



جامعة السلطان مولاي سليمان  
+0800444 000000 000000 000000  
Université Sultan Moulay Slimane

كلية العلوم والتقنيات بني ملال  
+0535444 1400000 1400000 1400000  
Faculté des Sciences et Techniques de Béni Mellal

N° d'ordre : 492/23

**UNIVERSITÉ SULTAN MOULAY SLIMANE**  
**Faculté des Sciences et Techniques**  
**Béni-Mellal**



المعهد الوطني للبحث الزراعي  
+0535444 1400000 1400000 1400000  
Institut National de la Recherche Agronomique

المركز الجهوي للبحث الزراعي لمكناس  
+0535444 1400000 1400000 1400000  
Centre Régional de la Recherche Agronomique de Meknès

*Centre d'Études Doctorales : Sciences et Techniques*  
**Formation doctorale : Ressources Naturelles, Environnement et Santé**

## THÈSE

Présentée par

**Mohamed KOUIGHAT**

En vue d'obtention du grade de

**DOCTEUR**

*Spécialité : Biotechnologie et Amélioration Génétique des Plantes*

***Développement et sélection de nouveaux mutants de sésame  
(Sesamum indicum L.) productifs, adaptés à la sécheresse et de  
bonne qualité nutritionnelle***

Soutenu le 01 Mars 2023, devant le jury composé de :

Pr. El Hassan BERNY	Professeur, Université Ibn Tofail, F.S. Kénitra, Maroc	Président
Pr. Hamid MAZOUZ	Professeur, Université Moulay Ismail, F.S. Meknès, Maroc	Rapporteur
Pr. Soumaya HAMMADA	Professeur, Université Sultan Moulay Slimane, F.S.T. Béni-Mellal, Maroc	Rapporteur
Pr. Bouchra BENAOUZ	Professeur, Université Ibn Tofail, F.S. Kénitra, Maroc	Rapporteur
Pr. Abdelmajid HADDIOUI	Professeur, Université Sultan Moulay Slimane, F.S.T. Béni-Mellal, Maroc	Examineur
Dr. Abdelghani NABLOUSSI	Docteur, Ingénieur en chef, Centre Régional de la Recherche Agronomique, Meknès, Maroc	Co-Encadrant
Pr. Hafida HANINE	Professeur, Université Sultan Moulay Slimane, F.S.T. Béni-Mellal, Maroc	Directeur de Thèse

# *Dédicace*

---

## *Je dédie ce travail à*

*Mes chers Parents*

*De tous les Parents, vous êtes les meilleurs, une source intarissable de tendresse, de patience et de sacrifice. Vos prières et vos bénédictions m'ont beaucoup aidé tout au long de ma vie. Quoi que je dise et écrive, je n'ai pas et ne pourrai pas vous exprimer ma grande affection et ma gratitude. J'espère ne pas vous décevoir ni trahir votre confiance et vos conseils. Que Dieu Tout Puissant vous protège et vous accorde santé, longue vie et bonheur.*

*Ma très chère épouse Maryem*

*Aucune dédicace ne pourrait exprimer mon amour et mon attachement à toi. Depuis que je t'ai connu, tu n'as cessé de me soutenir et de m'épauler. Tu me voulais toujours le meilleur. Ton amour ne m'a procuré que confiance et stabilité. Tu as partagé avec moi les meilleurs moments de ma vie, aux moments les plus difficiles de ma vie, tu étais toujours à mes côtés. Je te remercie de ne m'avoir jamais déçu. Aucun mot ne pourrait exprimer ma gratitude, mon amour et mon respect. Je remercie le bon dieu qui a croisé nos chemins. Puisse le bon dieu nous procure santé et longue vie.*

*Mes filles Arwa et Aryam*

*Dès vos premiers jours dans la vie, vous étiez et vous seriez toujours l'un des meilleurs cadeaux du Dieu. Puisse le bon Dieu vous procure santé, réussite et longue vie.*

*Mes frères*

*À tous les moments d'enfance passés ensemble, en gage de ma profonde estime pour l'aide que vous m'avez apporté. Puissent nos liens fraternels se consolider et se pérenniser encore plus.*

*Mes amis*

*À tous ceux qui m'ont encouragé, tous ceux qui ont contribué à l'élaboration de ce travail, qui m'ont soutenu et surtout qui m'ont supporté. Je ne serais qu'à leur exprimer ma grande reconnaissance.*

## *Remerciements*

---

Tout d'abord, louange à Allah de m'avoir donné la force et la santé pour mener à bien ce travail.

La thèse est un des événements majeurs avec généralement un long cheminement solitaire et souvent stressant, mais pas dans mon cas. J'ai eu la chance d'avoir un bon mélange de guides et d'amis de soutien, habiles et ardues à différentes étapes de mon parcours de thèse. Certains ont suivi et accompagné tout au long du voyage ; certains se sont joints à moi et m'ont aidé chaque fois qu'ils étaient appelés et d'autres sont apparus à l'improviste pour me garder sur le bon chemin.

C'est avec plaisir de jeter un coup d'œil en arrière et de se rappeler le chemin parcouru pendant les jours et les nuits de dur travail et de persévérance. Je considérerais ce travail comme incomplet sans m'occuper de la tâche de reconnaître l'aide précieuse que j'ai reçue au cours de la réalisation de cette thèse.

Je ressens l'insuffisance de la diction pour exprimer ma sincère gratitude à mon encadrant **Dr. Abdelghani NABLOUSSI**, coordinateur de l'Unité de Recherche d'Amélioration Génétique des Plantes et Conservation des Ressources Phytogénétique du Centre régional de la Recherche Agronomique de Meknès. Son niveau d'orientation, ses encouragements vifs et son aide généreuse à chaque étape de mon travail de recherche, m'ont mis sur le bon chemin. En fait, c'est lui qui m'a motivé à travailler sur cet aspect et tout le crédit lui revient. Ses observations pointues dans la détection des erreurs et la correction des manuscrits m'ont été d'une grande utilité pour l'aboutissement et la valorisation de ce travail. Je le remercie en particulier pour sa disponibilité et ses qualités humaines qui ont largement dépassé l'encadrement de cette thèse.

Ma diction ne semble pas assez riche pour fournir des mots appropriés pour exprimer ma sincère gratitude à ma directrice de thèse **Pr. Hafida HANINE**, professeur au département de biologie à la faculté des sciences et technique (FST) de Béni Mellal. J'ai été incroyablement chanceux d'avoir une régisseuse avec un appui scientifique qui m'a donné la liberté d'explorer par moi-même, et en même temps les critiques constructifs lorsque mes pas ont faibli. Merci pour toute l'autonomie dont j'ai pu bénéficier et pour vos encouragements, vos précieux conseils, et pour votre supervision tout au long de ce travail.

Mes remerciements s'adressent également aux membres de l'honorable Jury d'avoir accepté d'examiner ce rapport de thèse.

Cette thèse représente non seulement mon travail au clavier, mais aussi une étape importante dans plus de trois ans de travail de recherche au Centre régional de la Recherche Agronomique de Meknès. Des remerciements sont dus à tous les membres de ce Centre. En particulier, je tiens à remercier mon aîné et cher ami **M. Mohamed EL FECHTALI** pour les discussions stimulantes, pour le suivi et l'installation des essais au champ. Merci pour ton soutien dans les moments difficiles, pour ta disponibilité et ta préparation des conditions de travail, tes conseils et tes discussions qui m'ont permis d'évoluer. Merci d'avoir pris la peine de corriger le manuscrit du rapport.

Je reconnais également profondément l'aide imbattable apportée par les responsables, techniciens et agents des stations expérimentales où mes essais ont été conduits, notamment les stations d'Ain Taoujdate et Afourer, qui ont travaillé avec moi des heures et des jours sur le terrain.

Enfin, et surtout, je voudrais remercier ma femme, ses encouragements, sa patience tranquille et son amour indéfectible ont indéniablement été le fondement sur lequel les trois dernières années de ma vie ont été bâties.

Dernier, mais pas des moindres ; j'offre mes salutations et mes bénédictions à tous ceux qui m'ont soutenu directement ou indirectement à quelque égard que ce soit au cours de la réalisation de ce travail de recherche.

*Merci à tous !!!*

# *Publications et communications*

---

## Articles scientifiques

1. **Kouighat**, M., Hanine, H., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2021). First report of sesame mutants tolerant to severe drought stress during germination and early seedling growth stages. *Plants*, 10(6), 1166.
2. **Kouighat**, M., El Harfi, M., Hanine, H., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2022). Moroccan sesame: Current situation, challenges, and recommended actions for its development. *OCL*, 29, 27.
3. **Kouighat**, M., Nabloussi, A., Adiba, A., Fechtali, M. E., & Hanine, H. (2022). First Study of Improved Nutritional Properties and Anti-Oxidant Activity in Novel Sesame Mutant Lines as Compared to Their Wild-Types. *Plants*, 11(9), 1099.
4. **Kouighat**, M., Hanine, H., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2022). Assessment of some sesame mutants under normal and water-stress conditions. *Journal of Crop Improvement*, 1-17.
5. **Kouighat**, M., Hanine, H., Chetto, O., Fakhour, S., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2022). Assessment of Novel Genetic Diversity Induced by Mutagenesis and Estimation of Genetic Parameters in Sesame M4 Mutant Lines. *International Journal of Plant Biology*, 13(4), 644-662.

## Communications scientifiques

1. **Kouighat**, M., Hanine, H., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2022). New drought-tolerant sesame mutants during germination and flowering stages. *IV Balkan Agricultural Congress*. Edirne, Turkey, P 431.
2. **Kouighat**, M., Hanine, H., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2022). Induction of new genetic variability in Moroccan sesame by chemical mutagenesis. *2th International Conference and Buyers Sellers Meet for Medicinal Plants used in Lifestyle Products*. Université Jadavpur, Kolkata, Inde, p 55.
3. **Kouighat**, M., Hanine, H., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2022). Screening for some drought-tolerant sesame mutants. *International Conference on Global Practice of Multidisciplinary Scientific Studies*. Turkey, p 153.
4. **Kouighat**, M., Hanine, H., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2022). New drought-tolerant sesame mutants M2 during germination and flowering. *5th Rencontres de Quy Nhon: International Biology Conference 2022. ICISE Quy Nhon*. Vietnam, p 122.
5. **Kouighat**, M., Nabloussi, A., Adiba, A., Fechtali, M. E., & Hanine, H. (2022). Development and evaluation of sesame mutant lines with improved nutritional properties and antioxidant activity. *4th International Symposium on Global Pandemics and Multidisciplinary Covid-19 Studies*. Ankara, Turkey, P 62.
6. **Kouighat**, M., Hanine, H., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2022). New genetic variability induced by chemical mutagenesis in moroccan sesame. *International Congress On Social Sciences. China To Adriatic-Xiv. Kayseri, TURKEY*, p 431.

## *Liste des abréviations*

°C : Degré Celsius

**A.O.A.C** : Association des chimistes analytiques officiels

**AA** : Activité antioxydante

**ACP** : Analyse en composantes principales

**ADN** : Acide désoxyribonucléique

**AFLP** : Polymorphisme de longueur des fragments amplifiés

**AFR** : Afourer

**AIEA** : Agence internationale de l'énergie atomique

**ANOVA** : Analyse de variance multivariée

**ATJ** : Ain Taoujdate

**CC** : Teneur en chlorophylle

**CE** : Equivalent catéchine

**CMS** : Lignées mâles cytoplasmiques stériles

**CRD** : Dispositif complètement aléatoire

**CRISPR/Cas9** : Courtes répétitions palindromiques regroupées régulièrement espacées associées à la protéine 9

**CRP** : Projet de recherche coordonné, organisé par le FAO et AIEA

**CRRA** : Centre régionale de la recherche agronomique

**CW** : Cire cuticulaire

**DGT** : Densité des trichomes glandulaires

**DMRT** : Test de plages multiples de Duncan

**DPPH** : Diphényl-2-picryl hydrazyl

**DS** : densité stomatique,

**EMS** : Ethyl méthane sulfonate

**ENU** : Ethylnitrosourée

**EST-SSR** : Etiquettes de séquence exprimées-SSR

**FAO** : Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture

**FAOSTAT** : Base de données statistiques de l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture

**FC** : Capacité au champ

**FI** : Irrigation complète

**FZL** : Longueur de la zone de fructification

**GA** : Progrès génétique

**GAE** : Équivalent d'acide gallique

**GAM** : Progrès génétique par rapport à la moyenne

**GCV** : Coefficient de variation génotypique

**Glyβ** : Glycine bêtaïne

**GMP** : Productivité moyenne géométrique

**GP** : Pourcentage de germination

**GR** : Taux de germination

**GS** : Conductance stomatique

**GWAS** : Étude d'association à l'échelle du génome

**Gy** : Gray

**H<sup>2</sup>b.s** : Héritabilité au sens large

**HFC** : Hauteur de la première capsule

**HFC** : Hauteur de la première capsule

**ImageJ** : Logiciel, National Institutes of Health, Bethesda, MD

**InDel** : Insertion-délétion mutations

**INRA** : Institut national de la recherche agronomique

**ISSR** : Séquences inter-simples

**LWI** : Indice de flétrissement des feuilles

**MGT** : Temps moyen de germination

**MNU** : Méthylnitrosourée

**MP** : Productivité moyenne

**Mpa** : Mégapascal

**MSe** : Carré moyen de l'erreur expérimentale

**MSg** : Carré moyen du génotype

**NBP** : Nombre de branches primaires/plante

<b>NCP</b> : Nombre de capsules/plantes	<b>SPAD</b> : Compteur de chlorophylle
<b>NDF</b> : Nombre de jours à la floraison	<b>SPSS</b> : Ensemble des programmes statistiques pour les sciences sociales
<b>NDM</b> : Nombre de jours à la maturité	<b>SR</b> : Résistance stomatique
<b>NFL</b> : Nombre de feuilles chutées	<b>SRAP</b> : Polymorphismes amplifiés liés à la séquence
<b>NSC</b> : Nombre de graines/capsule	<b>SSI</b> : Indice de sensibilité au stress
<b>ORMVAT</b> : Office Régional de Mise en Valeur Agricole du Tadla	<b>SSR</b> : Répétitions de séquences simples
<b>PCV</b> : Coefficient de variation phénotypique	<b>STI</b> : Indice de tolérance au stress
<b>PD/ED</b> : Rapport diamètres polaire/ équatorial des stomates	<b>SVI</b> : Indice de vigueur des semis
<b>PEG</b> : Polyéthylène glycol	<b>TAC</b> : Teneur totale en anthocyanes
<b>PFE</b> : Projet de fin d'études	<b>TALEN</b> : Nucléases effectrices de type activateur de transcription
<b>PH</b> : Hauteur de la plante	<b>TFC</b> : Teneur en flavonoïdes totaux
<b>pH</b> : Potentiel hydrogène	<b>TOL</b> : Indice de tolérance
<b>PMG</b> : Poids de 1000 graines	<b>TPC</b> : Teneur en phénols totaux
<b>PRO</b> : Teneur en proline	<b>UC</b> : Coefficient d'uniformité
<b>QTL</b> : Locus de traits quantitatifs	<b>UPGMA</b> : Méthode non pondérée avec moyenne arithmétique
<b>RAPD</b> : ADN polymorphe amplifié aléatoire	<b>UR-APCRPG</b> : Unité de recherche Amélioration des Plantes et Conservation des Ressources Phytogénétiques
<b>RI</b> : Irrigation restreinte	<b>UV-Vis</b> : Ultraviolet-visible
<b>RL</b> : Longueur des racines	<b>Vg</b> : Variance génotypique
<b>RSR</b> : Rapport racine/pousse	<b>Vp</b> : Variance phénotypique
<b>RWC</b> : Teneur relative en eau	<b>YP</b> : Rendement en graines
<b>SAM</b> : Sélection assistée par marqueurs	<b>YSI</b> : Indice de stabilité du rendement
<b>SGWG</b> : Groupe de travail sur le génome du sésame	<b>ZFN</b> : Nucléases à doigts de zinc
<b>SiGeDiD</b> : Base de données de découverte génétique de <i>Sesamum indicum</i>	<b>ΨH</b> : Potentiels hydriques
<b>SL</b> : Longueur d'hypocotyle	
<b>SNP</b> : Polymorphisme d'un seul nucléotide	

