive period (IP) elapsing before PI, is equivalent to one leaf

position, or one week.

On the basis of these assumptions, the variability of BVP and IP can be measured and compared with their likely determinants, photoperiod and water temperature. In 1995, the duration of the BVP varied from 43 (date 6) to 54 (date 1) for IR64; from 41 (date 6) to 55 (date 2) for IKP and from 56 (date 10) to 74 (date 5) for Jaya. In 1996, the length of the BVP was much shorter, due to the relatively high average water temperatures, which accelerated germination and appearance of the first leaves. The duration of the BVP varied from 34 (date 4) to 43 (date 2) for IR64; from 35 (date 5) to 42 (date 3) for IKP; and from 37 (date 2) to 54 (date 4) for Jaya. The variability of BVP was much smaller than that of flowering, indicating that the subsequent phase IP was the main source of variability.

In analogy to leaf appearance rates, we applied the multiple regression approach to predict the variability of IP. Table 3 summarizes the various correlations obtained between water temperature and progress towards development events (reciprocal of days elapsed): soaking to leaf #1, L1 to L4, L4 to L(end of BVP), and 'end of BVP' to PI (IP). Leaf appearance rates after BVP were generally constant at about 0.149 $d_1$. For L>4 and IP, photoperiod was included in addition to water temperature as predictor variable, because significant contributions to development ($P>0.05$) had been observed in some cases. For L1-4, quadratic regressions were performed because relationships with water temperature were distinctly non-linear.

Modelling results for experiment I, which was used for model calibration, are summarized in Fig. 6. Leaf appearance dates, total leaf numbers and flowering patterns were very close to observations (Fig. 2). The dominant factor for variable date of PI, the duration of IP, was mainly determined by mean daily water temperature, which varied by 8 °C, whereas photoperiod varied by 0.9 hours during the hypothesized periods of IP (compare with regression coefficients in Table 3). In accordance with the observed absolute variability in crop duration, IR64 had the lowest regression coefficient for IP vs. water temperature (2.15), and Jaya the highest (4.7). Consequently, the development of IR64 appears to be least sensitive to temperature, which is in agreement with the low Tbase determined for IR64 in an independent study (Dingkuhn and Miezan, 1995). This difference, which was not tested for its statistical significance, however, reduced the variability of crop duration by only one week in this variety, and may therefore not be of significant agronomic importance.

*Validation of the leaf appearance based phenology model*

The model was validated with data from experiment II (1996), which were not yet available at the time of model formulation. Temperatures were higher in 1996 than in 1995 at any given calendar date (Fig. 1). The 1996 dataset included earlier planting dates than the 1995 dataset, but did not cover the entire period from the cold to the hot season.

The model predicted accurately that flowering for January plantings would occur much earlier in 1996 than in 1995, and the relative seasonal changes in duration to flowering were also simulated correctly (Fig. 8). Slight over-estimations in the duration of Jaya for early plantings were observed in both 1995 (model calibration) and 1996 (model validation). Satisfactory agreement was also obtained between observed and simulated leaf numbers (Table 2). The model predicted accurately that in 1996, leaf numbers would be the same as in 1995, despite the earlier flowering dates.

*Discussion of the model LAP*

The simulation model (Leaf APpearance, LAP), is based on a few phenological assumptions and empirical relationships between partial development rates (e.g., leaf positions) and external conditions (water and air temperatures, photoperiod). The basic assumptions are (1) that a non-inductive BVP exists, which is best described not by a fixed period of time, but a fixed number of leaves which appear during that period; (2) that after BVP, an inductive period (IP) begins during which leaves continue to appear, until the panicle has been effectively initiated (PI event); and (3) that, upon PI, no new leaves are initiated, thereby limiting subsequent leaf appearances to the few leaves that were in the 'pipeline' at PI but had not yet appeared.

Figure 9 represents graphically how the model generates a succession of leaves, onto which development events such as 'end of BVP / beginning of inductive phase' and panicle initiation are overlaid, thereby terminating leaf production at a specific date. The model has the surprising consequence that crop duration should vary on the basis of quantum steps, each quantum being equivalent to the time elapsing from one leaf initiation to the next (ca. 1 week). In fact, the panicle is initiated in the same growing point that also produced the previous leaves, and leaf and panicle initiation can therefore not be regarded as independent processes. In Fig. 9, the quantum (leaf number) effects on crop duration (flowering) is manifest in the 'jumping' line connecting the flowering dates for different planting dates. If

the model is correct, flowering should be difficult to predict beyond a precision of 1 week on a given tiller, and the synchronization of flowering within a tiller population should not be sharper than one week - except if a mechanism exists that synchronizes leaf initiation, which is physiologically unlikely.

A major uncertainty of the model is its treatment of the time elapsing from the appearance of the flag leaf to the appearance of the panicle. During this period, the stems elongate, and this process may take a longer or shorter period, or may be incomplete, as a function of temperatures. The sample of planting dates in this study did not provide for a sufficient variety of conditions during heading to obtain this information. A previous study (Dingkuhn et al. 1995) indicated that specific delays in heading occur if minimum air temperatures are low during the period of flower differentiation (booting to flowering stages).

*Varietal differences and possible parameters for varietal selection*

The three test varieties differed in total crop duration (IR64 and IKP short, Jaya long duration) and the variability (plasticity) of their duration. In terms of plasticity, IR64 and IKP, which flowered about 90 days after seed soaking in the wet season, are of particular interest. In 1995, the duration to flowering varied by 45 days for IR64 (simulated: 46) and by 54 days for IKP (simulated: 53). In a previous study, which showed nearly identical varietal differences (Dingkuhn et al., 1995), the more stable duration of IR64 was explained by a lower Tbase (relative to IKP and Jaya) and higher photoperiod-sensitivity (relative to IKP, which was found insensitive). The present study can provide no statistically sound confirmation of these findings, although Figures 5 and 6 indicate that Tbase of IR64 may be substantially lower than that of Jaya. However, it is now clear which phenological phases contribute to season-related variability of crop duration, which may provide a better handle on varietal selection for photothermal responses.

On the basis of this study's varieties, environments and model assumptions, about one-third of the variability of crop duration was due to a variable duration of the BVP, and two-thirds to the duration of the floral induction period. The variability of the BVP was mainly caused by temperature effects on germination and the appearance of the 1st leaf, and, to a lesser extent, on the appearance of the 2nd to 4th leaves. The cumulative variability of BVP was 13 days for IR64 (47 to 60 days), 16 days for IKP (44 to 60 days), and 20 days for Jaya (60 to 80 days) (Figure 9). We suggest that this variability was entirely due to thermal delays

of vegetative differentiation processes.

The estimated variability of the inductive period was 25 days for IR64 (9 to 34 days), 34 days for IKP (7 to 41 days) and 28 days for Jaya (8 to 36 days). Under the experimental conditions, and on the basis of the relatively photoperiod-insensitive test varieties, water temperature was the main determinant of this variability. (Strong photoperiodic effects would have reduced, and not increased, the duration of the early plantings.) It seems that floral induction has certain photothermal time requirements, whereas the duration of the BVP has only thermal time requirements. This hypothesis needs further investigation.

The results suggest that rapid and inexpensive varietal screening for base and optimum temperatures might be possible for germination and the appearance of early leaf positions, based on extended germination tests in different thermal environments, e.g. thermostated incubators. If a sufficient genetic diversity is found, this approach might help developing varieties with reduced crop duration and accelerate crop establishment in environments prone to early-season chilling. We can propose no similarly rapid selection approaches for varieties having low photothermal requirements for floral induction, because this would require growing plants for several months in different photothermal environments.

A sequel to this paper will analyze the genetic diversity available for the selection of rice varieties with stable duration in variable photothermal environments.