<b>Figure 1 :</b> Sésame. (A) les racines, (B) la plante à fleurs et à fruits, (1) la fleur vue de profil, (2) fleur en coupe longitudinale, (3) timbres, (3a) coupe transversale de la capsule, (4) capsules mûrs déhiscents, (5) et (6) moitiés de la capsule séparées et ouvertes, (7) graines de la variété noire, (8) graines de la variété blanche, (9) graines en coupe longitudinale, (10) graines en coupe transversale et (11) diagramme floral.....	9
<b>Figure 2 :</b> Applications GWAS au sésame. Un diagramme schématique montrant les gènes candidats potentiels découverts jusqu'à présent liés à des traits d'intérêt agronomiques du sésame. ....	25
<b>Figure 3 :</b> Courbe d'étalonnage de l'acide gallique.....	63
<b>Figure 4 :</b> Courbe d'étalonnage de la catéchine .....	64
<b>Figure 5 :</b> Effet du stress hydrique sur le pourcentage de germination (GP) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués aux générations, M <sub>2</sub> et M <sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa); (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test de Duncan (DMRT). ....	71
<b>Figure 6 :</b> Effet du stress hydrique sur le taux de germination (GR) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations, M <sub>2</sub> et M <sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa); (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.....	72
<b>Figure 7 :</b> Effet du stress hydrique sur le temps moyen de germination (MGT) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations, M <sub>2</sub> et M <sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa) ; (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.....	74
<b>Figure 8 :</b> Effet du stress hydrique sur la longueur des pousses (SL) chez 11 mutants de sésame aux générations M <sub>2</sub> et M <sub>3</sub> et leurs deux types sauvages : (A) stress modéré (-0,6 MPa) ; (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes différents sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.....	75
<b>Figure 9 :</b> Effet du stress hydrique sur la longueur des racines (RL) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations, M <sub>2</sub> et M <sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa) ; (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.....	76
<b>Figure 10 :</b> Effet du stress hydrique sur le rapport racine/pousse (RSR) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations, M <sub>2</sub> et M <sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa); (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.....	77
<b>Figure 11 :</b> Effet du stress hydrique sur l'indice de vigueur des semis (SVI) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations, M <sub>2</sub> et M <sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa) ; (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le DMRT.....	78
<b>Figure 12 :</b> Variation de l'indice de flétrissement des feuilles (LWI) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan. ....	85
<b>Figure 13 :</b> Variation de la hauteur des plantes (PH) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	86
<b>Figure 14 :</b> Variation de la longueur des racines (RL) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	87
<b>Figure 15 :</b> Variation de la teneur relative en eau (RWC) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	88
<b>Figure 16 :</b> Variation de la résistance stomatique (SR) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des	



histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	89
<b>Figure 17</b> : Variation de la teneur en chlorophylle (CC) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	90
<b>Figure 18</b> : Variation de la teneur en proline (PRO) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	91
<b>Figure 19</b> : Variation du nombre de capsules par plante (NCP) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	92
<b>Figure 20</b> : Variation du nombre de graines/capsule (NSC) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	92
<b>Figure 21</b> : Variation du rendement des semences par plante (YP) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	93
<b>Figure 22</b> : Variation de l'indice de sensibilité au stress (SSI) dans 13 génotypes de sésame évalués en l'absence et en présence de stress dû à la sécheresse. Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	94
<b>Figure 23</b> : Effet du régime hydrique (irrigation complète, FI et irrigation restreinte, RI) sur la teneur en chlorophylle (CC). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	100
<b>Figure 24</b> : Effet du régime hydrique (irrigation complète, FI et irrigation restreinte, RI) sur la teneur en proline des feuilles (PRO). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	100
<b>Figure 25</b> : Effet du régime hydrique (irrigation complète, FI et irrigation restreinte, RI) sur la teneur relative en eau des feuilles (RWC). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	101
<b>Figure 26</b> : Effet du régime hydrique (irrigation complète, FI et irrigation restreinte, RI) sur résistance stomatique (SR). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	102
<b>Figure 27</b> . Rendement moyen en graines des 13 génotypes de sésame en conditions non stressantes (FI) et stressantes (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément. ....	102
<b>Figure 28</b> : Dendrogramme de génotypes de sésame basé sur les valeurs moyennes des traits physiologiques et des indices de stress en utilisant la distance euclidienne. ....	107
<b>Figure 29</b> : Effet du stress hydrique sur les traits agromorphologiques de quatre génotypes de sésame après 30 jours de traitements T0, T1 et T2. (A) YP/P : rendement en graine/plante ; (B) PH : Hauteur de la plante ; (C) NFL : nombre de feuilles chutées ; (D) DGT : densité des trichomes glandulaires ; (E) SD : densité stomatique ; (F) PD/ED : rapport diamètre polaire/diamètre équatorial des stomates. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ). ....	114
<b>Figure 30</b> : Effet du stress hydrique sur les traits physio-biochimiques de quatre génotypes de sésame tolérant après 30 jours des traitements T0, T1 et T2. (A) RWC : teneur relative en eau; (B) GS : conductance stomatique ; (C) PRO : teneur en proline ; (D) Gly $\beta$ : glycine bêtaïne; (E) CW : cire cuticulaire; (F) CC : teneur en chlorophylle. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ). ....	117
<b>Figure 31</b> : Coupes transversales des racines de plantes après 30 jours de stress. (A) nombre de xylèmes, XNB et (B) le diamètre de xylème, XD. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ). ....	119

<b>Figure 32</b> : Comparaison de la teneur en glucides entre 13 mutants de sésame M <sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	126
<b>Figure 33</b> : Comparaison de la teneur en protéines entre 13 mutants de sésame M <sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	127
<b>Figure 34</b> : Comparaison de la teneur en fibres brutes entre 13 mutants de sésame M <sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	127
<b>Figure 35</b> : Comparaison de la teneur en phénols totaux (TPC) entre 13 mutants de sésame M <sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05). ....	128
<b>Figure 36</b> : Comparaison de la teneur en flavonoïdes totaux (TFC) entre 13 mutants de sésame M <sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05). ....	129
<b>Figure 37</b> : Comparaison de la teneur totale en anthocyanes (TAC) entre 13 mutants de sésame M <sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05). ....	129
<b>Figure 38</b> : Comparaison de la teneur en lignanes entre 13 mutants de sésame M <sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	130
<b>Figure 39</b> : Comparaison d'activité antioxydante (AA) entre 13 mutants de sésame M <sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	131
<b>Figure 40</b> : Nombre de jours avant la floraison (NDF) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	141
<b>Figure 41</b> : Nombre de jours à la maturité (NDM) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	142
<b>Figure 42</b> : Hauteur de la première capsule (HFC) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	143
<b>Figure 43</b> : Hauteur de la plante (PH) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05). ....	144
<b>Figure 44</b> : Longueur de la zone de fructification (FZL) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05). ....	145
<b>Figure 45</b> : Nombre de branches primaires par plante (NBP) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05). ....	146
<b>Figure 46</b> : Nombre de capsules par plante (NCP) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	146
<b>Figure 47</b> : Nombre de graines par capsule (NSC) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05).....	147
<b>Figure 48</b> : Poids de mille graines (PMG) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05). ....	148
<b>Figure 49</b> : Rendement en graines (Yp) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan (P ≤ 0,05). ....	149
<b>Figure 50</b> : Dendrogramme basé sur l'UPGMA décrivant les relations génétiques entre 13 géotypes de sésame basées sur estimation de la dissimilarité euclidienne pour dix traits agromorphologiques.	150

## *Liste des tableaux*

---

<b>Tableau 1</b> : Comparaison de la production et de la superficie récoltée de sésame au Maroc avec les 10 premiers pays producteurs.....	6
<b>Tableau 2</b> : Espèces importantes de sésame et leurs nombres chromosomiques. ....	7
<b>Tableau 3</b> : Principales caractéristiques phénologiques, morphologiques et agronomiques de 13 génotypes de sésame étudiés.....	48
<b>Tableau 4</b> : Données climatologiques des deux sites de l'étude. ....	54
<b>Tableau 5</b> : Régime hydrique (mm/irrigation) appliqué pour chaque type de traitement dans les deux environnements .....	56
<b>Tableau 6</b> : Caractéristiques agromorphologiques et physiologiques des génotypes étudiés. ....	61
<b>Tableau 7</b> : Analyse de la variance (carrés moyens) pour la germination des graines et traits liés à la croissance précoce des jeunes plantules de 13 génotypes de sésame évalués sous stress hydrique pour deux générations de graines. ....	69
<b>Tableau 8</b> : Résultats de l'analyse de la variance (carrés moyens et niveaux de significativité des différences) de 13 génotypes de sésame évalués dans deux conditions de régime hydrique. ....	84
<b>Tableau 9</b> : Coefficients de corrélation de Pearson entre les paramètres étudiés.....	95
<b>Tableau 10</b> : Analyse de la variance (carrés moyens et niveaux de significativité des différences) des caractères physiologiques et du rendement en graines de 13 génotypes de sésame dans deux environnements et sous deux régimes hydriques (FI et RI). ....	99
<b>Tableau 11</b> : Analyse de la variance (carré moyen) des indices de rendement en graines et de sécheresse pour la collection de 13 sésames. ....	103
<b>Tableau 12</b> : Comparaison des valeurs de rendement grainier par plante sous régime hydrique FI (Yp) et RI (Ys) et différents indices de stress pour les 13 génotypes de sésame dans les deux milieux (E1 et E2). ....	104
<b>Tableau 13</b> : Matrice des coefficients de corrélation simple entre les traits physiologiques et les indices de tolérance/sensibilité à la sécheresse de 13 génotypes de sésame (13 observations).....	105
<b>Tableau 14</b> : Analyse de la variance (carré moyen) des traits agromorphologiques, physiologiques et histologiques pour les quatre génotypes de sésames.....	111
<b>Tableau 15</b> : Coefficient de corrélation de Pearson de tous les traits évalués (65 observations). ....	121
<b>Tableau 16</b> : Résultats de l'analyse de variance pour 15 génotypes de sésame (13 lignées mutantes et leurs 2 parents) évalués pour différents traits de qualité (carré moyen, valeur de contraste et niveau de signification de la différence).....	125
<b>Tableau 17</b> : Coefficients de corrélation entre les caractères biochimiques étudiés chez 13 mutants de sésame M <sub>3</sub> et leurs parents de type sauvage.....	131
<b>Tableau 18</b> : Résultats de l'analyse de variance individuelle et combinée (carrés moyens) de 13 génotypes de sésame évalués dans deux environnements. ....	138
<b>Tableau 19</b> : Résultats de l'analyse de contraste des lignées mutantes de sésame vis-à-vis de leurs parents évalués pour différents traits (carré moyen, valeur de contraste et niveau de significativité de la différence). ....	139
<b>Tableau 20</b> : Estimation des paramètres génétiques (variance génétique, variance phénotypique, héritabilité et progrès génétique) chez 13 génotypes de sésame pour divers traits phénologiques et agromorphologiques.....	140

---

Le sésame (*Sesamum indicum*) tient ses vertus de la qualité de son huile et de la valeur nutritive de ses graines. C'est une culture rencontrée dans les régions arides et semi-arides, comme le Maroc, mais dont les aspirations souhaitées ne sont malheureusement pas atteintes en raison notamment de ses caractères sauvages, en plus de la conduite technique inappropriée. L'amélioration génétique, l'un des meilleurs moyens pour surmonter ces contraintes (caractères sauvages), ne peut être appliquée efficacement en raison de la diversité génétique limitée du germoplasme local disponible. Pour y remédier, en 2019, notre équipe de recherche a réussi à induire, par mutagenèse chimique utilisant l'EMS, une large diversité génétique, dont l'évaluation a révélé des résultats très encourageants. En effet, ont été obtenus, des mutants présentant des traits phénologiques, agronomiques et qualitatifs améliorés avec des paramètres génétiques élevés témoignant de leur stabilité dans les environnements d'étude. C'est le cas des mutants 'US2-6' et 'US1-3' qui ont présenté une précocité à la floraison et à la maturité vis à vis des parents ou types sauvages 'US06' et 'ML13'. D'autre part, l'examen de 11 mutants et leurs parents sauvages a mis en évidence une tolérance à la sécheresse pendant les phases de germination et de floraison. Par considération de ces résultats, les génotypes 'ML2-5', 'ML2-10', 'ML2-37' et 'ML2-72' sont les plus tolérants à la sécheresse durant la germination et la croissance de jeunes plantules dans les générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>. Aussi, ces 13 génotypes ont été évalués à la génération M<sub>3</sub> sous une irrigation restreinte durant la floraison dans les pots en conditions réelles, puis à la génération M<sub>4</sub> au champ. Ceci a permis de constater que les deux mutants 'ML2-37' et 'ML2-72', confirment leur tolérance à la sécheresse dans les deux conditions. Pour mieux comprendre cette tolérance, une autre étude approfondie menée dans des conditions contrôlées (serre), a été entreprise. Il en ressort que ces deux mutants tolèrent la sécheresse à travers des mécanismes d'adaptation physiologiques et morphologiques et en adaptant des structures histologiques racinaires plus convenables face à cette situation de stress hydrique. Ces résultats suggèrent que ces deux mutants (ML2-37 et ML2-72) sont des ressources génétiques prometteuses pour le développement des variétés de sésame adaptées aux conditions de sécheresse. L'exploration de la valeur nutritionnelle et l'activité antioxydante des graines a concerné deux parents sauvages et 13 mutants M<sub>3</sub>. Les caractérisations comprennent les cendres, les protéines, les fibres brutes, les sucres, la teneur en phénols totaux (TPC), la teneur en flavonoïdes totaux (TFC), la teneur totale en anthocyanes (TAC), les lignanes et l'activité antioxydante (AA). Les résultats ont montré des AA, TPC, TAC et lignanes élevés chez le mutant 'US2-6', par rapport au parent 'US06'. De plus, les graines du mutant 'US1-DL' sont riches en cendres et en sucres, tandis que des teneurs élevées en protéines et en fibres ont été trouvées chez les mutants 'ML2-5' et 'US2-7', respectivement. Ce travail met en évidence une voie d'améliorer la valeur nutritionnelle du germoplasme de sésame par mutagenèse chimique. Le précieux matériel génétique obtenu sera utilisé dans le programme d'amélioration du sésame pour développer des cultivars à haute qualité nutritionnelle. En conclusion, la technique d'induction de mutations dans le sésame a permis d'améliorer ses traits phénologiques, morphologiques, agronomiques et nutritionnels, en plus de sa tolérance à la sécheresse. Le présent travail constitue donc une contribution certaine au développement de la culture du sésame au Maroc. Néanmoins, et en continuité de ce travail, d'autres activités de recherche pourraient être recommandées, dont entre autres, l'intégration des mutants prometteurs dans des programmes de sélection et l'utilisation d'outils moléculaires pour bien comprendre la génétique des caractères mutés.

---

**Mots clés :** Sésame, Mutants, Amélioration génétique, Qualité nutritionnelle, Sécheresse.

---

يستمد السمسم (*Sesamum indicum*) فضائله من جودة الزيت والقيمة الغذائية لبذوره. فهي زراعة تنتشر في المناطق القاحلة وشبه القاحلة، مثل المغرب، لكن للأسف لم تتحقق تطلعاتها المرجوة بسبب خصائصها المتوحشة على وجه الخصوص، بالإضافة إلى الممارسات الزراعية غير الملائمة. لا يمكن تطبيق التحسين الوراثي، وهو أحد أفضل الطرق للتغلب على هذه القيود (السمات المتوحشة)، بشكل فعال بسبب التنوع الوراثي المحدود في السمسم المحلي. لعلاج هذا، في عام 2019، نجح فريقنا البحثي في إحداث تنوع وراثي واسع من خلال التطوير الكيميائي، والذي أظهر تقييمه نتائج مشجعة للغاية. في الواقع، تم الحصول على طوافر ذات سمات فينولوجية وزراعية محسنة ذات معايير وراثية عالية تشهد على استقرارها في بيئات مختلفة. هذا حال الطوافر 'US2-6' و 'US1-3' التي أظهرتا ازهارًا ونضجًا مبكرًا مقارنة بالآباء أو الأنواع البرية 'US06' و 'ML13'. من ناحية أخرى، أظهر فحص 11 طافر بمعية الآباء وجود مقاومة للجفاف خلال مرحلتي الإنبات والإزهار. بالنظر إلى هذه النتائج، فإن الأنماط الوراثية 'ML2-5' و 'ML2-10' و 'ML2-37' و 'ML-72' هي الأكثر مقاومة للجفاف خلال إنبات ونمو الشتلات الصغيرة في الأجيال M<sub>2</sub> و M<sub>3</sub>. كما تم تقييم هذه الطرز الـ 13 عند الجيل M<sub>3</sub> تحت الري المقيد خلال الإزهار في الأواني، ثم عند الجيل M<sub>4</sub> في الحقل. أظهر هذا أن الطافرين 'ML2-37' و 'ML2-72' يتصفان بتحملهما للجفاف في كلتا الحالتين. لفهم هذا التحمل بشكل أفضل، أجريت دراسة معمقة أخرى في ظل ظروف خاضعة للرقابة (البيت البلاستيكي) افضت إلى القول أن هذين الطافرين يتحملان الجفاف من خلال آليات التكيف الفسيولوجية والمورفولوجية وعن طريق تكييف البنيات النسيجية للجذور الأكثر ملاءمة في مواجهة حالة الإجهاد المائي. تشير هذه النتائج إلى أن هذين الطافرين (ML2-72 و ML2-37) يكونان موارد وراثية واعدة لتطوير أصناف السمسم الأكثر تكيفًا مع ظروف الجفاف. من جانب آخر، شمل البحث أيضًا استكشاف القيمة الغذائية ونشاط مضادات الأكسدة لبذور 11 طافر M<sub>3</sub> من سمسم، مقارنة بمصدريهما. تضمنت قياسات الرماد والبروتين والألياف الخام والسكريات ومحتوى الفينول الكلي (TPC) ومحتوى الفلافونويد الكلي (TFC) ومحتوى الأنتوسيانين الكلي (TAC) ونشاط مضادات الأكسدة (AA) و ليغان (lignanes). افضت نتائج هذا المحور إلى ارتفاع AA و TPC و TAC و lignane في الطافر 'US2-6'، مقارنةً بالوالد 'US06'. بالإضافة إلى ذلك، فإن بذور الطافر 'US1-DL' تحتوي على نسبة عالية من الرماد والسكريات، بينما تم العثور على محتويات عالية من البروتين والألياف في الطافرين 'ML2-5' و 'US2-7' على التوالي. خلص هذا المحور من العمل إلى ثبوت طريقة لتحسين القيمة الغذائية للسمسم عن طريق التطوير. هذا و سيتم استخدام المادة الوراثية القيمة التي تم الحصول عليها في برنامج تحسين السمسم لتطوير أصناف ذات جودة غذائية عالية ونشاط مضاد للأكسدة. في الختام، فإن تقنية التطوير في السمسم مكنت من تحسين صفاته الفينولوجية، والمورفولوجية، والزراعية، والغذائية، بالإضافة إلى قدرته على تحمل الجفاف. ولذلك فإن هذا العمل يشكل مساهمة جيدة في تطوير زراعة السمسم في المغرب. ومع ذلك، واستمرارًا لهذا العمل، يمكن التوصية بأنشطة بحثية أخرى. من بينها دمج الطوافر الواعدة في برامج التربية لتطوير أصناف أكثر كفاءة واستخدام الأدوات الجزيئية لتحديد جينات الصفات الطافرة بشكل كامل.

---

**الكلمات المفتاحية:** السمسم، الطفرات، التحسين الوراثي، الجودة الغذائية، الجفاف.

---

Sesame (*Sesamum indicum*) derives its virtues from the quality of its oil and the nutritional value of its seeds. It is a crop encountered in arid and semi-arid regions, such as Morocco, but whose desired aspirations are unfortunately not achieved due in particular to its wild characters, in addition to inappropriate technical management. Genetic improvement, one of the best ways to overcome these constraints (wild traits), cannot be applied effectively due to the limited genetic diversity of local germplasm. To remedy this, in 2019, our research team succeeded in inducing, by chemical mutagenesis using EMS, a wide genetic diversity, the evaluation of which revealed very encouraging results. Mutants exhibiting improved phenological, agronomic, and qualitative traits with high genetic parameters testifying to their stability in the study environments were obtained. This is the case of the mutants 'US2-6' and 'US1-3' which showed early flowering and maturity compared to the parents or wild types 'US06' and 'ML13'. On the other hand, the examination of 11 mutants and their wild relatives showed drought tolerance during the germination and flowering stages. Considering these results, the genotypes 'ML2-5', 'ML2-10', 'ML2-37', and 'ML2-72' are the most drought tolerant during germination and growth of seedlings in generations M<sub>2</sub> and M<sub>3</sub>. Also, these 13 genotypes were evaluated at the M<sub>3</sub> under restricted irrigation during flowering in pots under real conditions, then at the M<sub>4</sub> generation in the field. This displayed that the two mutants 'ML2-37' and 'ML2-72' confirm their tolerance to drought in both conditions. To better understand this tolerance, another in-depth study conducted under controlled conditions (greenhouse) was started. It appears that these two mutants tolerate drought through physiological and morphological adaptation mechanisms and by adapting more suitable root histological structures in the face of this water stress situation. These results suggest that these two mutants (ML2-37 and ML2-72) are promising genetic resources for the development of sesame varieties adapted to drought conditions. The exploration of the nutritional value and the antioxidant activity of the seeds involved two wild relatives and 13 mutants M<sub>3</sub>. Characteristics include ash, protein, crude fiber, sugars, total phenol content (TPC), total flavonoid content (TFC), total anthocyanin content (TAC), lignans, and activity activity (AA). The results presented elevated AA, TPC, TAC, and lignans in the mutant 'US2-6', compared to the parent 'US06'. Additionally, the seeds of the mutant 'US1-DL' are high in ash and sugars, while high protein and fiber contents were found in the mutants 'ML2-5' and 'US2-7', respectively. This work highlights a way of improving the nutritional value of sesame germplasm by chemical mutagenesis. The valuable genetic material obtained will be used in the sesame breeding program to develop cultivars with high nutritional quality. In conclusion, the mutation induction technique in sesame improved its phenological, morphological, agronomic, and nutritional traits, in addition to its drought tolerance. This effort, therefore, constitutes a definite contribution to the development of sesame cultivation in Morocco. Nevertheless, and in continuity with this work, other research activities can be recommended. Among other things, the integration of promising mutants into breeding programs to develop more efficient sesame varieties; and the use of molecular tools to fully understand the genetics of mutated traits.

---

**Keywords:** Sesame, Mutagenesis, Genetic improvement, Nutritional quality, Drought.

---

# Table de matières

---

<i>Dédicace</i> .....	<b>i</b>
<i>Remerciements</i> .....	<b>ii</b>
<i>Publications et communications</i> .....	<b>iv</b>
<i>Liste des abréviations</i> .....	<b>v</b>
<i>Liste des figures</i> .....	<b>vii</b>
<i>Liste des tableaux</i> .....	<b>x</b>
<i>Résumé</i> .....	<b>xi</b>
<b>ملخص</b> .....	<b>xii</b>
<i>Abstract</i> .....	<b>xiii</b>
<b>Introduction générale</b> .....	<b>1</b>
<b>Partie 1 : Revue bibliographique</b> .....	<b>4</b>
Chapitre I : Généralités sur la culture de sésame .....	<b>5</b>
I. Origine et historique.....	5
II. Importance de la culture .....	5
III. Caractères botaniques.....	6
III.1. Classification.....	6
III.2. Développement et biologie de la plante .....	7
IV. Exigences écologiques de la culture.....	11
IV.1. Sol .....	11
IV.2. Fertilisation .....	11
IV.3. Température .....	12
IV.4. Besoins en eau.....	12
V. Utilisations du sésame .....	13
Chapitre II : Caractérisation et diversité génétique du sésame .....	14
I. Traits liés au rendement.....	14
I.1. Vigueur de la plante .....	14
I.2. Ramification.....	14
I.3. Feuilles .....	14
I.4. Racines.....	15
I.5. Fleurs.....	15
I.6. Nombre de jours à la floraison .....	15
I.7. Hauteur de la première capsule .....	15
I.8. Hauteur de la plante .....	15
I.9. Longueur de la zone de fructification .....	16

I.10. Nombre de capsules par plante .....	16
II. Traits liés à la qualité nutritionnelle des graines.....	16
II.1. Couleur des graines.....	16
II.2. Teneur en huile .....	17
II.3. Carbohydrates .....	17
II.4. Protéines .....	17
II.5. Fibres brutes.....	18
II.6. Minéraux.....	18
II.7. Vitamines .....	18
II.8. Composés phénoliques .....	18
II.9. Saveurs.....	20
II.10. Facteurs antinutritionnels.....	20
II.11. Éléments allergiques .....	21
III. Traits liés à la tolérance à la sécheresse .....	22
III.1. Traits agromorphologiques.....	22
III.2. Traits physiologiques et biochimiques .....	23
IV. Marqueurs moléculaires .....	24
Chapitre III : Amélioration génétique de la culture du sésame .....	26
I. Techniques de développement d'un nouvel matériel génétique .....	26
I.1. Hybridation intra et interspécifique .....	26
I.2. Culture des tissus et techniques de transformation des gènes .....	27
I.3. Mutagenèse .....	29
I.4. Édition de gènes .....	32
II. Approches de la sélection variétale .....	33
II.1. Stratégies conventionnelles.....	33
II.2. Sélection assistée par marquage moléculaire (SAM) .....	36
Chapitre IV : Situation de la filière du sésame au Maroc.....	38
I. Défis de la culture au Maroc .....	38
I.1. Changement climatique et sécheresse .....	38
I.2. Conduites techniques de la culture.....	39
I.3. Cultivars utilisés.....	40
I.4. Terres allouées au sésame .....	40
I.5. État du marché .....	40
I.6. Recherches entreprises .....	40
II. Quelques stratégies pour surmonter les défis.....	42
II.1. Amélioration de la conduite technique .....	42
II.2. Amélioration du matériel génétique existant .....	43
II.3. Manque à gagner en recherches.....	44
II.4. Extension de la superficie dédiée à la culture .....	45



II.5. Amélioration du marché national du sésame .....	45
Partie 2 : Matériels et méthodes .....	46
Chapitre I : Évaluation de la réaction à la sécheresse.....	47
I. Évaluation de la réponse au stress hydrique de 11 mutants M <sub>2</sub> et M <sub>3</sub> du sésame et des deux parents sauvages au stade de germination-croissance de jeunes plantules .....	47
I.1. Matériel végétal.....	47
I.2. Application du stress hydrique .....	48
I.3. Dispositif expérimental .....	49
I.4. Collecte des données et paramètres étudiés .....	49
I.5. Analyse statistique .....	50
II. Évaluation de la réponse au stress hydrique de 11 mutants M <sub>3</sub> et des deux parents sauvages au stade floraison.....	51
II.1. Matériel végétal .....	51
II.2. Application du stress hydrique .....	51
II.3. Dispositif expérimental.....	51
II.4. Observations et paramètres étudiés.....	52
II.5. Analyse statistique .....	53
III. Évaluation de la tolérance à la sécheresse des mutants M <sub>4</sub> au champ durant la phase « trois paires de feuilles-maturité physiologique » .....	54
III.1. Matériel végétal .....	54
III.2. Sites expérimentaux et conditions climatiques.....	54
III.3. Dispositif expérimental .....	54
III.4. Application du stress hydrique .....	55
III.5. Paramètres étudiés .....	56
III.6. Analyse statistique.....	57
IV. Exploration des mécanismes de tolérance à la sécheresse de certains mutants de sésame .....	58
IV.1. Matériel végétal.....	58
IV.2. Dispositif expérimental .....	58
IV.3. Application du stress hydrique .....	58
IV.4. Paramètres étudiés.....	59
IV.5. Analyse statistique.....	60
Chapitre II : Caractérisation physicochimique des graines .....	61
II.1. Matériel végétal .....	61
II.2. Dispositif expérimental.....	61
II.3. Paramètres étudiés .....	61
II.4. Analyse statistique .....	65
Chapitre III : Évaluation de la nouvelle diversité génétique et estimation des paramètres génétiques .	66
III.1. Matériel végétal .....	66
III.2. Sites de l'étude .....	66
III.3. Protocole expérimental.....	66

III.4. Collecte des données et paramètres étudiés.....	66
III.5. Analyse statistique.....	67
Partie 3 : Résultats et discussions.....	68
Chapitre I : Exploration de nouvelles ressources génétiques de sésame tolérant la sécheresse .....	69
I. Identification des mutants (M <sub>2</sub> et M <sub>3</sub> ) de sésame, tolérants au déficit hydrique pendant la germination et la croissance précoce des jeunes plantules .....	69
I.1. Effets du stress hydrique sur la germination .....	69
I.2. Effets du stress du stress hydrique sur les jeunes plantules .....	74
I.3. Discussion .....	79
I.4. Conclusion .....	81
II. Évaluation de la réponse de 11 mutants M <sub>3</sub> du sésame et leurs parents sauvages à la sécheresse durant la floraison.....	83
II.1. Effets du génotype et du régime hydrique sur les traits étudiés.....	83
II.2. Effet du déficit hydrique sur les caractères morphologiques.....	85
II.3. Effet du déficit hydrique sur les traits physiologiques.....	87
II.4. Effet du déficit hydrique sur les traits agronomiques .....	91
II.5. Indice de sensibilité au stress.....	93
II.6. Association entre les traits étudiés.....	94
II.7. Discussion.....	96
II.8. Conclusion .....	98
III. Mutants M <sub>4</sub> de sésame tolérant la sécheresse évalués par des traits physiologiques et des indices de stress dans deux environnements contrastés .....	99
III.1. Effet du déficit hydrique sur les caractères physiologiques et le rendement en graines .....	99
III.2. Indices de stress hydrique.....	103
III.3. Corrélation entre les traits étudiés .....	104
III.4. Parenté génétique basée sur les traits physiologiques et indices de stress.....	106
III.5. Discussion .....	107
III.6. Conclusion.....	109
IV. Exploration des mécanismes de tolérance à la sécheresse de certains mutants de sésame .....	110
IV.1. Effet du stress sur les traits agromorphologiques.....	112
IV.2. Effet du stress sur les traits physiologiques.....	115
IV.3. Effet du stress sur l'histologie des racines .....	118
IV.4. Corrélation entre les traits agromorphologiques, physiologiques et histologiques .....	120
IV.5. Discussion .....	122
IV.6. Conclusion.....	123
Chapitre II : Amélioration des propriétés nutritionnelles et de l'activité antioxydante dans de nouvelles lignées mutantes de sésame par rapport à leurs parents sources.....	124
II.1. Variabilité génétique parmi les génotypes étudiés.....	124
II.1.1. Teneur en cendres .....	126
II.1.2. Teneur en glucides .....	126

II.1.3. Teneur en protéines.....	126
II.1.4. Teneur en fibres brutes .....	127
II.1.5. Teneur totale en phénol.....	128
II.1.6. Teneur totale en flavonoïdes.....	128
II.1.7. Teneur totale en anthocyanes.....	129
II.1.8. Teneur totale en lignanes .....	130
II.1.9. Activité antioxydante .....	130
II.2. Corrélation entre les attributs biochimiques .....	131
II.3. Discussion.....	132
II.4. Conclusion .....	136
Chapitre III : Évaluation de la nouvelle diversité génétique induite par mutagenèse et estimation des paramètres génétiques dans les lignées M <sub>4</sub> .....	137
III.1. Effets du génotype, de l'environnement et de leur interaction.....	137
III.2. Paramètres génétiques et performances moyennes des génotypes .....	140
III.3. Parenté génétique sur la base des traits agromorphologiques et phénologiques .....	149
III.4. Discussion .....	150
III.5. Conclusion.....	153
<b>Conclusions et perspectives .....</b>	<b>154</b>
<b>Références bibliographiques.....</b>	<b>158</b>
<b>Annexes.....</b>	<b>178</b>

---

# Introduction générale

---

Le sésame, plante herbacée annuelle de la famille des *Pedaliaceae*, est connu par plusieurs noms comme *til* (hindi), *hu ma* (chinois), *sésame* (français), *goma* (japonais), *gergelim* (portugais), *simsim* (arabe) et *sésamo* (espagnol) (Anilakumar et al., 2010). C'est une culture tropicale, mais en raison d'une demande de plus en plus importante, sa zone de production s'est étendue aux régions arides et semi-arides d'Afrique, d'Asie et d'Amérique du Sud (Anilakumar et al., 2010; Weldemichael et al., 2021).

Au regard des graines oléagineuses les plus nutritives, le sésame occupe une place prépondérante (Ashri, 1998). En effet, ses graines sont riches en huile (50–62%), avec une teneur élevée en acides gras essentiels insaturés (86%), en protéines (18–25%), en glucides (13–25%) et en fibres digestibles (9–11%) (Wei et al., 2015 ; Couch et al., 2017). Les graines sont également marquées par leur richesse en vitamines, à savoir la vitamine E, la vitamine C, la vitamine A, la thiamine (B1), la riboflavine (B2), la niacine (B3), la pyridoxine (B6) et le folate (B9), en minéraux (calcium, potassium, pantothénique, phosphore, fer, magnésium, zinc), en lignanes (sésamoline et sésamine) et en tocophérols (Ünal & Yalçın, 2008 ; Rizki et al., 2015; Couch et al., 2017; Gharby et al., 2017). Ces composants fonctionnels confèrent de nombreuses applications à des fins nutritionnelles, pharmacologiques et industrielles (Anilakumar et al., 2010; Tripathy et al., 2019). En conséquence, le commerce mondial des graines de sésame a augmenté rapidement au cours des deux dernières décennies (Dossa et al., 2017). Bien que la superficie mondiale allouée au sésame s'étende, en particulier en Afrique, la productivité et le rendement restent encore très faibles, entraînant un énorme écart entre l'offre et la demande en graines (Sarkar et al., 2016). Le sésame est cultivé dans des environnements difficiles et ainsi sa croissance et son développement sont fortement affectés par des conditions défavorables (Witcombe et al., 2008). La sécheresse, l'engorgement, la chaleur et la salinité sont les principaux facteurs abiotiques pénalisant le rendement et la productivité du sésame (Dossa et al., 2019). Par conséquent, la tolérance à ces stress abiotiques et l'amélioration de son rendement et la qualité de ses graines sont les principaux objectifs de sélection du sésame (Zhang et al., 2013 ; Couch et al., 2017).