## Conclusions

We analyzed the phenological components of variable growth duration of rice in a highly variable thermal environment in the Sahel, based on staggered planting of three genotypes. Detailed observations on leaf appearance, flowering and air and water temperatures were analyzed with a modelling approach. Two major sources of duration variability were identified, (1) thermal delays of germination and the appearance of early leaf generations, and (2) photothermal delays of floral induction during the inductive period. Early leaf generations showed a distinct optimum temperature of about 23 °C, whereas germination and the appearance of later leaf generations showed no optimum temperature within the measured range. The base temperature was similar for germination and early leaf generations, but could not be measured accurately. Although temperature, and not photoperiodism, was the main determinant of variable crop duration, longer durations were generally associated with increased leaf numbers.

We conclude that varietal base and optimum temperatures can be rapidly measured in extended germination tests in thermally variable environments, but their bearing on the plant's photothermal response during floral induction is still unclear. Modelling will assist in further studies on these mechanisms. In the present study, the LAP model was used to identify phenological-stage and variety specific causes of variable crop duration. In a sequel to this study, the model will be used to identify photothermally diverse rice types and to predict the potential impact of breeding for specific photothermal response patterns.

Acknowledgements

This study was supported by the African Development Bank (AfDB) and the German Agency for Technical Cooperation (GTZ) / Federal Ministry of Cooperation (BMZ).

## References

Chang, T.T. and Vergara, B.S., 1985. The flowering response of the rice plant to photoperiod. A review of the literature. International Rice Research Institute, P.O. Box 933, Manila, Philippines. ISBN 971-104-151-0, 61 pp.

Dingkuhn, M., Sow, A., Samb, A., Diack, S. and Asch, F., 1995. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. I. Photothermal and micro-climatic responses of flowering. Agric. Systems 48: 385-410.

Dingkuhn, M. and Miezan, K., 1995. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. II. Validation of photothermal constants and characterization Photothermal of genotypes. Agric. Systems 48: 411-433.

Dingkuhn, M., 1995. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. III. Characterizing environments by simulating crop phenology. Agric. Systems 48: 435-456.

Ebata, M., 1990. Effective heat unit summation and base temperature on the development of rice plant. I. A method determining base temperature and its application to the vegetative development. Japan. Jour. Crop Sci. 59, 2: 225-232.

Ellis, R.H., Qi, A., Summerfield, R.J. and Roberts, E.H., 1993. Rates of leaf appearance and panicle development in rice (*Oryza sativa* L.): a comparison at three temperatures. Agricultural and Forest Meteorology 66: 129-138.

Frere, M. and Popov, 1979. Agrometeorological crop monitoring and forecasting. FAO, Plant Production and Protection Paper, No. 17, Rome, Italy.

Kropff, M.J., Van Laar, H.H. and Ten Berge, H.F.M., 1993. ORYZA_1, a basic model for irrigated lowland production. International Rice Research Institute, P.O. Box 933, 1099 Manila, Philippines.

Ritchie, J.T. 1993. Genetic specific data for crop modelling. In: F.W.T. Penning de Vries,

P.S. Teng and K. Metselaar (eds), Systems Approaches for Agricultural Development, pp. 77-93, Kluwer Academic Publisher, Amsterdam.

Summerfield, R.J., Collinson, S.T., Ellis, R.H, Roberts, E.H. and Penning de Vries, F. W. T., 1992. Photothermal responses of flowering in rice (*Oryza sativa*). Annals of Botany 69: 101-112.

Yoshida, S. 1981. Fundamentals of rice crop science. IRRI, P.O. Box 933, 1099 Manila, Philippines, 269 pp.

## Captions of figures

Fig. 1. Patterns of photoperiod and daily minimum and maximum air and mean water temperatures during field experiments in 1995 and 1996. Ndiaye, Senegal.

Fig. 2. Observed patterns of leaf appearance for 11 sowing dates in 1995, for Jaya (a), IR64 (b) and IKP rice (c) in experiment I. Ndiaye, Senegal.

Fig. 3. Observed patterns of leaf appearance for 5 sowing dates in 1996, for Jaya (a), IR64 (b) and IKP rice (c) in experiment II. Ndiaye, Senegal.

Fig. 4. Progress rate (1/days) from seed soaking to the appearance of the 1st leaf in IR64 rice, as related to mean daily water temperature. Ndiaye, Senegal, 1995.

Fig. 5. Progress rate from the appearance of the 1st leaf to that of the 4th leaf (1/days) as related to water temperature, for IR64 rice. Four replications (a-d) and one summary graph are shown. Lines indicate quadratic fit and 5%-confidence intervals using Sigma Plot software. Ndiaye, Senegal, 1995.

Fig. 6. Progress rate from the appearance of the 1st leaf to that of the 4th leaf (1/days) as related to water temperature, as in Fig. 5, but for IKP (a) and Jaya rice (b). Ndiaye, Senegal, 1995.

Fig. 7. Appearance rate (1/days) of the 2nd, 4th and 6th leaf of IR64 rice, as related to water temperature. Ndiaye, Senegal.

Fig. 8. Comparison between observed (points) and simulated (lines) crop duration (seed soaking to flowering) in 1995 and 1996, for three rice varieties. Ndiaye, Senegal.

Fig. 9. Simulated patterns of leaf appearances (solid symbols), flowering (open symbols), end of basic vegetative phase (BVP, 1st bold line) and panicle initiation (PI, 2nd bold line); for IR64, IKP and Jaya rice planted at 11 successive dates at Ndiaye, Senegal. (Compare with observed data in Fig. 2).

Table 1. Duration to flag leaf (FL), first booting (FBT), first flowering (FFL), 50% booting (50% BT), 50% flowering (50% FT) and maturity (MT) for the three varieties (Jaya, IR64 and IKP) for 11 soaking dates at 15 day-intervals from 15 January 1995 (date 1) to 16 June 1995 (date 12) and from 5 dates in 1996 (15/12/96 to 15/02/96).

Jaya

1995

| | Soaking Date | Sowing Date | FL | FBT | FFL | 50% BT | 50% FL | MT |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 10/1/95 | 15/01/95 | 139 | 154 | 157 | 160 | 161 | 192 |
| 2 | 28/1/95 | 02/02/95 | 123 | 139 | 142 | 144 | 146 | 175 |
| 3 | 11/2/95 | 15/02/95 | 112 | 129 | 131 | 134 | 136 | 164 |
| 4 | 25/2/95 | 01/03/95 | 116 | 122 | 123 | 133 | 134 | 163 |
| 5 | 11/3/95 | 17/03/95 | 105 | 115 | 116 | 124 | 125 | 154 |
| 6 | 26/3/95 | 31/03/95 | 105 | 122 | 124 | 132 | 133 | 150 |
| 7 | 10/04/95 | 14/04/95 | 92 | 101 | 103 | 110 | 111 | 138 |
| 8 | 28/04/95 | 02/05/95 | 97 | 101 | 102 | 108 | 109 | 134 |
| 9 | 11/05/95 | 15/05/95 | 90 | 97 | 98 | 104 | 105 | 131 |
| 10 | 28/05/95 | 01/06/95 | 88 | 101 | 98 | 102 | 103 | 130 |
| 11 | 11/06/95 | 16/06/95 | 80 | 91 | 92 | 97 | 98 | 118 |

1996

| | Soaking Date | Sowing Date | FL | FBT | 50% FL | MT |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 11/12/95 | 15/12/96 | 127 | 138 | 144 | 158 |
| 2 | 28/12/96 | 02/01/96 | 103 | 126 | 137 | --- |
| 3 | 11/01/96 | 16/01/96 | 114 | 121 | 136 | 163 |
| 4 | 27/01/96 | 01/02/96 | 113 | 127 | 135 | 156 |
| 5 | 12/02/96 | 16/02/96 | 112 | 121 | 128 | 148 |

Table 1 (continued)

IR64

1995

| | Soaking Date | sowing Date | FL | FBT | FFL | 50% BT | 50% FL | MT |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 10/01/95 | 15/01/95 | 118 | 129 | 131 | 133 | 134 | 165 |
| 2 | 28/01/95 | 02/02/95 | 99 | 114 | 116 | 117 | 119 | 151 |
| 3 | 11/02/95 | 15/02/95 | 96 | 103 | 105 | 108 | 110 | 141 |
| 4 | 25/02/95 | 01/03/95 | 93 | 101 | 103 | 107 | 109 | 138 |
| 5 | 11/03/96 | 17/03/95 | 86 | 96 | 98 | 102 | 103 | 139 |
| 6 | 26/03/95 | 31/03/95 | 86 | 89 | 91 | 97 | 99 | 134 |
| 7 | 10/04/95 | 14/01/95 | 78 | 87 | 88 | 97 | 98 | 127 |
| 8 | 28/04/95 | 02/05/95 | 77 | 84 | 85 | 92 | 93 | 122 |
| 9 | 11/05/95 | 15/05/95 | 83 | 86 | 87 | 92 | 93 | 122 |
| 10 | 28/05/95 | 01/06/95 | 78 | 85 | 86 | 92 | 93 | 135 |
| 11 | 11/06/95 | 16/06/95 | 76 | 78 | 83 | 88 | 89 | 111 |

1996

| | Soaking Date | Sowing Date | FL | FBT | 50% FL | MT |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 11/12/95 | 15/12/95 | 104 | 111 | 123 | 152 |
| 2 | 28/12/95 | 02/01/96 | 105 | 117 | 124 | --- |
| 3 | 11/01/96 | 16/01/96 | 101 | 110 | 116 | 146 |
| 4 | 27/01/96 | 01/02/96 | 93 | 103 | 109 | 138 |
| 5 | 12/02/96 | 16/02/96 | 90 | 102 | 112 | 137 |

Table 1 (continued)

IKP

1995

| | Soaking Date | Sowing Date | FL | FBT | FFL | 50% BT | 50% FL | MT |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 10/1/95 | 15/01/95 | 118 | 131 | 133 | 137 | 139 | 169 |
| 2 | 28/1/95 | 02/02/95 | 110 | 119 | 120 | 122 | 124 | 154 |
| 3 | 11/02/95 | 15/02/95 | 95 | 107 | 109 | 112 | 113 | 139 |
| 4 | 25/02/95 | 01/03/95 | 93 | 104 | 106 | 111 | 113 | 140 |
| 5 | 11/03/96 | 17/03/95 | 91 | 97 | 99 | 106 | 108 | 136 |
| 6 | 26/03/95 | 31/03/95 | 85 | 90 | 92 | 98 | 101 | 130 |
| 7 | 10/04/95 | 14/04/95 | 86 | 91 | 92 | 100 | 102 | 131 |
| 8 | 28/04/95 | 02/05/95 | 76 | 85 | 86 | 92 | 93 | 129 |
| 9 | 11/05/95 | 15/05/95 | 74 | 78 | 80 | 86 | 87 | 116 |
| 10 | 28/05/95 | 01/06/95 | 71 | 79 | 80 | 85 | 86 | 114 |
| 11 | 11/06/95 | 16/06/95 | 72 | 78 | 79 | 84 | 85 | 107 |

1996

| | Soaking Date | Sowing Date | FL | 50% FBT | FL | MT |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 11/12/95 | 15/12/95 | 120 | 121 | 134 | 167 |
| 2 | 28/12/95 | 02/01/95 | 115 | 119 | 127 | --- |
| 3 | 11/01/96 | 16/01/96 | 108 | 113 | 119 | 153 |
| 4 | 27/01/96 | 01/02/96 | 107 | 108 | 120 | 149 |
| 5 | 12/02/96 | 16/02/96 | 102 | 109 | 117 | 139 |

Table 2.
Observed (obs.) and simulated (sim.) number of leaves as a function of sowing date for three varieties (Jaya, IR64 and IKP) in 1995 and 1996. Ndiaye, Senegal.

| | Date | Jaya | | IR64 | | IKP | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | obs. | sim. | obs. | sim. | obs. | sim. |
| 1 (exp.I) | 15/01/95 | 20 | 18 | 18 | 16 | 17 | 17 |
| 2 | 02/02/95 | 17 | 18 | 17 | 15 | 16 | 17 |
| 3 | 15/02/95 | 17 | 17 | 15 | 15 | 15 | 16 |
| 4 | 01/03/95 | 18 | 16 | 15 | 14 | 14 | 16 |
| 5 | 17/03/95 | 16 | 16 | 14 | 14 | 14 | 15 |
| 6 | 31/03/95 | 16 | 16 | 14 | 13 | 14 | 14 |
| 7 | 14/04/95 | 15 | 15 | 14 | 13 | 13 | 13 |
| 8 | 02/05/95 | 14 | 15 | 13 | 12 | 13 | 13 |
| 9 | 15/05/95 | 15 | 14 | 13 | 12 | 12 | 12 |
| 10 | 01/06/95 | 15 | 14 | 13 | 12 | 12 | 13 |
| 11 | 16/06/95 | 13 | 15 | 12 | 13 | 12 | 12 |
| 1 (exp.II) | 15/12/95 | 20 | 20 | 19 | 18 | 20 | 19 |
| 2 | 02/01/95 | 18 | 19 | 18 | 17 | 20 | 18 |
| 3 | 16/01/96 | 19 | 18 | 19 | 16 | 18 | 18 |
| 4 | 01/02/96 | 18 | 17 | 18 | 16 | 19 | 17 |
| 5 | 16/02/96 | 18 | 17 | 17 | 15 | 18 | 15 |

Table 3.
Equations used in the LAP model to simulate leaf appearance rates, based on regressions, for the leaf development rate (days$^{-1}$) from soaking to first leaf appearance (LR0-1), from leaf 1 to leaf 4 (LR1-4), from leaf 5 to the last leaf in the basic vegetative phase (LR5-8 for IKP and IR64, and LR5-10 for Jaya) and for remaining leaves (LR > 8 for IKP and IR64, and LR > 10 for Jaya). The regression equations for the inverse of the duration of the panicle induction phase (RPI in days$^{-1}$) are also shown. Data from experiment I (11 sowing dates in 1995). TW = mean daily water temperature (°C) for growth period considered, PP = mean photoperiod for the growth period considered, n = number of observations, ns = not significant, * = $P<0.05$, ** = $P<0.01$, *** = $P<0.001$.

| Variety | Equation | n | $r^2$ |
|---|---|---|---|
| Jaya | LR0-1 = -0.0673 + 0.00783*TW | 11 | 0.58** |
| | LR1-4 = -0.117 + 0.115*TW - 0.00234*TW$^2$ | 44 (4 reps.) | 0.47** |
| | LR4-10= 0.84 - 0.0744*PP + 0.0096*TW | 11 | 0.33 ns |
| | LR > 10 = 0.149 | [mean all vars.] | - |
| | RPI = 1 / (118.4 + 2.493*PP - 4.687*TW) | 11 | 0.81*** |
| IR64 | LR0-1 = -0.0901 + 0.00906*TW | 11 | 0.75*** |
| | LR1-4 = -0.966 + 0.105*TW - 0.00226*TW$^2$ | 44 (4 reps.) | 0.35** |
| | LR4-8 = 0.668 - 0.052*PP + 0.0056*TW | 11 | 0.33 ns |
| | LR > 8 = 0.149 | [mean all vars.] | - |
| | RPI = 1 / (252.4 - 13.736*PP - 2.150*TW) | 11 | 0.88*** |
| IKP | LR0-1 = -0.1396 + 0.0115*TW | 11 | 0.81*** |
| | LR1-4 = -0.837 + 0.0933*TW - 0.00198*TW$^2$ | 44 (4 reps.) | 0.20* |
| | LR4-8 = 0.811 - 0.0615*PP + 0.0053*TW | 11 | 0.60* |
| | LR > 8 = 0.149 | [mean all vars.] | - |
| | RPI = 1 / (190.8 - 7.625*PP - 2.834*TW) | 11 | 0.71** |