Au Maroc, le sésame est une culture oléagineuse mineure, principalement cultivée dans la zone de Tadla (région de Beni Mellal-Khenifra). Cette zone représente plus de 90% de la production nationale de sésame. La superficie globale n'a jamais dépassé 2000 ha. Cependant, en 2021, elle était limitée à 849 ha assurant une production d'environ 700 t (ORMVAT, 2021). Malgré sa faible productivité, le sésame génère un chiffre d'affaires de plus de 28

millions de dirhams et assure 70.000 journées de travail, ce qui contribue grandement au développement socio-économique de la population locale (AgriMaroc.ma, 2019). Pour couvrir ses besoins en graines de sésame, le Maroc a été obligé d'importer plus de 89.587 t entre 2000 et 2021 (Office des Changes | Maroc, 2022). En 2021, la quantité importée a coûté à l'État marocain un budget qui dépasse 23 millions de dirhams (Office des Changes | Maroc, 2022). Le sésame a été considéré comme une culture en dérobé prioritaire dans la zone de Tadla par le Plan Maroc Vert. Cependant, son potentiel de production n'a pas été atteint en raison de plusieurs défis qui ont affecté sa production et son commerce au cours de la dernière décennie. La baisse constatée est due à plusieurs contraintes, notamment la sécheresse récurrente, l'approvisionnement limité en eau d'irrigation, les mauvaises pratiques culturales, les cultivars à faible rendement et les ravageurs et maladies. Un seul cultivar de sésame est cultivée au Maroc 'la blonde de Marrakech' qui a encore quelques caractères sauvages, dont la déhiscence des capsules, la croissance indéterminée de la plante et la maturation en capsule asynchrone, conduisant à un très faible rendement en graines (El Harfi et al., 2018). La sélection variétale reste le seul moyen pour surmonter ces contraintes, mais elle nécessite au préalable l'existence d'une grande variabilité génétique. Cependant, El Harfi et al. (2018, 2021) ont montré qu'il existe une diversité génétique très limitée dans le sésame cultivé au Maroc. C'est dans ce contexte qu'il a été conçu d'induire une nouvelle variabilité génétique chez le sésame par le programme d'amélioration génétique des cultures oléagineuses au CRRA de Meknès. La mise en œuvre de cette activité de recherche a vu le jour en 2018/2019, dans le cadre d'un travail de PFE de master hébergé au niveau de l'Unité de Recherche d'Amélioration de Plantes et Conservation de Ressources Phyto-Génétiques. La mutagenèse chimique, à travers l'utilisation de l'EMS (éthyl méthane sulfonate), a été adoptée et appliquée sur deux matériels génétiques différents : un cultivar marocain et un cultivar américain. Les résultats obtenus ont montré qu'une nouvelle variabilité génétique a été observée pour la majorité des caractères morphologique et agronomiques analysés (Kouighat et al., 2020). Par conséquent, l'objectif global de ce travail de thèse est d'évaluer la variabilité génétique induite par mutagenèse. Il sera traduit par les objectifs spécifiques ci-après :

- Évaluation de la réponse au stress hydrique des mutants aux stades de germination-croissance précoce de jeunes plantules et de floraison ;
- Exploration des mécanismes de tolérance à la sécheresse ;
- Évaluation des mutants pour divers marqueurs chimiques et biochimiques ;
- Évaluation de la nouvelle diversité génétique induite et estimation des paramètres génétiques des lignées prometteuses ;

---

# **Partie 1 : Revue bibliographique**

---

## Chapitre I : Généralités sur la culture de sésame

### I. Origine et historique

La zone d'origine de la domestication du sésame demeure énigmatique. D'après de nombreuses recherches, le sésame est présumé être originaire d'Afrique et s'être ensuite propagé en Asie occidentale (Alegbejo et al., 2003). Les archives archéologiques indiquent qu'il est connu et utilisé en Inde depuis plus de 5000 ans comme un aliment plutôt qu'une huile ou un médicament (Kenoyer, 1991). Il est également enregistré comme culture à Babylone et en Assyrie il y a environ 4000 ans (Borchani et al., 2010). Les Assyriens ont utilisé l'huile de sésame généralement à des fins alimentaires et médicinales (Purseglove, 1972).

### II. Importance de la culture

Le sésame est une culture traditionnelle qui est principalement cultivée dans environ 75 pays d'Afrique, d'Asie, d'Amérique centrale et d'Amérique latine, y compris les régions arides et semi-arides (Zhang et al., 2019). Au niveau mondial, le sésame est cultivé sur une superficie globale d'environ 12,82 millions d'hectares dont le Soudan, l'Inde et le Myanmar sont en tête en termes de superficie récoltée avec 5.173.521, 1.520.000 et 1.500.000 ha, respectivement (Tableau 1) (FAOSTAT, 2022). Cependant, le Maroc n'a cultivé, en 2021, que 849 hectares situés principalement dans la zone du Tadla (région de Béni Mellal-Khénifra) qui contribue à plus de 90% de la production nationale (ORMVAT, 2021). Selon FAOSTAT (2022), plus de 6,5 millions de tonnes de graines de sésame ont été produites dans le monde en 2021. Les pays les plus producteurs sont le Soudan (1.525.104 t), le Myanmar (740.000 t), la République-Unie de Tanzanie (710.00 t) et l'Inde (658.000 t) (Tableau 1). Avec seulement 633 t en 2022, le Maroc est classé dans le bas de la liste des producteurs au monde et 22<sup>ème</sup> en Afrique.

En raison de sa valeur nutritionnelle, médicinale et industrielle, la demande des graines de sésame augmente rapidement dans le monde, mais également au Maroc. En effet, les marocains ont consommé plus de 14.000 t de graines de sésame en 2021, dont plus de 90 % sont importées d'Egypte (90%) et de l'Inde (10%) (Office des Changes | Maroc, 2022).



**Tableau 1** : Comparaison de la production et de la superficie récoltée de sésame au Maroc avec les 10 premiers pays producteurs.

Pays	Production (t)	Superficie récoltée (Ha)
Soudan	1. 525.104	5.173.521
Myanmar	740.000	1.500.000
République-Unie de Tanzanie	710.000	960.000
Inde	658.000	1.520.000
Nigeria	490.000	621.413
Chine continentale	447.178	276.313
Burkina Faso	270.000	450.000
Ethiopie	260.258	369.897
Tchad	202.074	392.241
Soudan du Sud	189.721	608.159
Maroc	633	849

Source : (FAOSTAT, 2022)

### III. Caractères botaniques

#### III.1. Classification

L'espèce type générique *Sesamum indicum* L. est désignée à la première fois en 1929 (Gormley et al., 2015). Le sésame a été nommé *S. indicum* par Carl Linnaeus pour la première fois en 1753 (Bedigian, 2010). Sur la base d'un échantillonnage représentatif d'espèces de toute l'étendue taxonomique et de l'aire de répartition géographique de *Sesamum*, les analyses phylogénétiques ont démontré que ce genre est polyphylétique (Gormley et al., 2015). Le sésame est une espèce diploïde qui appartient à la division *Spermatophyta*, subdivision *Angiospermae*, classe *Dicotyledoneae*, ordre *Tubiflorae*, famille *Pedaliaceae* et genre *Sesamum* (Ashri, 1998; Gormley et al., 2015). *Pedaliaceae* est une petite famille de 16 genres et 60 espèces dont 37 espèces appartiennent au genre *Sesamum*. Parmi les espèces de ce dernier genre, *S. indicum* est la plus couramment cultivée (Kobayashi, 1991). Il existe trois groupes cytogénétiques dans le genre *Sesamum*. Le premier groupe avec  $2n = 26$  chromosomes qui se compose de cinq espèces, à savoir *S. indicum*, *S. alatum*, *S. capense*, *S. schenckii* et *S. malabaricum*. Le deuxième groupe ( $2n = 32$ ) se compose de *S. prostratum*, *S. laciniatum*, *S. angolense* et *S. angustifolium*. Les espèces *S. radiatum*, *S. occidentale* et *S. schinzianum* forment le troisième groupe avec  $2n = 64$  (Tableau 2).

**Tableau 2** : Espèces importantes de sésame et leurs nombres chromosomiques.

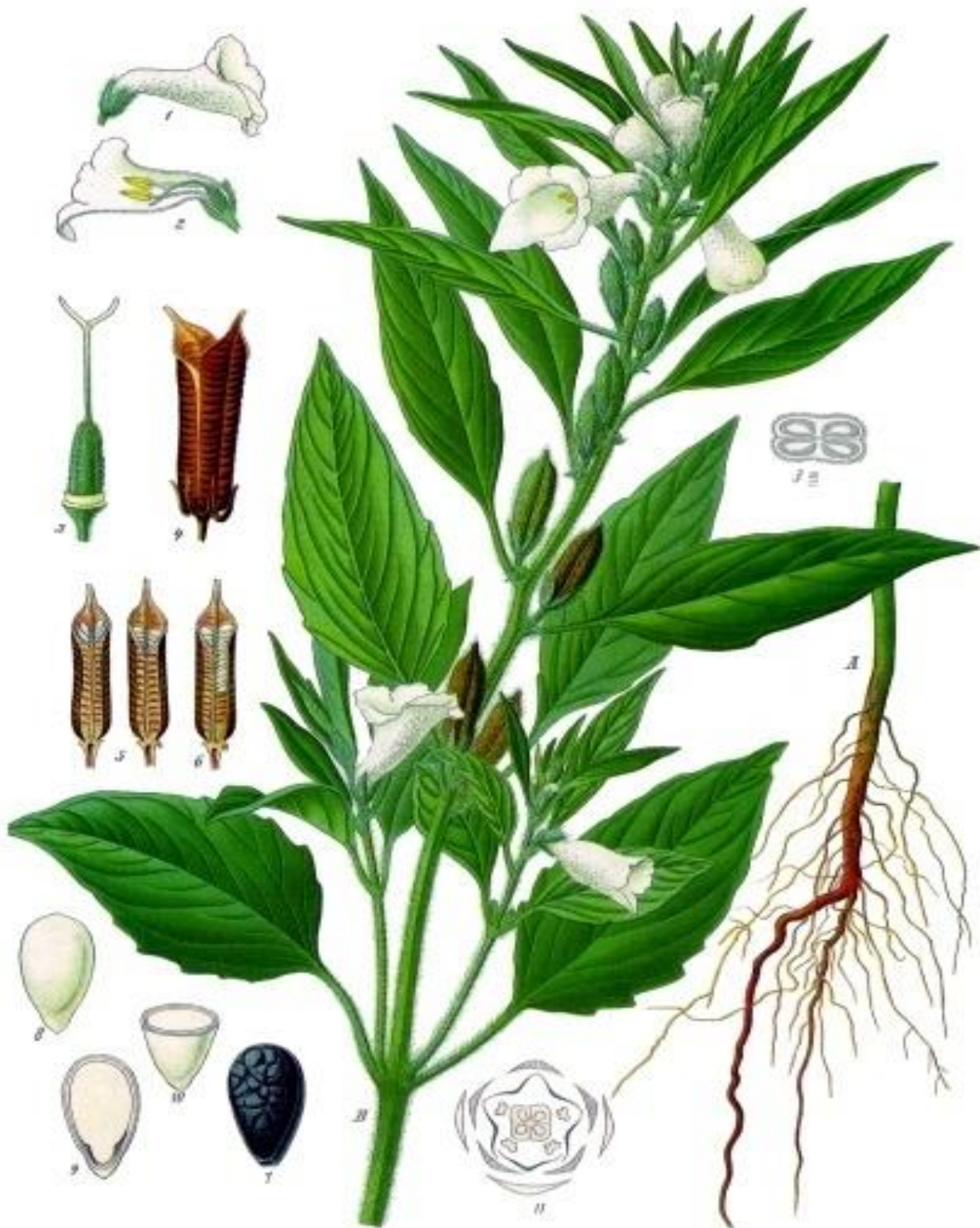
Groupes	Espèces	Nombre de chromosomes
Groupe 1	<i>Sesamum indicum</i> L.	2n = 26
	<i>S. latum</i>	
	<i>S. capense</i>	
	<i>S. malabaricum</i>	
	<i>S. mulayanum</i>	
	<i>S. schenckii</i>	
Groupe 2	<i>S. africanum</i>	2n = 32
	<i>S. prostratum</i>	
	<i>S. laciniatum</i>	
	<i>S. angolense</i>	
Groupe 3	<i>S. angustifolium</i>	2n = 64
	<i>S. radiatum</i>	
	<i>S. occidentale</i>	
	<i>S. schinzianum</i>	

Source : (Nayar & Mehra, 1970; Kobayashi, 1991; Ashri, 1998)

### III.2. Développement et biologie de la plante

Le sésame est une herbacée annuelle pouvant atteindre plus de 2 m de hauteur (Figure 1). Habituellement, la plante a une croissance indéterminée, mais il existe des variétés avec une croissance déterminée (Ashri, 2007). Le sésame possède un système racinaire très diversifié (Su et al., 2019). La racine est pivotante, profonde d'environ 1 m de longueur avec des racines secondaires bien réparties (Terefe et al., 2012). La tige principale est dressée, simple ou ramifiée, jusqu'à 3 cm de diamètre à la base, d'une couleur qui varie du vert pâle au presque violet (Langham, 2018). La morphologie des feuilles est variable selon le génotype et l'âge de la plante. Les feuilles inférieures sont généralement ovales à elliptiques, puis deviennent lancéolées avec l'âge, pouvant être entières, lobées ou divisées (Zavareh et al., 2008). L'insertion des feuilles à la tige peut être opposée ou alternée, mais souvent en positions mixtes (Langham, 2018). Le sésame a des fleurs complètes, gamopétales et zygomorphes, bisexuées solitaires ou en groupes à l'aisselle des feuilles (Andrade et al., 2014). Le calice est formé de cinq sépales fusionnés et d'une corolle blanche ou violette de forme tubulaire lobée vers le haut (Gupta et al., 2018). Chaque fleur porte quatre étamines à l'état di-dynamique (deux plus longues que les deux autres) et un gynécée bi ou multi-

carpellaire (Andrade et al., 2014) (Figure 1). Pour le fruit, c'est une capsule déhiscente avec bi ou tetra-carpelles de 1,5 à 3 cm de longueur, poilue, et surmontée d'un court bec triangulaire à l'apex, gris marron à maturité, et loculicide (Mahfouz et al., 2012). Les graines sont ovoïdes aplaties et de couleur blanche, ivoire, grise, beige, marron, rouge ou noire (Schilling & Cattán, 1991).



**Figure 1 :** Sésame. (A) les racines, (B) la plante à fleurs et à fruits, (1) la fleur vue de profil, (2) fleur en coupe longitudinale, (3) timbres, (3a) coupe transversale de la capsule, (4) capsules mûrs déhiscentes, (5) et (6) moitiés de la capsule séparées et ouvertes, (7) graines de la variété noire, (8) graines de la variété blanche, (9) graines en coupe longitudinale, (10) graines en coupe transversale et (11) diagramme floral (Image de Köhler courtesy Missouri Botanical Garden <http://www.botanicus.org>).

La plante du sésame a un cycle de vie (de la plantation à la maturité) allant de 77 à 144 jours avec trois phases phénologiques : végétative, reproductrice et de maturité.

### III.2.1. Phase végétative

La phase végétative commence au moment où les graines absorbent l'humidité jusqu'à floraison de 50% des plantes (Hahm et al., 2009). Cette phase pourra être raccourcie par l'augmentation de la température, la réduction de la fertilisation et de l'humidité (Langham, 2018). Elle est divisée en quatre stades : germination, jeune plantule, juvénile et pré-reproductive.

**Stade germination** : la germination est déclenchée lorsque la semence absorbe de l'humidité jusqu'à l'émergence de la racine. Ce stade est très sensible à la température du sol. En effet, la germination des graines de sésame n'est possible qu'entre 20 et 46 °C, avec une température optimale comprise entre 32 et 35 °C (Carvalho et al., 2001; Langham & Wiemers, 2002). La durée moyenne de ce stade est d'une semaine avec une plantation moins profonde sur un sol bien travaillé (Li et al., 2018).

**Stade d'émergence** : commence de l'émergence des jeunes plantules jusqu'à l'apparition de la troisième vraie feuille avec une durée moyenne de trois semaines. Cette durée varie selon le pool génétique et la température atmosphérique (Imaduwa, 2017). Durant ce stade, les plantules ont une croissance de la tige très longue par rapport aux racines. C'est le stade le plus sensible aux insectes ravageurs, vents violents, forte humidité et aux mauvaises herbes (Langham, 2018).

**Stade juvénile** : débute de l'apparition de la troisième vraie feuille et finit par l'apparition des premiers boutons floraux. Ce stade dure deux semaines en moyenne. C'est la période de l'application du désherbage et de la fertilisation afin d'augmenter la vigueur des plantules (Langham, 2018).

**Stade pré-reproductif** : il s'étale depuis l'apparition des premiers boutons floraux à l'aisselle des feuilles jusqu'à ce que 50% des plantes portent des fleurs ouvertes. Il s'agit d'une étape courte (une semaine) très sensible à la sécheresse et au manque d'azote (Langham, 2018).

### III.2.2. Phase reproductive

La phase reproductive est la plus longue (environ huit semaines) et commence dès la floraison de 50% des plantes pour prendre fin à l'apparition des capsules sur 90% des plantes.

Une humidité élevée et une bonne fertilisation au début de la floraison augmente le rendement, mais non-nécessaires à sa fin, car elles allongent la durée de la phase (Langham, 2018). En principe, le sésame est une culture autogame, pourvu toutefois d'une allogamie variant de 1 à 8% selon les variétés et les conditions environnementales (Ashri, 2007). La réceptivité du stigmate commence dès l'ouverture des lobes et dure environ 24 heures. La période comprise entre 7 et 9 heures du matin est celle qui assure une plus grande fructification chez le sésame (Andrade et al., 2014).

### **III.2.3. Phase maturité**

Cette phase commence dès que 90% de la floraison est atteinte jusqu'à la maturité physiologique des graines (Langham, 2018). La maturité physiologique est la date où 3/4 des capsules sur la tige principale ont des graines avec leur couleur finale et une pointe sombre (Day, 2000). Des changements dans l'apparence des graines indiquent clairement que la maturité des graines est atteinte (Day, 2000). Généralement, la maturité commence d'abord au niveau des capsules inférieures et progresse le long de la tige (Langham, 2018). Selon le même auteur, cette phase peut être accélérée par une température élevée et une humidité et fertilité réduites.

## **IV. Exigences écologiques de la culture**

### **IV.1. Sol**

Le sésame pousse mieux sur un sol léger bien drainé. Les sols argileux lourds nécessitent un bon drainage ou des plates-bandes surélevées et une irrigation légère. Il préfère les sols légèrement acides à alcalins (pH 5-8) avec une fertilité modérée (Beech & Imrie, 2001). Alors que le sésame pousse mieux sur les sols fertiles, bien drainés, il ne supporte pas les sols inondés (Teame et al., 2017). L'acidité du sol est l'un des problèmes qui limite la production de sésame. Un faible pH du sol agit négativement sur la stabilité des agrégats (Kumar et al., 2011). Le sésame ne tolère pas également la salinité et est particulièrement sensible aux excès d'ions de chlorure de calcium dans le sol (Chellamuthu et al., 2020).

### **IV.2. Fertilisation**

Les engrais sont plus efficaces dans des conditions où les niveaux de fertilité du sol sont faibles. Le sésame pousse sur des sols moins fertiles, mais sa productivité augmente avec l'apport des fertilisants. L'apport d'éléments minéraux, essentiellement N, P et K, a des effets

positifs sur la productivité et la qualité des graines de sésame (Haruna, 2011; Sohi et al., 2010). Aussi, la forme et la quantité d'intrants doivent être appliquées raisonnablement et en fonction des besoins de la culture (Haruna, 2011; Mian et al., 2011 ; Buriro et al., 2015). En effet, l'apport de 100 kg/ha de NPK (15.15.15) comme engrais de fond et 25 kg/ha d'urée comme engrais de couverture, favorise des rendements en graines élevés (Yan & Wallace, 1998). Le moment et la méthode d'application des engrais inorganiques doivent également être respectés. Les engrais P et K sont applicables à pleines doses au semis, tandis que la première dose de N est appliquée au semis et la deuxième au début de la floraison (Mian et al., 2011 ; Buriro et al., 2015; Gebrelibanos, 2015). Il convient de rappeler que l'application d'engrais doit coïncider avec une humidité du sol suffisante pour garantir la disponibilité de l'élément fertilisant pour la plante (Wacal et al., 2019).

### **IV.3. Température**

Le sésame est une culture qui, généralement, tolère la chaleur. Les températures inférieures à l'optimum (30°C) affectent davantage le développement du sésame que les températures supérieures (Langham, 2008). Le sésame fournit d'excellents rendements à des températures très chaudes. Des températures d'environ 30°C stimulent la germination, la croissance initiale et l'induction florale (Karimzadeh et al., 2019). Au contraire, des températures inférieures à 20°C retardent significativement la germination et la croissance des jeunes plantules et des températures inférieures à 10°C entravent l'une et l'autre (Zewdie, 1996).

### **IV.4. Besoins en eau**

Le sésame est généralement cultivé dans les régions tropicales du monde, mais aussi dans les régions arides et semi-arides. La plante est, toutefois, très sensible aux précipitations et à l'humidité du sol qui affectent le rendement et la qualité des graines (Uçan et al., 2007). Le sésame donne un excellent rendement en graines sous 500-650 mm de précipitations uniformément réparties durant la période de croissance (Langham, 2008). Cependant, durant la phase végétative et à la floraison, la sécheresse affecte négativement le rendement en graines. En effet, 300-400 mm sont recommandés pour ces deux dernières phases (Carlsson et al., 2009). La plante de sésame a également besoin d'un temps sec pendant la période de maturation.

## V. Utilisations du sésame

Parmi les graines oléagineuses, les plus nutritives, le sésame occupe une place prépondérante. Ses graines sont riches en huile (50-62%), en protéines (18-25%), en glucides (13-25%) et en fibres digestibles (9,8%) (Rizki 2015; Wei et al., 2015 ; Couch et al., 2017). Les graines de sésame sont également riches en vitamines, minéraux, lignanes et en tocophérols (Rizki et al., 2015 ; Couch et al., 2017; Gharby et al., 2017). Ces composants fonctionnels leur confèrent de nombreuses applications à des fins nutritionnelles, pharmacologiques et industrielles. Les graines de sésame ont des effets préventifs contre plusieurs maladies telle que l'ostéoporose (Onsaard, 2012), les maladies du foie (Anilakumar et al., 2010), les maladies intestinales (Ogunsola & Fasola, 2014), les maladies cardiovasculaires (Aslam et al., 2019; Khosravi-Boroujeni et al., 2017; Nakamura et al., 2020), ainsi que des activités contre le cancer du poumon (Fang et al., 2019), du sein (Zeweil et al., 2019), du côlon (Shasmitha, 2015), du foie (Majdalawieh & Mansour, 2019), du col de l'utérus (Siao et al., 2015), du sang et de la peau (Wu et al., 2019). Dans l'industrie, l'huile des graines de sésame a également des applications précieuses et rentre dans la fabrication de produits cosmétiques (Barel et al., 2014), de savons (Hassan & Wawata, 2019; Sharma et al., 2021), de biodiesels (Lee & Thierfelder, 2017; Mujtaba et al., 2020; Nematian et al., 2021), ou de biopesticides (Vasanthi & Rajavel, 2021) et les vernis (Adebisi et al., 2011). De plus, les graines de sésame ont un profil de saveur très riche avec plus de 200 composés volatils qui peuvent être utilisés comme additifs alimentaires (Jia et al., 2019; Yin et al., 2021).



## **Chapitre II : Caractérisation et diversité génétique du sésame**

La diversité génétique des cultures est capitale pour le développement durable et la sécurité alimentaire. Pour pouvoir l'exploiter dans les programmes de recherche, de sélection et d'amélioration génétique des espèces cultivées, cette diversité doit être explorée et quantifiée.

Le présent chapitre met en revue les différentes études menées sur cet aspect pour le sésame à l'aide de méthodes offertes par les outils morphologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires.

### **I. Traits liés au rendement**

Les caractères agromorphologiques demeurent très utiles comme marqueurs en génétique et en sélection variétale. Ils sont facilement repérables et sélectionnables dans des conditions de terrain. Afin d'identifier des génotypes aux traits désirables pour différentes zones climatiques, plusieurs études de caractérisation agromorphologique ont été menées sur diverses ressources génétiques du sésame (Akbar et al., 2011; Couch et al., 2017 ; Basak et al., 2019).

#### **I.1. Vigueur de la plante**

La vigueur des plantes est un trait morphologique largement demandé dans l'amélioration de la productivité des cultures. Une vigueur initiale étendue jumelée à un système racinaire profond et des feuilles poilues sont favorables à l'établissement des plantes de sésame plus productives (Tripathy et al., 2019).

#### **I.2. Ramification**

Des tiges longues, épaisses et bien ramifiées de sésame ont été avérées positivement corrélées au rendement élevé en graines et en huile (Ibrahim & Khidir, 2012; Pandey et al., 2021). En effet, les génotypes présentant une ramification modérée sont souhaitables et recommandés pour la culture du sésame (Abdalla & Supervisor, 2017).

#### **I.3. Feuilles**

Les feuilles des plantes sont des marqueurs morphologiques largement utilisés dans les programmes de sélection végétale. Sengupta & Datta (2004) ont rapporté qu'un mutant de sésame avec des feuilles étroites a produit un nombre élevé de capsules par plante. Des

teneurs élevées en chlorophylle dans les feuilles sont synonymes de rendements élevés chez le sésame (Yan & zhong, 2007). Zhang et al. (2018) ont rapporté que le caractère de recourbement des feuilles est positivement corrélé à l'indéhiscence des capsules chez un mutant de sésame.

#### **I.4. Racines**

Le système racinaire joue un rôle important dans la croissance et le développement des plantes. Il permet la fixation au sol, l'absorption de l'eau et des nutriments et agit comme organe de stockage. En effet, selon Su et al. (2019), les génotypes de sésame pourvus de racines bien développées ont un rendement en graines significativement plus élevé que les génotypes à petite biomasse racinaire.

#### **I.5. Fleurs**

La taille et le nombre de fleurs chez le sésame peuvent être utilisés pour sélectionner des génotypes prometteurs. L'étude d'Azeez et al. (2017) a révélé une corrélation positive entre la longueur de l'ovaire de la fleur et le rendement en graines.

#### **I.6. Nombre de jours à la floraison**

Dans la sélection du sésame, une floraison précoce est toujours recherchée, car elle entraînerait plus de capsules/plante et par conséquent, plus de rendement en graines (Zahran et al., 2020). En outre, des études antérieures ont révélé que la floraison du sésame est fortement affectée par des facteurs environnementaux tels que la température, le spectre lumineux, l'intensité lumineuse et la photopériode (Li et al., 2018).

#### **I.7. Hauteur de la première capsule**

La hauteur de la première capsule est une caractéristique importante pour la récolte mécanique du sésame. Van Zanten (2001) et Langham & Wiemers (2002) ont indiqué qu'une hauteur comprise entre 15 et 40 cm est souhaitable dans le sésame.

#### **I.8. Hauteur de la plante**

Pour le sésame, ce caractère est souvent positivement corrélé au rendement des graines en raison de sa croissance indéterminée. Cependant, face à un vent fort ou des ouragans, une hauteur plus élevée est susceptible de la verse. Dans le but d'accroître la résistance au gîte et d'assurer un rendement en graines relativement élevé, les sélectionneurs fixent souvent la

réduction de la hauteur des plantes comme objectif de sélection dans le sésame (Zhang et al., 2019).

### **I.9. Longueur de la zone de fructification**

Malgré l'importance de ce caractère dans les stratégies de sélection, en raison de son impact direct sur le rendement en graines pour le sésame (Ragab, 1982), le nombre de capsules/plante reste le caractère qui contribue le plus au rendement des semences.

### **I.10. Nombre de capsules par plante**

Selon Baydar (2005), ce caractère est l'un des plus importants dans le développement du type idéal d'une plante de sésame à haut rendement en graines. Par conséquent, les génotypes ayant un nombre de capsules/plante élevé seront de bonnes ressources génétiques pour le développement de variétés de sésame très productives.

## **II. Traits liés à la qualité nutritionnelle des graines**

Le sésame dispose d'une qualité d'huile très appréciée. Il renferme, en plus, une surabondance de substances nutritives, dont des protéines, des glucides, des acides gras polyinsaturés, des lignanes, des tocophérols, des phytostérols, des phytates et d'autres micronutriments (Pathak et al., 2014). Cependant, la teneur élevée en facteurs antinutritionnels (acide phytique et en acide oxalique) peut entraver l'utilisation des graines de sésame comme aliment.

L'objectif de cette partie est d'explorer la diversité biochimique du sésame et de donner une impulsion à la recherche pour améliorer sa qualité.

### **II.1. Couleur des graines**

La couleur du tégument des graines est également un caractère agronomique important chez le sésame. Un haut polymorphisme peut être observé pour cette couleur, allant du blanc au noir avec toutes les couleurs intermédiaires (gris, brun, doré, jaune et blanc clair) (Zhang et al., 2013 ; Pandey et al., 2015). Il semble qu'il y a une corrélation entre la qualité phytochimique du sésame et la couleur des graines. Les variétés à graines foncées ont une teneur en huile plus faible que les variétés à graines claires (Van Zanten, 2001). Relativement aux graines blanches, les graines noires sont généralement riches en cendres et en glucides, mais avec des teneurs en protéines et en huile plus faibles (Kanu, 2011). La couleur du tégument pourrait être aussi associée à la résistance aux maladies (El-Bramawy, 2010;

Shahidi et al., 2006; Zhang et al., 2013). Selon El-Bramawy (2010), il existe une corrélation positive entre la coloration du tégument des graines et la résistance des génotypes de sésame à la flétrissure fusarienne et à la pourriture charbonneuse.

## **II.2. Teneur en huile**

La graine du sésame est riche en huile avec une teneur allant de 37 à 63% (Lyon, 1972; Rizki et al., 2015 ; Anastasi et al., 2017; Gharby et al., 2017 ; El Harfi et al., 2018). La teneur et la composition d'huile de sésame varient génétiquement et en fonction des facteurs environnementaux (Uzun et al., 2007 ; Anastasi et al., 2017). Les graines de sésame sont riches en acides gras insaturés (83-90%), principalement l'acide linoléique (37-47%) et l'acide oléique (35-43%), avec des traces d'acide linoléique, et moins pourvues d'acides gras saturés, tels l'acide palmitique (9-11%) et l'acide stéarique (5-10 %) (Rizki et al., 2015; El Harfi et al., 2018; Zhang et al., 2019).

## **II.3. Carbohydrates**

Les graines de sésame contiennent une teneur en carbohydrates variant de 1,05 à 45,15% (El Khier et al., 2008; Ogbonna & Ukaan, 2013; Rizki et al., 2015; Zebib et al., 2015). La teneur en glucides est fortement affectée par la couleur des graines dans le sésame. Les graines blanches entières et décortiquées contiennent, respectivement 17,70 et 12,90% de glucides, alors que les graines noires entières et décortiquées en contiennent respectivement 10,80 et 7,90% (Yoshida et al., 2007). En outre, différentes fractions de glucides du sésame sont rapportées comme D-glucose (3,24%), D-fructose (2,63%), planéose (0,59%), sésamose (0,38%), raffinose (0,24%), stachyose (0,23%), saccharose (0,17%), pentasaccharides (0,16%), hexasaccharides (0,08%) et D-galactose (0,06%) (Sharma et al., 2021).

## **II.4. Protéines**

Les graines de sésame contiennent plus de protéines (17 à 40%) que la viande (18 à 25 %) et les céréales (7 à 13%) (Bassogog et al., 2020). Selon leur solubilité, ces protéines sont classées en globulines (67,3%), albumines (8,6%), gluten (6,9%) et prolamines (1,3%) (Orruno & Morgan, 2007). Les deux globulines  $\alpha$ -globuline et  $\beta$ -globuline sont les deux principales protéines de stockage des graines de sésame (Anilakumar et al., 2010). Les principaux acides aminés présents dans les graines de sésame, sont l'acide glutamique (16,54%), suivi de l'acide aspartique (9,88%) et l'arginine (2,79%) (Kapadia et al., 2002 ; Anilakumar et al., 2010; Gao et al., 2018). D'autre part, le rapport « acides aminés essentiels totaux » sur « acides aminés totaux » dans les graines de sésame est près de 39% (Fasuan et

al., 2018). Les graines contiennent aussi des acides aminés essentiels tels que les acides aminés soufrés (méthionine 1,87% et cystéine 0,15%) (Abbas et al., 2022). En effet, le tryptophane et la valine sont limités dans de nombreuses protéines de graines oléagineuses, et sont présents dans le sésame (Hegde, 2012). Cette richesse en acides aminés suggère que les graines de sésame devraient être largement utilisées comme une excellente source de protéines dans les aliments.