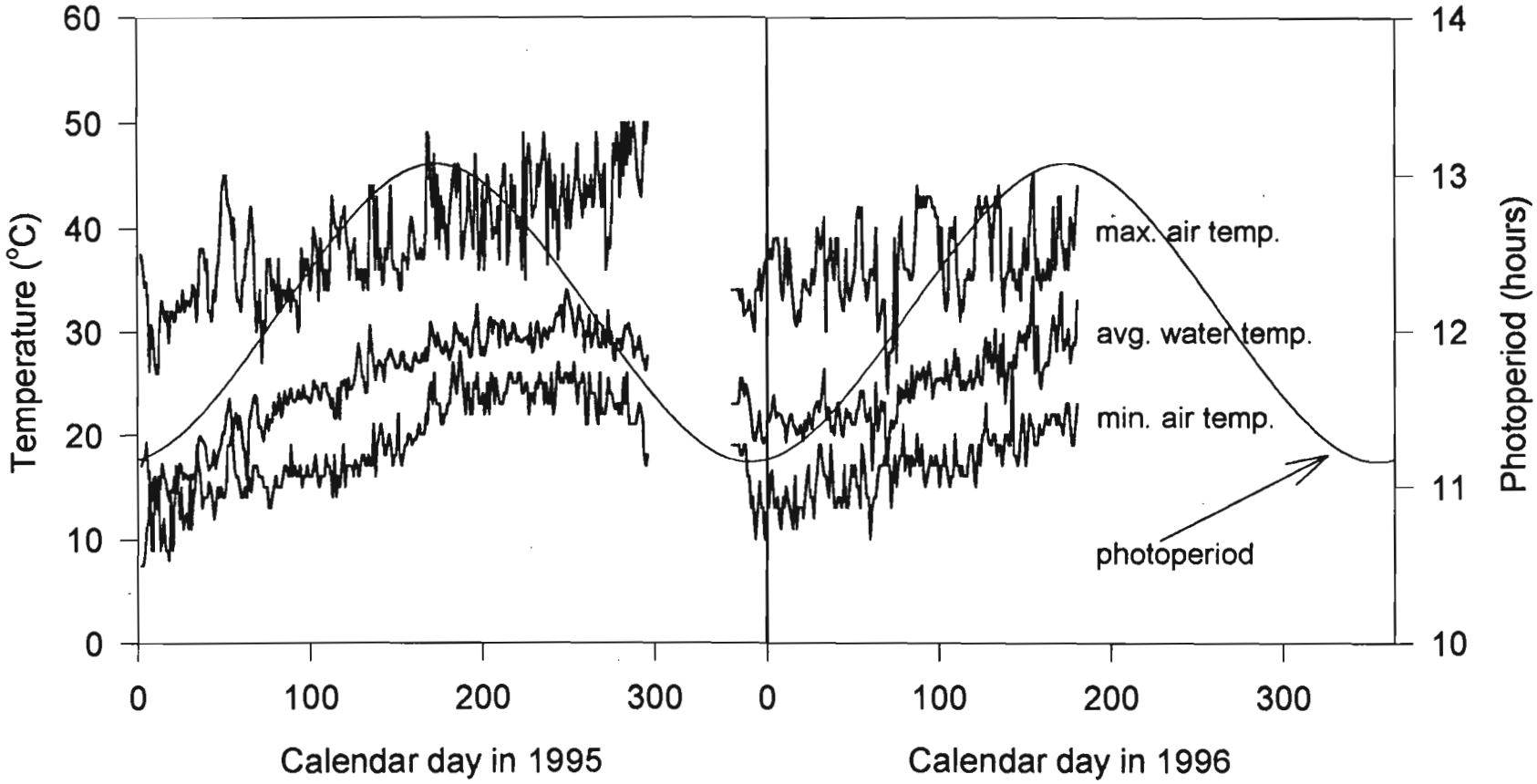
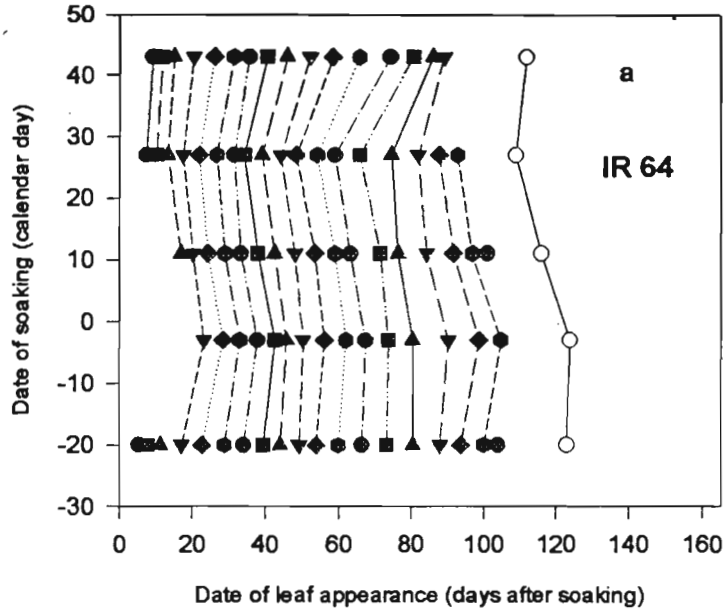
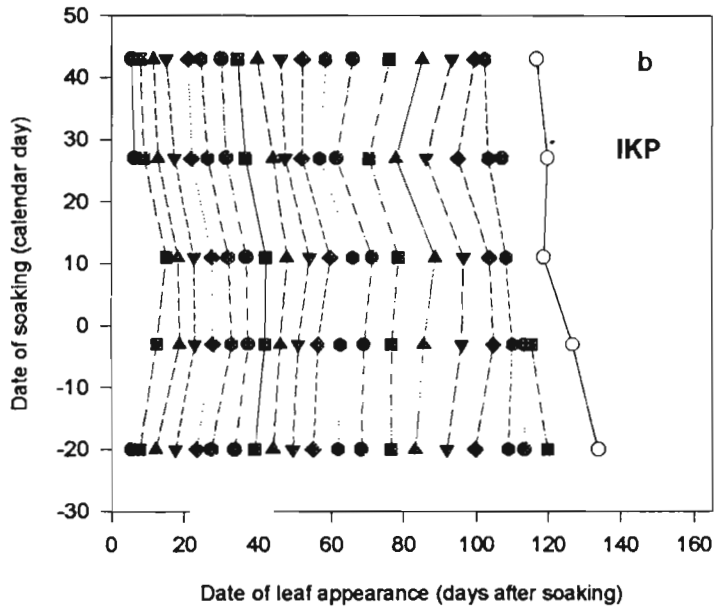

60
50
40
30
20
10
0
Temperature (°C)
14
13
12
11
10
Photoperiod (hours)
max. air temp.
avg. water temp.
min. air temp.
photoperiod
0
100
200
300
Calendar day in 1995
0
100
200
300
Calendar day in 1996

Fig. 1


a
IR 64
Date of soaking (calendar day)
Date of leaf appearance (days after soaking)
50
40
30
20
10
0
-10
-20
-30
0
20
40
60
80
100
120
140
160


b
IKP
Date of soaking (calendar day)
Date of leaf appearance (days after soaking)
50
40
30
20
10
0
-10
-20
-30
0
20
40
60
80
100
120
140
160