### **II.5. Fibres brutes**

La teneur totale en fibres alimentaires du tégument de sésame se situerait entre 31 et 42% de matière sèche du tégument (Elleuch et al., 2011; Rizki et al., 2015 ; El Harfi et al., 2018). La plus grande fraction (26-33%) est constituée de fibres insolubles, ce qui est plus important par rapport aux dérivés de céréales tels que le son de maïs (15-20%), de blé (15 - 25%), d'avoine (10-15%) et du riz (16-20%) (Elleuch et al., 2011). Les fibres alimentaires solubles varient entre 5,5 et 8,6% de matière sèche du tégument (Elleuch et al., 2011).

### **II.6. Minéraux**

Les graines de sésame et principalement leurs téguments, présentent une bonne source de minéraux (Teboul et al., 2020). La teneur en minéraux dans les graines est d'environ 4 à 7,5% (Nabloussi et al., 2017 ; El Harfi et al., 2018 ; Abbas et al., 2022). Les éléments minéraux du sésame sont présents avec des concentrations différentes : potassium (525,91-743,5 mg/100 g), phosphore (516-784,64 mg/100 g), calcium (103-424,66 mg/100 g), magnésium (313-349,93 mg/100 g), sodium (3-15,28 mg/100 g), fer (10,26-11,39 mg/100 g), zinc (3,8-8,87 mg/100 g), manganèse (1,3-3,46 mg/100 g), cuivre (1-2,15 mg/100 g) et sélénium (0,18-0,7 mg/100 g) (Elleuch et al., 2007; Kápolna et al., 2007; Rizki et al., 2015 ; Deme et al., 2017; El Harfi et al., 2018).

### **II.7. Vitamines**

Les graines de sésame ont été signalées comme une bonne source de vitamines. En effet, l'huile de sésame contient plusieurs vitamines, dont le thiamine (0,24 mg/100 g), riboflavine (0,20 mg/100 g), pantothénique (0,52 mg/100 g), niacine (6,7 mg/100 g), vitamine A (0,50 mg/100 g) et la vitamine E (1,2 mg/100 g) (Shivhare & Satsangee, 2012).

### **II.8. Composés phénoliques**

Les phytophénols sont des attributs chimiques alimentaires bioactives largement présents dans plusieurs sources naturelles. Les graines de sésame offrent plusieurs avantages

pour la santé grâce à leur richesse en ses composés (Kermani et al., 2019). Le contenu phénolique total des graines de sésame varie significativement de 1,64 à 7,8 mg GAE/g (El Harfi et al., 2018; Khan et al., 2019; Kurt, 2018; Rizki et al., 2015; Zhou et al., 2016). Des recherches précédentes ont démontré que les polyphénols dépendent du génotype et de la couleur du tégument des graines de sésame (Shahidi et al., 2006; Singh et al., 2015 ; Lin et al., 2017).

### **II.8.1. Acides phénoliques**

Les graines, l'huile et le tourteau de sésame contiennent de nombreux acides phénoliques à savoir l'acide férulique, vanillique, cinnamique et p-coumarique, acide 4-hydroxybenzoïque, acide protocatéchuique et l'acide gallique (Mohdaly et al., 2013; Othman et al., 2015). D'autres composés comme le sésamol, la sésamine, la sésamoline, les glucosides de sésaminol et le tocophérol fournissent aux huiles de sésame de fortes propriétés antioxydantes (Chung, 2004).

### **II.8.2. Lignanes**

La teneur totale en lignane varie de 405 à 1178 mg/100 g dans les graines de sésame (Moazzami et al., 2007). Par contre, Shi et al. (2017) ont montré que la concentration de lignanes est comprise entre 2,52 et 12,76 mg/g dans les graines et entre 3,38 et 11,53 mg/g dans l'huile. Les lignanes constituent un groupe important de composés phénoliques végétaux et sont de deux types principaux selon leur solubilité. Les lignanes solubles dans l'huile sont la sésamine (167-804 mg/100 g), la sésamoline (48-279 mg/100 g), le sésaminol (32-298 mg/100 g) et le sésamolinol (58 mg/100 g) (Moazzami et al., 2007; Pathak et al., 2014). Les principaux lignanes glycosylés solubles dans l'eau sont le triglucoside de sésaminol, le triglucoside de pinorésinol, le monoglucoside de sésaminol, le monoglucoside de pinorésinol et deux isomères du diglucoside de pinorésinol et du diglucoside de sésaminol (Hemalatha, 2004; Moazzami et al., 2007). La teneur en lignanes est fortement influencée par le génotype et l'environnement (Kim et al., 2006; Moazzami et al., 2007; Pathak et al., 2014). Les graines de sésame noires ont une teneur en sésamine plus élevée que le sésame jaune, brun ou blanc (Majdalawieh & Mansour, 2019).

### **II.8.3. Tocophérols**

En raison de leur rôle dans la protection contre la détérioration oxydative des acides gras polyinsaturés dans le matériel végétal, les tocophérols sont extrêmement importants. Ce sont des antioxydants lipophiles naturels principalement présents dans les huiles végétales. La

gamme de tocophérols totaux est de l'ordre de 50,9 à 211  $\mu\text{g/g}$  dans les graines et de 304 à 647  $\mu\text{g/g}$  dans les huiles de sésame (Rangkadilok et al., 2010; Rizki et al., 2015), ce qui est supérieur à celui d'huile d'olive (220  $\mu\text{g/g}$ ) (Gharby et al., 2011). Seuls les  $\alpha$ -,  $\gamma$ - et  $\delta$ -tocophérols sont présents dans l'huile de sésame. Le  $\gamma$ -tocophérol est le composant principal et représente environ 90,5% des tocophérols totaux, suivi du  $\delta$ -tocophérol (7,3%) et du  $\alpha$ -tocophérol (2,2%) (Gharby et al., 2017). Diverses études ont rapporté que  $\gamma$ -tocophérol est le plus abondant dans les graines de sésame (468,5–517,9  $\mu\text{g/g}$  de lipides), tandis que les  $\alpha$ - et  $\delta$ -tocophérols sont présents en faibles quantités (Yoshida et al., 2007). Williamson et al. (2008) ont rapporté que les graines de sésame américain contiennent 0,034-0,175  $\mu\text{g/g}$ , 0,44-3,05  $\mu\text{g/g}$  et 56,9-99,3  $\mu\text{g/g}$  de  $\alpha$ -,  $\delta$ - et  $\gamma$ -tocophérols, respectivement. Le  $\gamma$ -tocophérol présente une capacité antioxydante supérieure à celle de l' $\alpha$ -tocophérol (Saloua et al., 2009). Mais l' $\alpha$ -tocophérol a une activité biologique plus élevée que les autres tocophérols, et est donc recommandé pour la consommation humaine et animale (Gharby et al., 2017).

## II.9. Saveurs

La qualité aromatique de l'huile de sésame est cruciale pour déterminer l'acceptabilité des consommateurs. Des attributs sensoriels telles l'odeur douce, la grillée, la noisette, la persistante, l'astringente, la compliquée, la dégradée, l'arrière-goût et une saveur très intense sont des moteurs de goût de sésame (Moazzami & Kamal-Eldin, 2009; Yin et al., 2021). Les principaux composants de la saveur étant les alkyl pyrazines, les composés contenant du soufre et d'autres composants mineurs, notamment les hydrocarbures, les alcools, les aldéhydes, les cétones, les acides, les furannes, les phénols, les lactones, les pyrroles, les indoles, les pyridines et les oxazoles (El-Sawy et al., 1988; Ryu et al., 1999; Moazzami & Kamal-Eldin, 2009; Yin et al., 2021). Yin et al. (2021) ont rapporté que les arômes de l'huile du sésame sont considérablement influencés par le matériel génétique, l'environnement, la torréfaction et la méthode d'extraction.

## II.10. Facteurs antinutritionnels

Les phytonutriments ou antinutriments sont des métabolites secondaires qui ont, selon la concentration dans l'apport alimentaire, des effets bénéfiques ou néfastes sur la santé (Adeyemi et al., 2011). À une concentration plus faible dans les aliments, ils confèrent des avantages pour la santé et sont alors qualifiés "phytonutriments" (Shahidi et al., 2006). Cependant, à des concentrations plus élevées, ils pourraient réduire la digestibilité et la biodisponibilité des nutriments et sont donc appelés "antinutriments" (Soetan & Oyewole, 2009). Les phytates, la lectine, les inhibiteurs d'enzymes, les saponines et les oxalates sont les

composants anti-nutritionnels présents en quantité abondante dans les graines de sésame et ont un impact sur le tractus gastro-intestinal, affectant ainsi le métabolisme humain (Nikmaram et al., 2017). Le tégument de la graine de sésame contient des oxalates (3-5%) et des phytates (2,25-3,5%) qui forment des complexes insolubles avec des minéraux (calcium, magnésium, zinc et fer) et finissent par interférer avec leur utilisation (Adegunwa et al., 2012). Les phytates réduisent la biodisponibilité des minéraux, altèrent la digestibilité des protéines par la formation de complexes phytiques-protéines et diminuent l'absorption des nutriments en raison des dommages à la région caecum pylorique de l'intestin (Francis et al., 2001). Cependant, les phytates alimentaires aident à réduire le taux de cholestérol, à réduire la peroxydation des lipides et sont donc considérés comme des antioxydants naturels qui préviennent le cancer (Steer & Gibson, 2002 ; Serna-Saldivar et al., 2015). Makinde & Akinoso (2013) ont rapporté 30 mg/100 g de phytates dans le cultivar blanc décortiqué et 25,07 mg/100 g dans le cultivar noir du sésame. Les sels d'acide oxalique de calcium et de magnésium sont des cristaux insolubles non absorbés par le corps humain (Pazla & Jamarun, 2017). La graine de sésame contient 2,2% d'acide oxalique, mais les méthodes de traitement tels que le perlage, le trempage, la cuisson à la vapeur, l'expulsion de l'huile et le séchage aident à réduire la teneur en oxalate des graines (Manikantan et al., 2015). Les tanins également, sont des dérivés phénoliques qui forment des complexes avec les protéines et réduisent la biodisponibilité des acides aminés dans le corps humain (Lampart-Szczapa et al., 2003). La graine de sésame contient environ 5,62 mg/100 g de tanins, alors que le traitement thermique humide entraîne une diminution marquée de cette teneur (Adeyemi et al., 2011).

### **II.11. Éléments allergiques**

Le sésame est signalé dans plusieurs pays comme l'un des aliments les plus courants provoquant l'anaphylaxie chez les enfants (Adata et al., 2017). Les symptômes de l'allergie aux graines de sésame comprennent les symptômes cutanés, gastro-intestinaux et respiratoires, y compris le choc anaphylactique (Cohen et al., 2007). Les protéines et les peptides résiduels en suspension dans l'huile de sésame peuvent être allergiques pour l'homme (Fremont et al., 2002). Parmi celles-ci, sept protéines *Ses i*, dont *Ses i1* et *Ses i2* (de la famille des albumines 2S) et *Ses i3*, *Ses i6* et *Ses i7* (de la famille des cupines), sont principalement les responsables de réactions d'hypersensibilité graves au sésame (WHO/IUIS, 2022). Les deux protéines de stockage abondantes, la globuline *11S* et l'albumine *2S*, constituent, respectivement, 0-70 et 15-25% des protéines de sésame totales (Hsiao et al., 2006).



### **III. Traits liés à la tolérance à la sécheresse**

Un large éventail de facteurs environnementaux affecte négativement la croissance, le développement et la productivité des cultures. Parmi ces facteurs, on trouve principalement la sécheresse qui s'accroît avec les changements climatiques. Contrairement aux autres cultures oléagineuses, le sésame semble être plus tolérant à la sécheresse (Islam et al., 2016). Cependant, dans les zones arides et semi-arides, la sécheresse se produit souvent en conjonction avec la chaleur ou des températures élevées, ce qui nuit considérablement à la productivité du sésame (Hassanzadeh et al., 2009). Des effets néfastes sur le rendement et la qualité des graines ont été observés lorsque le stress hydrique se produit, notamment, aux stades de germination et de floraison (Komivi et al., 2016 ; Dossa et al., 2017). Dans le contexte des changements climatiques actuels, l'amélioration de la résilience face à la sécheresse des plantes de sésame devient une nécessité. La résistance à la sécheresse comprend l'évitement et la tolérance. La tolérance est elle-même divisée en évitement de la déshydratation et la tolérance à la déshydratation (Li et al., 2018). La réponse au stress dû à la sécheresse est un trait complexe régulé par plusieurs facteurs, notamment l'environnement, le génotype, le stade de développement, la gravité et la durée du stress (Tiwari et al., 2017). La résistance des cultures à la sécheresse est obtenue grâce à une multitude de mécanismes qui fonctionnent souvent ensemble, ce qui indique que différents traits liés à la sécheresse doivent être étudiés pour un criblage efficace du matériel génétique (Li et al., 2018). Les indices de dépistage de la résistance à la sécheresse dans les cultures consistent principalement en indices morphologiques (Chu et al., 2014), indices de croissance et de développement des plantes (Wijewardana et al., 2016), indices de rendement (Sinebo, 2005), indices physiologiques et biochimiques et en indices moléculaires (Janeczko et al., 2016). Cependant, jusqu'à l'heure, les études sur la résistance du sésame à la sécheresse sont insuffisantes (Li et al., 2018).

#### **III.1. Traits agromorphologiques**

Afin de rehausser le niveau d'adaptation du sésame aux fluctuations environnementales difficiles, le nombre et la forme des feuilles, la biosynthèse de la biomasse, et même le rythme de développement devraient être améliorés (Mensah et al., 2006; Rahman et al., 2007; Bor et al., 2009; Ozkan & Kulak, 2013). Les racines des plantes ont été largement proposées comme une voie de recherche majeure pour améliorer la tolérance des cultures aux contraintes hydriques (Vadez, 2014). Dans le sésame, un système racinaire très développé est positivement corrélé à la tolérance élevée à la sécheresse et à

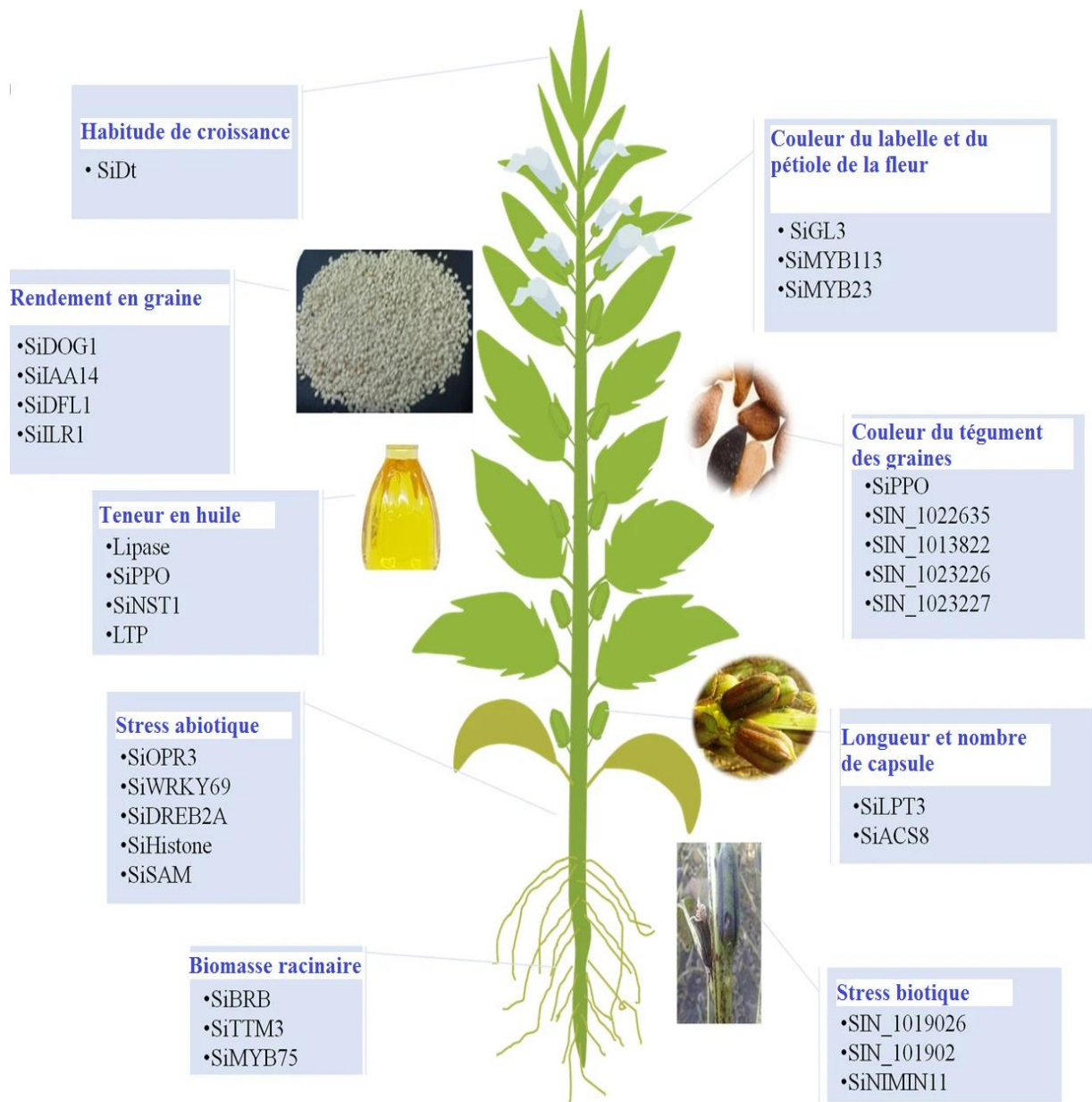
l'infertilité du sol (Su et al., 2019). Dossa et al. (2017) ont démontré que le maintien de la morphologie et de l'anatomie des racines dans le sésame est un trait essentiel pour tolérer la sécheresse grâce à une forte activité de la machinerie antioxydante. De plus, Shi et al. (2016) ont proposé d'utiliser la structure du trichome glandulaire des poils foliaires et leurs sécrétions pour évaluer le niveau de tolérance à la sécheresse chez les variétés de sésame. Kim et al. (2009) ont, à leur tour, rapporté que la quantité de cire sur les feuilles de sésame reflète leur réponse à la sécheresse. Le nombre de branches, la surface foliaire, le poids sec des feuilles, et la température de la canopée peuvent être utilisés comme marqueurs de tolérance à la sécheresse (Pandey et al., 2015). D'autre part, il a été rapporté que les trois indices liés au rendement, à savoir la productivité moyenne, la productivité moyenne géométrique et l'indice de tolérance au stress, présentent des corrélations positives et significatives avec une productivité élevée sous les conditions de stress (Poor-Esmaeil et al., 2014).