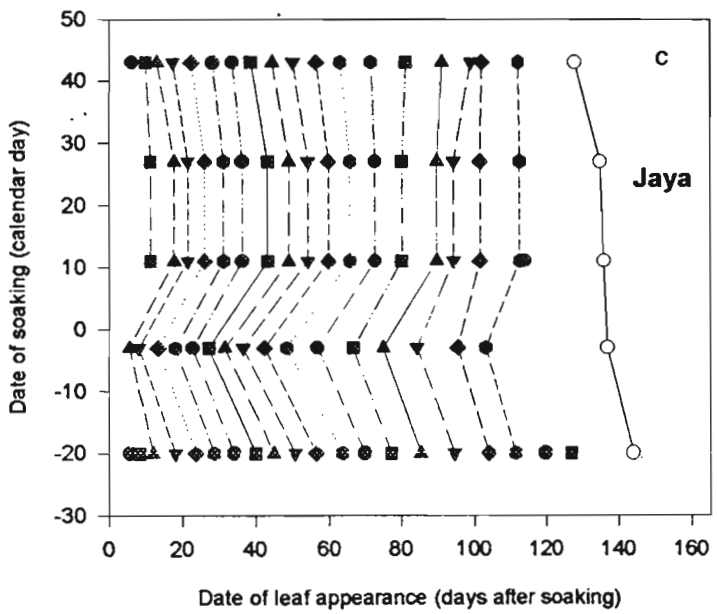

c
Jaya
Date of soaking (calendar day)
Date of leaf appearance (days after soaking)
50
40
30
20
10
0
-10
-20
-30
0
20
40
60
80
100
120
140
160

Fig 3

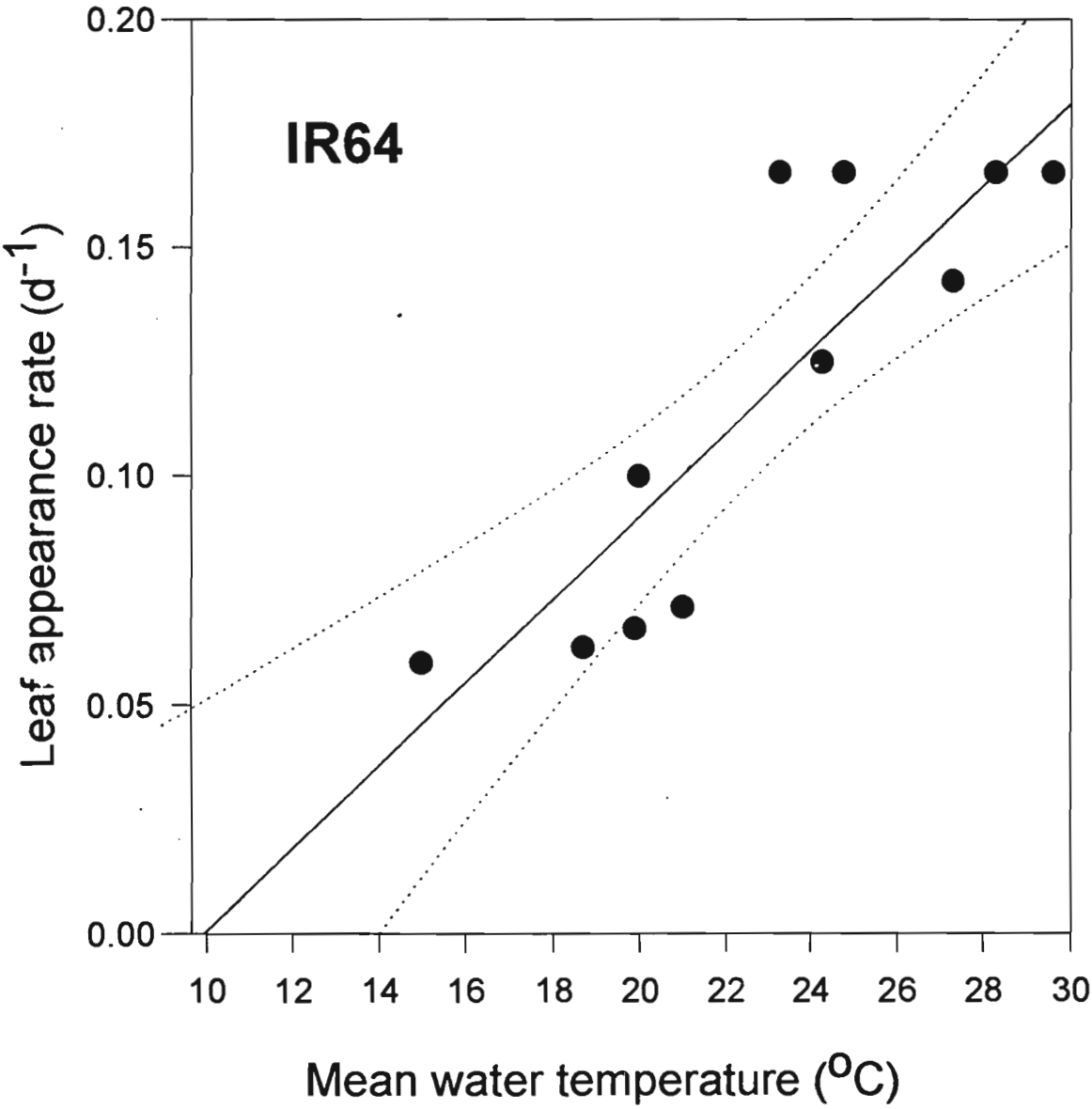

IR64
Leaf appearance rate ($d^{-1}$)
0.20
0.15
0.10
0.05
0.00
10
12
14
16
18
20
22
24
26
28
30
Mean water temperature ($^{o}C$)