### **III.2. Traits physiologiques et biochimiques**

Les traits morphologiques peuvent être difficiles à étudier et à utiliser pour un criblage rapide dans un large panel de génotypes de sésame (Dossa, et al., 2017). Par conséquent, les traits non-destructifs, physiologiques et biochimiques, pourraient également être examinés en relation avec la résistance à la sécheresse du sésame. En outre, des niveaux d'activité d'enzymes antioxydants ainsi que de l'accumulation des molécules osmolaires dans les feuilles sont des marqueurs de résistance des plantes à la sécheresse (Fazeli et al., 2007; Farooq et al., 2009; Hayat et al., 2012; Kadkhodaie et al., 2014). En accumulant des osmolytes, comme la proline et la glycine bêtaïne, les plantes réduisent leur potentiel osmotique et par conséquent maintiennent la turgescence cellulaire (Gill et al., 2003; Das et al., 2016; Li et al., 2018). La capacité à maintenir une teneur élevée en eau dans les tissus foliaires semble être un mécanisme majeur de tolérance à la sécheresse des plantes (Rai et al., 2012). Il a été rapporté également que les génotypes tolérants à la sécheresse maintiennent des teneurs en activités enzymatiques élevées dans les feuilles et les racines (Fazeli et al., 2007). Des études antérieures de Richardson et al. (2017) ont montré que les plantes régulent les échanges hydriques en modifiant l'ouverture, la taille et la densité stomatique. Les plantes peuvent tolérer la sécheresse par l'augmentation de la densité stomatique et de la réduction de la taille des stomates, ce qui permet l'ouverture de ces dernières dans un délai plus court, et par conséquent une absorption rapide et adéquate de CO<sub>2</sub>, empêchant ainsi une perte d'eau excessive et le maintien efficace de la photosynthèse (Batista et al., 2010; Hameed et al., 2010; McElwain et al., 2016).

#### IV. Marqueurs moléculaires

L'utilisation de marqueurs moléculaires permet de caractériser en détail et d'identifier la diversité génétique de sésame (Basak et al., 2019). Dès la fin du dernier siècle, les marqueurs moléculaires, tels les marqueurs polymorphes RAPD, de la région amplifiée caractérisée séquences inter-simples (ISSR), de polymorphisme de longueur des fragments amplifiés (AFLP) et les polymorphismes amplifiés liés à la séquence (SRAP), ont été appliqués à l'analyse de la diversité génétique du sésame (Liu et al., 2014). Peu après, des marqueurs tels que les répétitions de séquences simples (SSR) et les étiquettes de séquence exprimées-SSR (EST-SSR) ont été développés et appliqués à l'analyse génétique du sésame pour leur abondance, leur polymorphisme et leur reproductibilité élevés dans le génome du sésame (Dossa et al., 2017; El Harfi et al., 2021). Récemment, le séquençage du génome de sésame a favorisé de façon spectaculaire le développement de SNPs (single nucleotide polymorphism) et l'insertion/suppression (InDel) comme marqueurs dans l'espèce (Dossa et al., 2016; Kizil et al., 2020). Les SNPs présentent un certain nombre d'avantages, car ils sont extrêmement abondants dans le génome, impartiaux et ont une large distribution génomique (Basak et al., 2019). Par conséquent, la construction des cartes génétiques ultra-denses a été réalisée chez le sésame (Zhang et al., 2018). Toutefois, l'étude d'associations à l'échelle du génome (GWAS) ou de cartographie de déséquilibre de liaison (LD) est devenue une approche alternative à la cartographie conventionnelle des locus de traits quantitatifs (QTL) pour identifier les locus génétiques (Wei et al., 2015). GWAS en général est applicable pour étudier l'association entre les SNPs et les traits phénotypiques cibles. GWAS est évalué sur la base de LD par génotypage et phénotypage de divers individus dans un panel de populations naturelles. Berhe et al. (2021) ont développé une nouvelle base de données nommée *Sesamum indicum* Genetic Discovery Database (SiGeDiD). SiGeDiD (<http://sigedid.ucad.sn/>) est un catalogue en ligne, flexible, de toutes les découvertes génétiques et génomiques, y compris les gènes candidats, les QTL, les marqueurs moléculaires fonctionnels et les gènes fonctionnels du sésame (Figure 2).



**Figure 2:** Applications GWAS au sésame. Un diagramme schématique montrant les gènes candidats potentiels découverts jusqu'à présent liés à des traits d'intérêt agronomiques du sésame (Berhe et al., 2021).

## **Chapitre III : Amélioration génétique de la culture du sésame**

De nos jours, pour faire face aux changements climatiques et répondre à la demande mondiale accrue en aliments, les sélectionneurs améliorent continuellement les variétés végétales existantes. La pièce motrice de ce travail continu est sans doute la variabilité génétique du germoplasme de l'espèce concernée qui, en cas de limitation, devrait être élargie par appel à différentes techniques utilisées en amélioration génétique des plantes.

### **I. Techniques de développement d'un nouvel matériel génétique**

Pour toute sélection variétale, la préexistence d'une diversité génétique suffisante est une nécessité. Dans le cas d'une variabilité étroite, le pool génétique d'une culture pourrait s'élargir à travers l'hybridation interspécifique avec d'autres espèces apparentées. Le succès d'une telle hybridation peut être freiné par des barrières naturelles. Des technologies plus avancées telles que le sauvetage d'embryons, la fusion des protoplastes et l'hybridation somatique peuvent dépasser ces obstacles ou barrières. Une autre technique de sélection moderne est le recours à l'induction des mutations. Ce processus produit un nombre élevé de changements à l'échelle du génome en utilisant des mutagènes chimiques et physiques. La sélection ultérieure de mutants favorables et leur introduction dans les programmes de sélection aboutissent à de nombreuses variétés. Récemment, la modification génétique est utilisée comme un outil à fort potentiel d'amélioration des cultures. En principe, la modification génétique permet l'introduction de toute nouvelle information génétique dans le génome d'un organisme.

Ci-après, nous présentons les principales voies permettant d'élargir la variabilité génétique des plantes.

#### **I.1. Hybridation intra et interspécifique**

L'hybridation est la technique la plus utilisée dans la sélection végétale conventionnelle. Il consiste à combiner en une seule plante le maximum de caractères souhaitables par des pollinisations croisées. Pour améliorer la résistance biotique et abiotique du sésame cultivé, les scientifiques accordent une grande attention à l'hybridation interspécifique depuis les années 1950 (Joshi et al., 1961). Cependant, l'isolement reproductif et l'incompatibilité entre les variétés cultivées et les ressources sauvages ont limité l'application d'hybridation interspécifique dans la sélection du sésame (Subramanyam et al., 2012; Zhang et al., 2013). Bisht et al. (2004) ont sélectionné des plantes de sésame à haut

rendement par l'hybridation entre l'espèce sauvage *S. mlayanum* et l'espèce cultivée *S. indicum*. De même une variété de sésame à haut rendement a été développée en croisant une variété coréenne avec le mutant déterminé israélien dr-45 (Islam et al., 2016). D'autres cultivars de sésame résistants à la phyllodie ont été développés par croisements intra et interspécifique entre différentes espèces cultivées et sauvages de sésame (Singh et al., 2007). La production de lignées mâles stérile offre la possibilité de faciliter le processus de pollinisation croisée pour la production de semences hybrides. En effet, des lignées mâles cytoplasmiques stériles (CMS) de sésame ont été développées par une hybridation entre *S. indicum* et son parent sauvage *S. malabaricum* (Bhuyan et al., 1997). Plus tard, en utilisant le système CMS, Bhuyan & Sarma (2003) et Khan et al. (2009) ont développé des hybrides avec une hétérosis élevée pour le rendement en graines, la teneur en huile et le nombre de capsules par plante. D'autres études ont rapporté que l'hybridation entre *Sesamum indicum* sensible et l'espèce sauvage *S. mlayanum* résistant à *Antigestra catalaunalis* a produit des plantes avec des corolles violettes (intermédiaire entre les parents) et résistantes à *Antigestra catalaunalis*; tandis que, les croisements avec *S. laciniatum* comme parent ont échoué (Biswas et al., 2001).

## I.2. Culture des tissus et techniques de transformation des gènes

La culture des tissus végétaux et la transformation des gènes sont de puissantes biotechnologies utilisées dans l'amélioration génétique des plantes. Au cours des quarante dernières années, de nombreuses recherches ont mené, par optimisation, à établir des techniques efficaces de la culture tissulaire et de la régénération de plantules de sésame (Miao et al., 2021). Les premières études impliquaient des techniques d'induction de pousses adventives (Saravanan & Nadarajan, 2005 ; Chattopadhyaya et al., 2010). Plus tard, afin d'augmenter l'efficacité de la formation de pousses multiples et la régénération des plantules, de nombreux facteurs notamment le génotype, le type d'explant, la méthode de prétraitement de l'explant, le milieu et l'état de culture, les hormones végétales et les combinaisons de concentration, ont été étudiés (Miao et al., 2021). Dans le même temps, la transformation médiée par *Agrobacterium* et le bombardement de particules sont des méthodes également appliquées au sésame afin de mettre en place la technique de transformation génique (Chowdhury et al., 2014).

### I.2.1. Culture *in vitro* et régénération des tissus de sésame

La régénération des plantes par la culture *in vitro* est une source d'élargissement de la variabilité génétique utilisée dans les programmes de sélection des plantes (El-Hamid Sayid

El-Bramawy et al., 2008). La culture et la régénération *in vitro* peuvent accélérer le processus de sélection en produisant un certain nombre de régénérant stables via des callosités ou une embryogenèse somatique en un temps réduit. Les plantes peuvent également être sélectionnées à un stade précoce en exposant des cellules de cals à des agents de sélection d'où sont éliminées les plantes indésirables de la grande population (Tripathy et al., 2019). Les techniques de culture tissulaire et de régénération végétale ont débuté dans le sésame dès les années 1980 (George et al., 1987). Actuellement, ces techniques sont principalement appliquées selon deux voies différentes (Miao et al., 2012). Une voie directe (organogenèse) consistant à produire des pousses adventives et à propager des plantes de valeur par induction d'explantation. L'autre indirecte (embryogenèse somatique), consiste à développer des pousses adventives ou des embryons via l'induction de tissus calleux, à différencier ces derniers puis à développer des plantes régénérées. Les techniques de culture tissulaire dans le sésame sont principalement appliquées pour sauver les embryons facilement avortés et les précieux matériaux germoplasmiques, surmonter l'incompatibilité dans l'hybridation interspécifique et faciliter la modification génétique (Miao et al., 2012). Pour le sésame, l'induction directe de multiplication des pousses est possible à partir de divers explants, les cotylédons, l'hypocotyle et les pointes de pousses (Saravanan & Nadarajan, 2005; Chattopadhyaya et al., 2010; Wei et al., 2011). La production des hybrides interspécifiques a été signalée chez le sésame par l'induction de cals dérivés des anthères (Ranaweera & Pathirana, 2017). Néanmoins, les principaux résultats de recherche suggèrent que le génotype est le facteur clé qui limite l'application des méthodes d'induction de cals et de régénération de plantules pour le sésame (Jeya Mary & Jayabalan, 1997).

### **I.2.2. Modification et transformation génétiques**

Assez souvent, la sélection conventionnelle est limitée par l'incompatibilité sexuelle entre les plantes. Cet obstacle est surmontable par des techniques de génie génétique qui permettent l'introduction des gènes spécifiques de tout organisme (plantes, bactéries, champignons, animaux et virus) dans le génome de n'importe quelle plante. Diverses techniques sont utilisées pour obtenir des plantes transgéniques, à savoir le transfert d'ADN via *Agrobacterium* ou son transfert direct via le bombardement, l'électroporation et la perméabilisation du polyéthylène glycol (Najeeb et al., 2012). La transformation d'ADN par *Agrobacterium* est la technique la plus couramment utilisée dans les plantes (Wang et al., 2009). Cette technique convient aux plantes sensibles à *Agrobacterium*. Le sésame en effet, a été signalé comme sensible à l'infection par *Agrobacterium tumefaciens* (Taşkın et al., 1999).

Yadav et al. (2010) ont optimisé un protocole de transformation médiée par *A. tumefaciens* pour générer des plants de sésame transgéniques fertiles. Chen et al. (1996) ont transformé, pour la première fois, le sésame en utilisant le bombardement de particules à l'aide de l'induction de pousses multiples. Bhattacharyya et al. (2015) sont également arrivés à transformer génétiquement un cultivar de sésame (*Sesamum indicum* L. cv Rama) par bombardement de particules à l'aide de tissus méristématiques apicaux de 5 jours. Jusqu'à présent, deux exemples réussis d'application de la transformation à l'amélioration génétique du sésame ont été rapportés. Le premier cas est la transformation du gène de la calmoduline de la carotte (*cam - 4*) à l'espèce sauvage de sésame, *S. schinzianum* ( $2n = 64$ ), par l'infection à *A. tumefaciens* sur les tiges de jeunes plantes de sésame (Mitsuma et al., 2004). Pour le deuxième cas, le gène *OLP* de sésame sauvage codant pour la protéine de type *osmotine* (*SindOLP*) a été transformé et intégré dans le sésame cultivé, en utilisant l'approche de transformation par *Agrobacterium* (Chowdhury et al., 2017).

### I.3. Mutagenèse

La mutagenèse est le processus par lequel des changements héréditaires sont induits par des agents chimiques, physiques ou biologiques dans l'ADN génomique et/ou cytoplasmique d'un organisme (Roychowdhury & Tah, 2011). C'est un outil efficace largement utilisé pour accroître la variabilité génétique des plantes (Oladosu et al., 2016). En effet, elle est applicable sur tous les types de matériel végétal, dont la graine est la plus couramment utilisée (Oladosu et al., 2016). Le principal avantage de la mutagenèse est la possibilité d'améliorer un ou des caractères d'une variété rapidement sans changer le fond génétique de la plante (Broertjes, 2012).

Pour obtenir des variations génétiques suffisantes dans le sésame, les scientifiques ont commencé des études de mutagenèse en 1980 (Shi, 1991). Comme cas particulier, le projet de recherche coordonné (CRP) organisé par le FAO et IAEA, a poussé l'induction et l'amélioration génétique du sésame depuis 1993. Dans ce cadre, environ 140 mutants de sésame utiles liés à l'architecture végétale, feuille, fleur, capsule, maturation, stérilité mâle, résistance aux maladies, et d'autres caractères agronomiques, ont été développés (Ashri, 1994, 1998; Van Zanten, 2001). Ces dernières années, plus de mutants avec d'excellents phénotypes ont été signalés (Sorour, 1999; Ramadoss et al., 2014; Wang et al., 2017).

La mutagenèse comprend deux grands groupes d'agents : des mutagènes physiques renfermant tous les types de rayonnement tels que les rayons UV, X,  $\gamma$ ,  $\alpha$ ,  $\beta$  et les neutrons



rapides, et des mutagènes chimiques comprenant les agents alkylants, les colorants acridiniques, les analogues basiques, les azides, le gaz moutarde, etc. (Ke et al., 2019).