Fig. 4

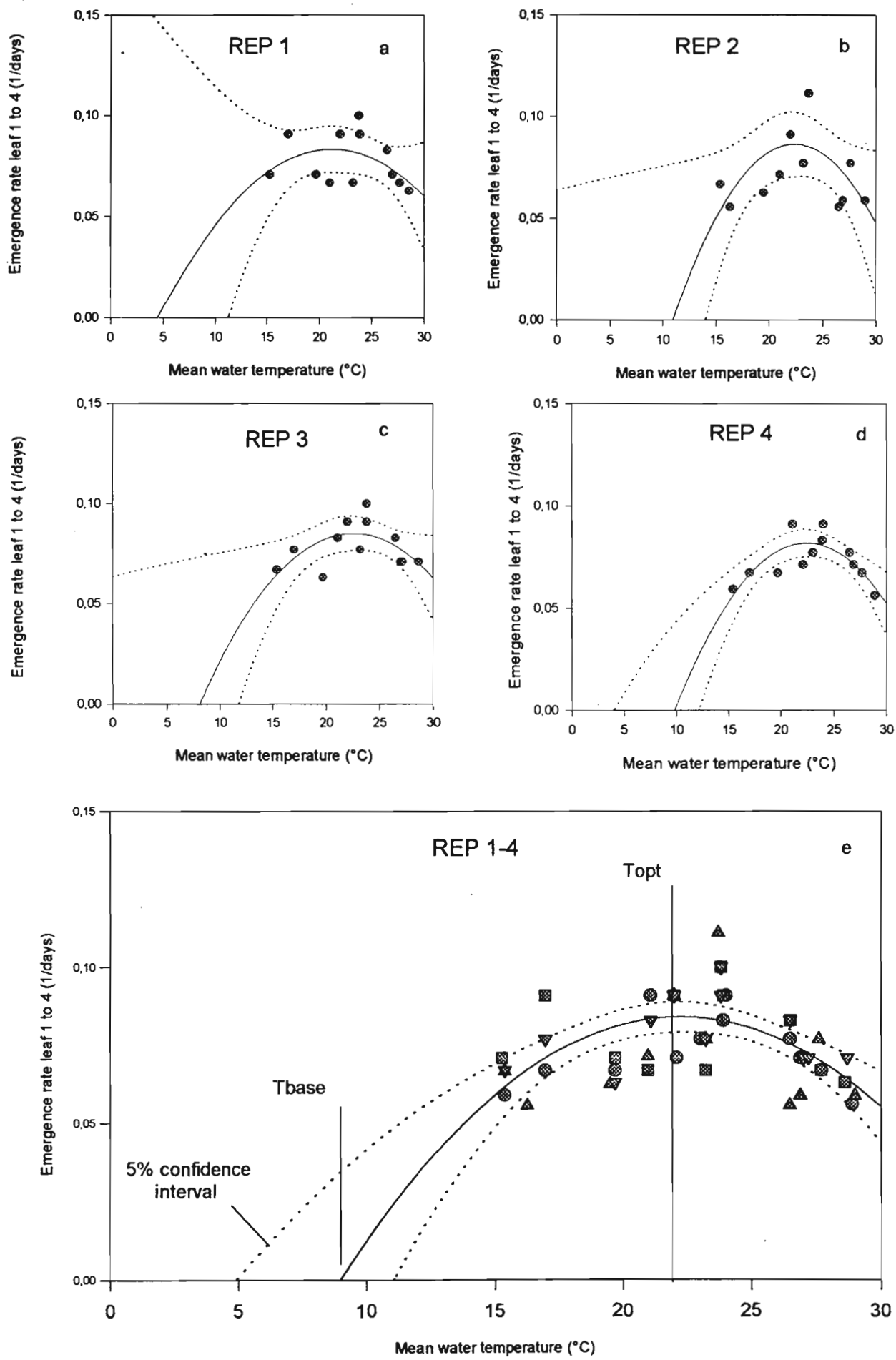
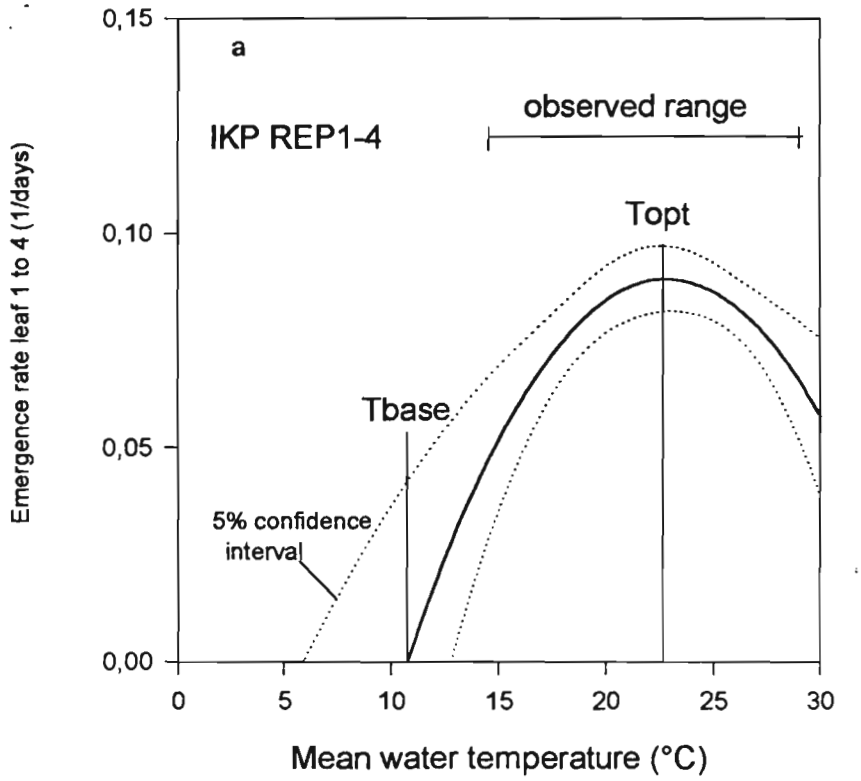

REP 1
a
REP 2
b
REP 3
c
REP 4
d
REP 1-4
e
Topt
Tbase
5% confidence interval
Emergence rate leaf 1 to 4 (1/days)
Mean water temperature (°C)
0,00
0,05
0,10
0,15
0
5
10
15
20
25
30

Fig. 5


a
IKP REP1-4
observed range
Topt
Tbase
5% confidence interval
Emergence rate leaf 1 to 4 (1/days)
0,15
0,10
0,05
0,00
0
5
10
15
20
25
30
Mean water temperature (°C)

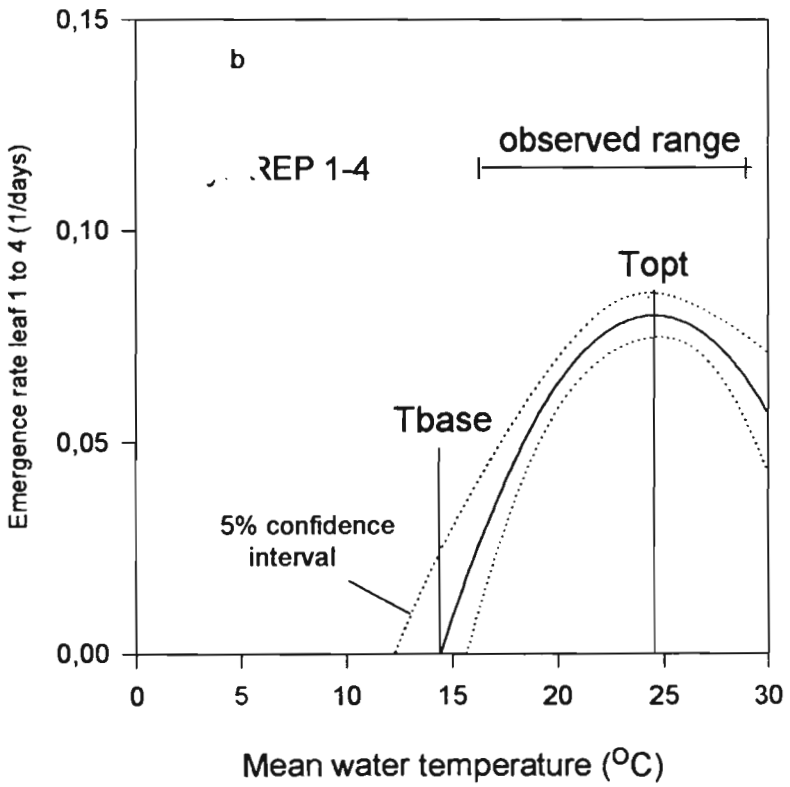

b
REP 1-4
observed range
Topt
Tbase
5% confidence interval
Emergence rate leaf 1 to 4 (1/days)
0,15
0,10
0,05
0,00
0
5
10
15
20
25
30
Mean water temperature (°C)

Fig. 6

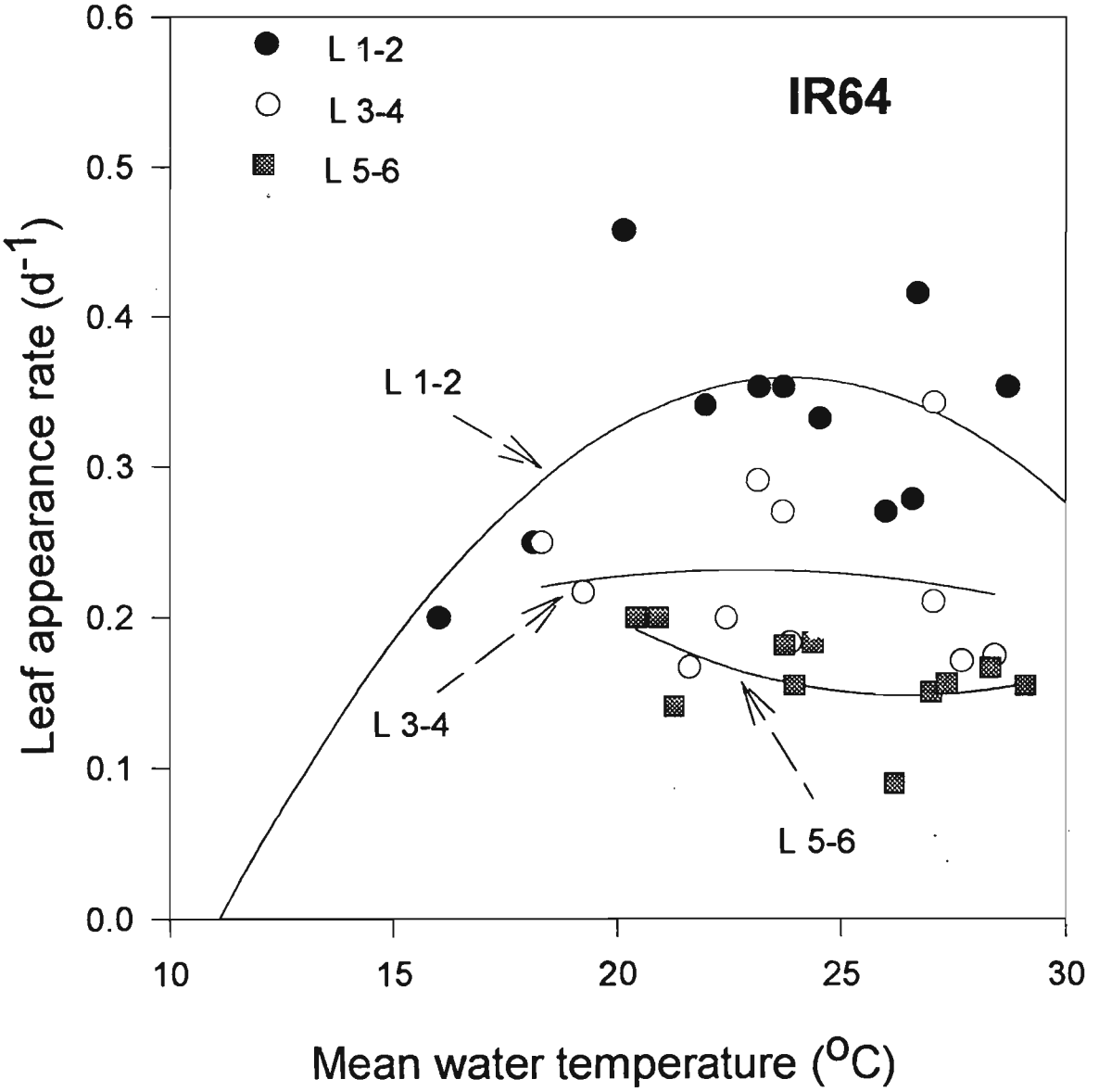

L 1-2
L 3-4
L 5-6
IR64
L 1-2
L 3-4
L 5-6
Leaf appearance rate (d-1)
Mean water temperature (°C)
0.0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
10
15
20
25
30

Fig. 7

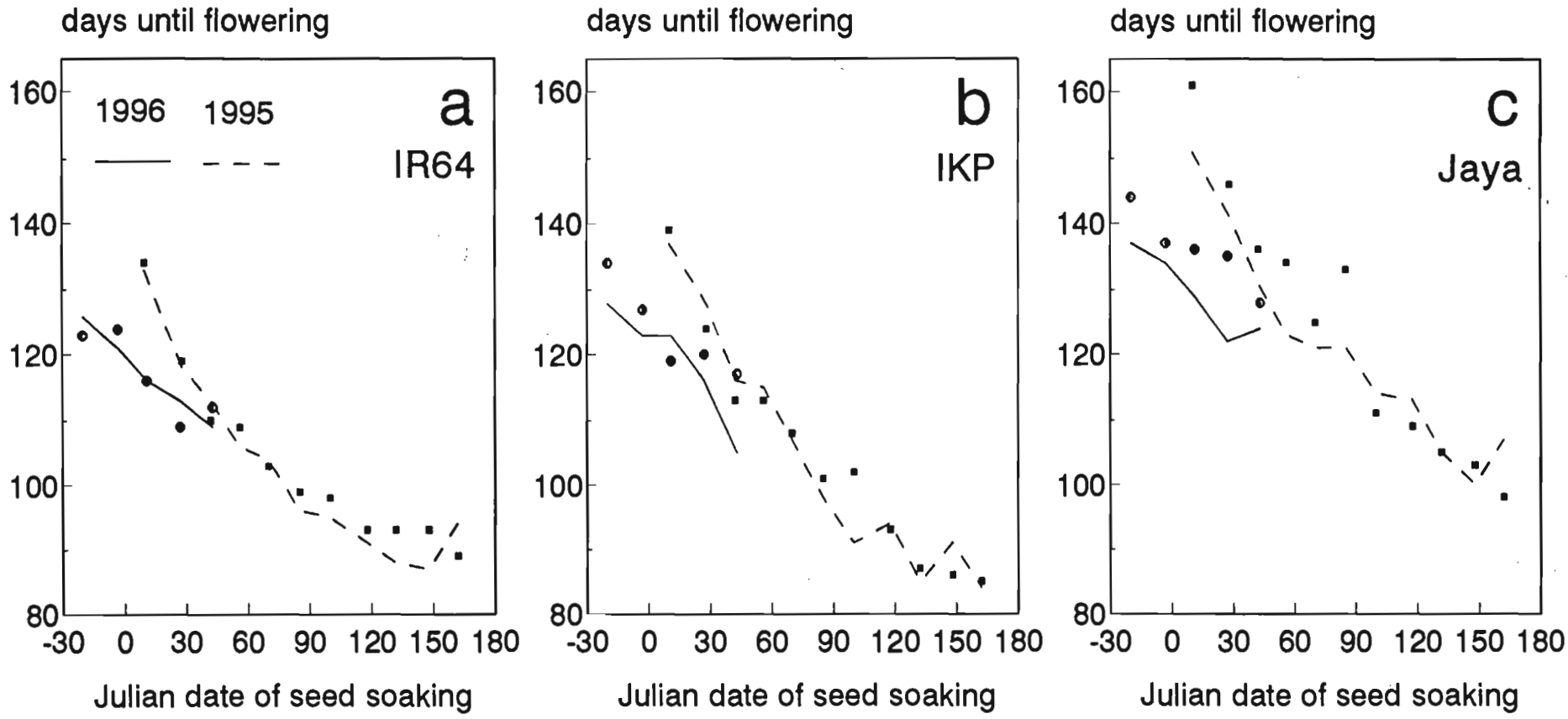
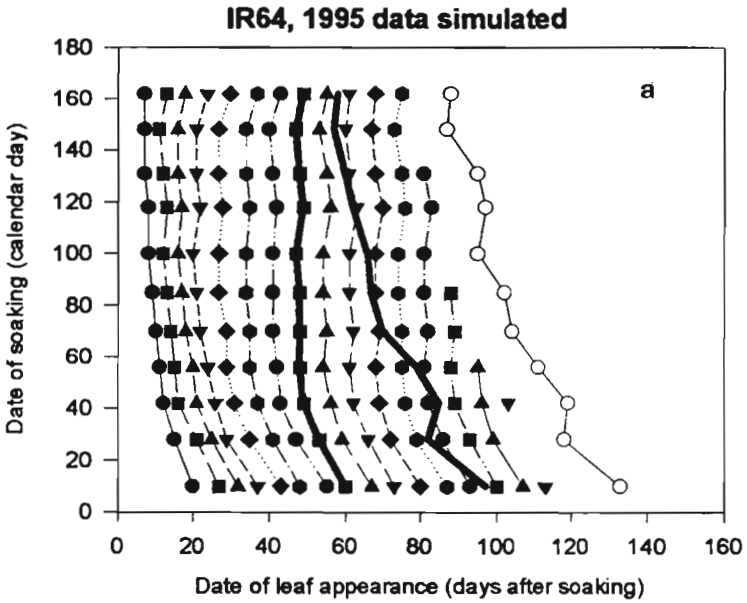
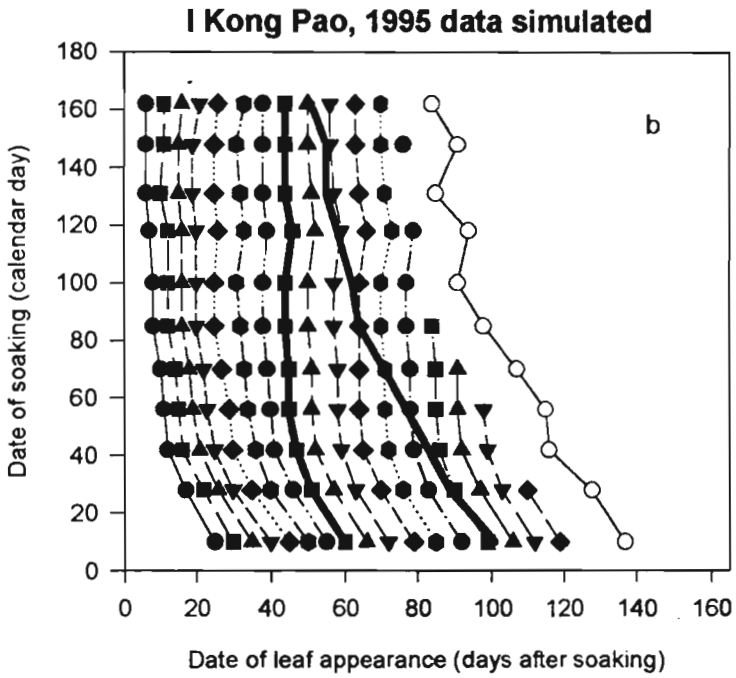

days until flowering
160
140
120
100
80
1996
1995
a
IR64
-30
0
30
60
90
120
150
180
Julian date of seed soaking
days until flowering
b
IKP
Julian date of seed soaking
days until flowering
c
Jaya
Julian date of seed soaking

Fig. 8


IR64, 1995 data simulated
a
Date of soaking (calendar day)
Date of leaf appearance (days after soaking)
0
20
40
60
80
100
120
140
160
180


I Kong Pao, 1995 data simulated
b
Date of soaking (calendar day)
Date of leaf appearance (days after soaking)
0
20
40
60
80
100
120
140
160
180

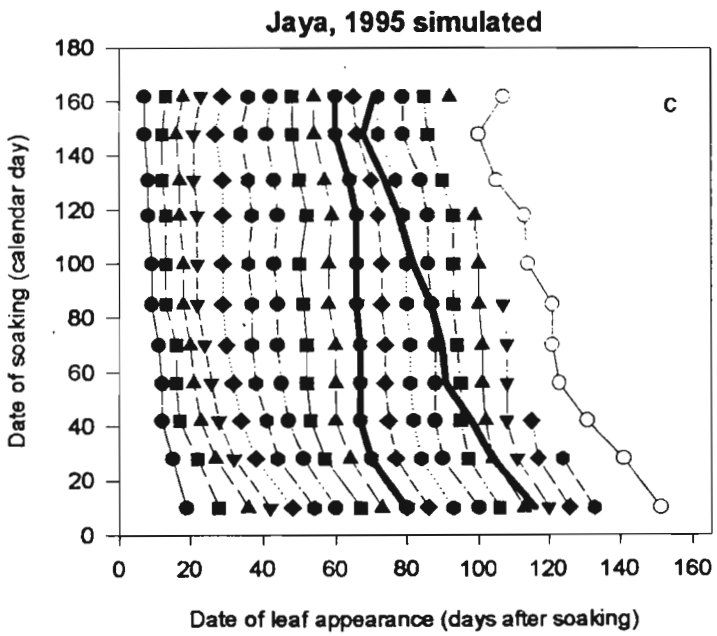

Jaya, 1995 simulated
c
Date of soaking (calendar day)
Date of leaf appearance (days after soaking)
0
20
40
60
80
100
120
140
160
180

Fig. 9

# ANALYSE DES CONTRAINTES PHOTOTHERMIQUES EN VUE DE L'ADAPTATION DES VARIETES DE RIZ IRRIGUE AU SAHEL


## RÉSUMÉ

Des expérimentations ont été conduites à la station de recherche ADRAO du Sénégal pour déterminer l'action des contraintes environnementales spécifiques (température de l'air, de l'eau, photopériode) sur la phénologie du riz (phyllochrone, induction de la floraison). L'étude s'est déroulée d'Octobre 1994 à Novembre 1996. Le site est caractérisé par une saison humide (environ 200 mm de pluie), de Juillet à Septembre, une saison sèche ou contre saison qui se subdivise en contre-saison froide (Octobre à Février) et en contre saison sèche chaude (Mars à Juin).

Les observations ont porté sur 18 variétés représentatives et 20 combinaisons d'hybrides F1 réalisés à partir de 5 de ces variétés. La durée du cycle de ce matériel a été suivie en contre saison avec des semis espacés tous les 15 jours pour déterminer l'allongement du cycle dû aux contraintes photothermiques. Les résultats montrent une relation linéaire entre la vitesse d'apparition de la première feuille et la température moyenne de l'eau. Pour les 3 feuilles suivantes, cette relation est quadratique et permet de mettre en évidence des températures optimales ($T_{opt}$) significativement différentes entre génotypes qui expliquent les différences de vitesse d'apparition foliaire. Le cycle semis-épiaison a été décomposé en cycle végétatif de base (*BVP*) suivie d'une phase indactive (*PSP*) et une phase reproductive. La phase inductive est la composante la plus sensible aux contraintes photothermiques. L'allongement du cycle des variétés est dû: 1) à un retard de la germination et à une vitesse plus faible d'apparition des premières feuilles; 2) à un retard de l'induction florale dû à l'effet combiné de la photopériode et de la température pendant la phase inductive, ce dernier terme étant la composante la plus importante pour expliquer les variations du cycle des variétés au Sahel.

Le comportement des hybrides $F_1$ montre qu'il existe une diversité génétique dans le matériel utilisé. Les caractères comme la précocité, la sensibilité au froid et la sensibilité à la photopériode montre un fort effet de dominance. L'hérédité de ces caractères permettent leur utilisation pour améliorer l'adaptabilité des variétés dans les conditions de culture du Sahel.



**Mots clés:**

Riz, Riziculture irriguée, Phyllochrone, Induction florale, Photopériode, Tolérance au froid

# PHOTOTHERMAL CONSTRAINTS AND ADAPTABILITY OF IRRIGATED RICE CROP VARIETIES IN THE SAHEL


## Abstract

Field experiments were conducted oo WARDA Research Station in Senegal to study specific environmental constraints (water, daily air temperature, photoperiod) on rice phenology (phyllochron, floral induction). The study took place from October 1994 to November 1996. The climate is characterized by a wet season (between July and September with about 200 mm of rainfall) and a dry season (between October and June). The latter can be snbdivided into cold dry season (from October to February) and Hot Dry Season (between March and June).

The observations were carried out on 18 varieties and 20 $F_1$ hybrid combinations obtained from 5 of these varieties. The crop duration was monitored in the dry season with a sequential sowing date at 15-days interval with the aim of determining the degree of the variation of crop cycle caused by photothermal constraints. The results show a linear relationship between the first-leaf appearance development rate and the mean water temperature. For the following 3 leaves, this relation is quadratic and allows to show the significantly different optimum temperature ($T_{op}$) between genotypes which explains the differences in leaf appearance rate.

The duration from first soaking to flowering has been subdivided into basic vegetative phase (*BVP*), followed by the photoperiod sensitive phase (*PSP*) and finally the reproductive phase. The *PSP* is the most sensitive phase to the photothermal constraints. The elongation of the varieties' duration is due to: 1- a delayed germination and the slower appearance nf the first leaves; 2- a delayed floral induction resulting from the combined effects of temperature and photoperiod during the induction phase, the latter being the most important factor to explain the crop duration variations in Sahelian varieties.

The performances of the $F_1$ hybrids show that there is genetic diversity in the material used. Characters such as earliness, cold response and response to photoperiod show an important dominant effect. Heritability of these characters would allow their use in improving the rice crop adaptability in the Sahelian environment.


**Key words:**

Rice, Irrigated rice culture, phyllochron, floral induction, photoperiod, cold tolerance.