### **I.3.1. Mutagenèse physique**

Les mutagènes physiques ionisants engendrent des radicaux libres hautement réactifs qui interagissent avec l'ADN en provoquant des délétions chromosomiques et des réarrangements dans les bases azotées. Ces changements modifient la structure et la fonction des protéines et modifient par conséquent les phénotypes (Sharma & Singh, 2013). Le rayonnement gamma est largement expérimenté grâce à son grand potentiel de pénétration dans les tissus biologiques (Oladosu et al., 2016). Par conséquent, il est utilisé pour irradier des plantes entières et des matériaux délicats tels que les grains de pollen (Oladosu et al., 2016). L'avantage principal de l'utilisation de mutagènes physiques par rapport aux mutagènes chimiques est le degré de précision et de reproductibilité suffisante et le pouvoir de pénétration uniforme dans le tissu (Bhoi et al., 2022). Pour obtenir un nombre élevé de mutations dans chaque plante, le test de la DL50 est assez arbitraire (Pratap & Kumar, 2011). Par conséquent, les doses finales recommandées pour le traitement mutagène doivent être plutôt faibles si le but est d'ajouter de nouveaux caractères à un fond génétique déjà de haute qualité (Maluszynski et al., 2009).

Dans le sésame, les courants mutagènes physiques sont les rayons gamma, les rayons X et les neutrons rapides (Ashri, 1998). Des doses de rayons gamma allant de 150 à 800 Gy se sont avérées efficaces pour induire des mutations utiles dans le sésame (Van Zanten, 2001). Les faibles doses ont été recommandées pour induire des mutations souhaitables avec des effets minimaux indésirables. Des doses entre 250 et 350 Gy des rayons gamma, ont induit un grand nombre de mutants impliquant des ramifications, la hauteur des plantes, la phyllotaxie, la morphologie des fleurs, la longueur des entre-nœuds et autres caractères botaniques (RajaRamadoss et al., 2014).

### **I.3.2. Mutagenèse chimique**

La mutagenèse chimique est une méthode simple et fiable dans l'induction des mutations générant des traits agronomiques souhaités dans les plantes (Khan et al., 2009). Les mutagènes chimiques sont principalement des analogues chimiques des bases nucléotidiques sous forme d'agents intercalant ou alkylants. Par rapport à leurs homologues physiques, les mutagènes chimiques ont la possibilité d'inférer des taux de mutations plus élevés avec des effets minimes sur la survie et la fertilité des plantes (Leitão, 2012), et souvent utilisés pour

avoir des mutations ponctuelles (Kharkwal & Shu, 2009). Hormis leur grand nombre, seul, quelques-uns ont été testés sur les plantes (Wani et al., 2014), dont les alkylants sont les plus importants et les plus utilisables dans plus de 80% des cas sous forme d'éthyle méthane sulfonate (EMS), méthyle nitrosourée (MNU) et d'éthyle nitrosourée (ENU) (Pacher & Puchta, 2017). Les agents alkylants sont très réactifs, même avec l'eau, et donnent généralement lieu à des composés qui ne sont plus mutagènes, mais toxiques pour les tissus biologiques (Kodym & Afza, 2003). Le groupe éthyle réagit avec les bases guanine de l'ADN en formant une base anormale, guanine alkylée (Pacher & Puchta, 2017). Pendant la réplication, l'ADN-polymérase place fréquemment la thymine au lieu de la cytosine en face de la guanine alkylée. À la suite des cycles de réplication ultérieurs, la paire de bases G/C d'origine peut devenir par transition une paire A/T. De cette manière, l'EMS a pu induire au hasard des mutations ponctuelles dans de nombreuses espèces pour la génétique avancée et pour le développement de caractères agronomiquement pertinents (Dhaliwal et al., 2015). L'efficacité du traitement mutagène par les agents chimiques est fortement affectée par la concentration du mutagène, la durée du traitement, la température à laquelle le traitement est appliqué, le pré-trempage des graines, le pH de la solution et la génétique de la plante (Oladosu et al., 2016 ; Ke et al., 2019).

Dans le sésame, l'EMS a été appliqué à la fin du XX<sup>ème</sup> siècle (Shi, 1991). Les concentrations 0,5, 1,0, 1,5 et 2,0% sont efficaces dans les graines de sésame (Begum & Dasgupta, 2010). La concentration 0,5% EMS, par contre, a été nettement meilleure pour l'obtention d'un nombre élevé de mutations utiles dans le sésame (Begum & Dasgupta, 2010; Kumar & Yadav, 2010; Wang et al., 2017).

### **I.3.3. Bibliothèque des variétés mutantes de sésame**

Au cours des dernières décennies, la variabilité génétique engendrée par la mutagenèse a joué un rôle majeur dans le développement et la sélection des variétés végétales (Kharkwal & Shu, 2009). Bien que l'objectif principal de la sélection par mutation soit de développer de nouveaux cultivars, les matériels génétiques développés peuvent être utilisés comme parents donneurs dans des programmes de sélection conventionnels (Oladosu et al., 2016). En 1979, un mutant de sésame avec une croissance déterminée (mutant *dt1*) a été développé en utilisant les rayons gamma (5000 Gy) (Ashri, 1998). L'analyse approfondie de ce mutant a prouvé que la mutagenèse a causé une perte d'un grand fragment d'ADN, y compris le gène *SiDt* (Zhang et al., 2016). Murty & Oropeza (1989) ont identifié un mutant de sésame (Ven-52) induit par

l'EMS présentant des feuilles étroites. Murty & Bhatia (1990) Murty & Bhatia ont isolé un mutant de sésame avec une corolle polypétale après irradiation par neutrons rapides. Rajput et al. (1994) ont développé un mutant avec une précocité à la floraison, une hauteur réduite de la plante et des traits de haut rendement en utilisant des rayons gamma. Par une irradiation par rayons gamma, Cagirgan (2001) a développé des mutants avec des caractères importants comme l'indéhiscence de capsule, le port de croissance déterminé, la tolérance au flétrissement, la carence en chlorophylle, la stérilité et autres. En 2022, plus de 3320 variétés végétales de différentes espèces ont été obtenues par une sélection par mutation (IAEA, 2022). Ainsi, une bibliothèque (<https://nucleus.iaea.org/sites/mvd/SitePages/Search.aspx>) de variétés mutantes de sésame contenant plus de 30 lignées a été enregistrée dans la base d'IAEA entre 1980 et 2022 (Annexe 1).

#### **I.4. Édition de gènes**

Malgré leur contribution à l'amélioration des cultures, les mutagènes physiques et chimiques sont moins favorisés en raison de l'effet aléatoire dans l'induction des mutations. De plus, la mutagenèse coûte cher et demande du temps (Bhoi et al., 2022). Par rapport aux techniques de mutagenèse classiques, l'édition des gènes peut être ciblée sur les gènes souhaités (Bhoi et al., 2022). Cependant, les récents progrès de l'édition comme les nucléases effectrices de type activateur de transcription (TALEN) et les nucléases à doigts de zinc (ZFN), ont révolutionné le développement de mutations souhaitées dans le génome pour améliorer les cultures (Chaudhary et al., 2019). Les nucléases ZFN et les TALEN ont des structures très similaires : les deux ont deux protéines de liaison à l'ADN spécifique. Ces enzymes impliquent l'ingénierie des protéines, ce qui est compliqué et long et, ainsi, leur applicabilité aux plantes a été limitée (Bao et al., 2019). Au cours des dernières années, les ZFN et les TALEN étaient préférées par les chercheurs jusqu'à la découverte d'une méthode révolutionnaire d'édition du génome basée sur CRISPR/Cas9 (Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats associated with protein 9) (Belhaj et al., 2015). Cette voie est capable de reprogrammer la spécificité de l'endonucléase CRISPR/Cas via de petits ARN non-codants personnalisables qui fournissent la plateforme pour de nouvelles applications d'édition du génome (Bhoi et al., 2022). Entre autres, le ciblage simultané de plusieurs gènes avec une seule structure moléculaire est l'avantage le plus significatif de la technologie CRISPR/Cas9 par rapport à ZFN ou TALEN (Svitashev et al., 2015). L'importance d'utiliser ZFN et TALEN réside dans le fait que n'importe laquelle des séquences génomiques peut être ciblée, alors qu'elles sont limitées en ce sens qu'elles clivent

un seul site à la fois. De plus, la conception et la construction sont laborieuses, coûteuses et chronophages (Mushtaq et al., 2018).

## II. Approches de la sélection variétale

Globalement, les critères de sélection du sésame sont similaires à ceux recherchés chez d'autres cultures (Ashri, 1998). Pour cette culture, la sélection cible, les performances agronomiques et la qualité nutritionnelle (Chellamuthu et al., 2020), et est principalement orientée vers l'amélioration du rendement en graines, la tolérance/résistance au stress biotique et abiotique et l'augmentation de la teneur et de la qualité d'huile (Pathak et al., 2014).

Les objectifs spécifiques d'amélioration génétique du sésame concernent notamment (Chellamuthu et al., 2020):

- i. Type de plante idéale : croissance déterminée, nombre plus élevé d'aisselles foliaires pour plus de capsules, rendement élevé et stabilité des performances ;
- ii. Haute teneur en huile, composition améliorée en acides gras et autres caractéristiques de qualité ;
- iii. Facteurs antinutritionnels faibles ou nuls (acides oxalique et phytique) pour la valeur ajoutée ;
- iv. Développement de lignées CMS (stérilité male cytoplasmique) pour faciliter la production de semences hybrides ;
- v. Résistance au stress biotique : insectes ravageurs (chenille mangeuse de feuilles, mouche biliarie) et maladies telles que la phyllodie (virus, mycoplasme), la tache bactérienne des feuilles (*Pseudomonas sesami*), l'oïdium, le flétrissement et le flambage des feuilles ;
- vi. Semi-indéhiscence des capsules ;
- vii. Tolérance aux stress abiotiques : sécheresse, engorgement et salinité, en particulier dans le scénario du changement climatique mondial.

### II.1. Stratégies conventionnelles

Les approches de sélection conventionnelles impliquent principalement l'existence de parents sauvages, de cultivars élités et de populations locales pour permettre l'assortiment de lignées supérieures améliorées.

La sélection proprement dite est le processus d'identification et de choix des plantes possédant les caractères souhaitables et/ou de développement d'une plante de type idéal en y combinant ces caractères (Najeeb et al., 2012). Les méthodes de sélection pour l'amélioration

génétique utilisées chez le sésame sont pareilles à celles utilisées chez les plantes autogames, incluant ainsi la sélection conventionnelle, le développement des hybrides et la sélection génomique. L'application de la biotechnologie et des méthodes de sélection moléculaire peuvent améliorer le processus de sélection pour le développement de variétés de sésame. En effet, l'évaluation et la sélection consécutive de lignées améliorées, dépendent en grande partie de la connaissance de la diversité génétique des plantes et de l'héritabilité (Manikantan et al., 2015).

### **II.1.1. Lignées pures et sélection massale**

La sélection en masse est l'approche de sélection la plus ancienne et la plus fondamentale par laquelle les plantes souhaitées sont sélectionnées sur la base des caractères morphologiques, parmi des populations génétiquement variables.

La sélection basée sur des caractères contrôlés additivement a contribué à améliorer le rendement du sésame (Mubashir et al., 2007). Ainsi, divers caractères agro-morphologies sont impliqués, dont notamment le nombre de capsules, la ramification et l'indice de récolte, qui sont bien corrélés positivement avec le rendement en graines (Sarwar & Hussain, 2010). De plus, une héritabilité génétique élevée des paramètres liés au rendement joue en faveur de ce type de sélection (Sarwar & Haq, 2006). Sur la base de ces marqueurs phénotypiques, diverses variétés de sésame à haut rendement ont été sélectionnées (Sarwar et al., 2005). Ainsi, Baydar (2005) a utilisé les capsules bicarpelles, les monocapsules, les tricapsules, et la ramification dans la méthode pedigree pour obtenir des variétés de sésame à haut rendement. De même, grâce à une héritabilité élevée et à un effet additif de l'action des gènes, El-Bramawy (2010) ont sélectionné des plantes de sésame résistantes au *Fusarium*. Dans une autre étude, Kumar et al. (2011) sont parvenus à sélectionner des plantes de sésame présentant un niveau élevé de résistance à la brûlure fusarienne.

### **II.1.2. Sélection des hybrides**

L'hybridation est la technique la plus utilisée dans la sélection végétale conventionnelle. Elle permet de combiner en une seule plante les caractères désirables de différentes lignées par pollinisation croisée. Les estimations de l'héritabilité et la capacité de combinaison des caractères aident à prédire l'amélioration génétique par hybridation. Les caractères contrôlés par effet additif des gènes peuvent être efficacement transférés via ce processus (Singh et al., 2007). Dans le cas du sésame, l'héritabilité élevée des paramètres liés au rendement en graines, montre que ces caractères sont sous l'action additive des gènes

(Sarwar & Haq, 2006). Bisht et al. (2004) ont sélectionné des plantes de sésame à haut rendement par hybridation entre diverses lignées parentales. D'autres cultivars résistants à la phyllodie ont été développés par croisements intra et interspécifiques entre différentes espèces cultivées et sauvages de sésame (Singh et al., 2007). De même, Islam et al. (2016) ont développé une variété mutante à haut rendement en croisant une variété coréenne avec le mutant déterminé israélien dr-45. D'autre part, la production de lignées mâles stériles facilite davantage le processus de pollinisation croisée pour la production de semences hybrides. Des lignées mâles cytoplasmiques stériles (MCS) de sésame ont été développées par une hybridation entre *S. indicum* et son parent sauvage *S. malabaricum* (Bhuyan et al., 1997). Plus tard, par ce système CMS, Bhuyan & Sarma (2003) ont développé des hybrides avec une hétérosis élevée pour le rendement en graines, la teneur en huile et le nombre de capsules par plante. L'exploitation de cet hétérosis est une technique courante pour développer des variétés de sésame à haut rendement (Yadav et al., 2005 ; Najeeb et al., 2012). Khan et al. (2009) ont montré un effet hétérosis allant jusqu'à 255,12% dans les composantes du rendement du sésame.

### II.1.3. Sélection par induction de mutations

La sélection par mutation implique l'induction d'une nouvelle variabilité génétique par le biais de mutagènes spontanés ou artificiels (chimiques ou physiques), réduisant ainsi la dépendance aux espèces sauvages. Toutefois, le nombre important de mutants générés avec des caractères indésirables, limite sa large application dans les programmes de sélection (Najeeb et al., 2012).

Les applications de doses appropriées de mutagènes physiques ou de concentrations adéquates de mutagènes chimiques sont importantes pour obtenir des mutations qui pourraient bénéficier aux programmes de sélection du sésame. Des chercheurs de la FAO/IAEA ont développé plusieurs mutants de sésame ayant des caractères agronomiques utiles en utilisant à la fois des mutagènes physiques et chimiques (Van Zanten, 2001). Dans ce contexte, Wongyai et al. (2001) ont sélectionné des mutants de sésame à haut rendement et de qualité supérieure. D'autres études ont montré une architecture végétale améliorée (Çağırğan, 2006), une meilleure rétention des graines, une plus grande taille des graines dans le sésame (Hoballah, 2001). Sengupta & Datta (2004) ont identifié un mutant à feuilles étroites et avec un nombre de capsules par plante plus élevé sur l'axe principal par des traitements à l'acide nitreux et au peroxyde d'hydrogène. Des mutants de sésame avec une maturité précoce et à haut rendement

ont été développés en utilisant  $\text{NaN}_3$  et des colchicines (Mensah et al., 2007). Les mutants induits par sodium azide ont une teneur en huile améliorée avec une teneur considérablement élevée en acide oléique et faible en acide linoléique (Arslan et al., 2007). Ashri (1981) et Çağırğan (2006) ont quant à eux, réussi à développer des mutants de sésame avec une croissance déterminée.

## II.2. Sélection assistée par marquage moléculaire (SAM)

L'identification de marqueurs génétiques (QTL) impliqués dans des traits favorables donnés offre autant d'outils biotechnologiques permettant aux sélectionneurs de cibler et d'accélérer les processus de l'amélioration génétique des plantes. Cette voie assistée par marqueurs ajoute une évaluation génétique à l'évaluation phénotypique, à la base du processus de la sélection classique. Elle s'appuie sur la variabilité génétique de l'espèce ciblée et les travaux de détection de QTL, en orientant de façon raisonnée le choix des génotypes qui combinent le maximum de caractères favorables. Lorsqu'un QTL est détecté, l'allèle favorable pour le caractère étudié peut être transféré dans le génome d'une plante élite grâce à une succession de croisements. À chaque étape, les individus ayant hérité l'allèle favorable sont identifiés et sélectionnés grâce aux marqueurs moléculaires qui lui sont associés. La détection de la variabilité génétique par des marqueurs moléculaires est avantageuse par rapport aux marqueurs morphologiques. Les variations au niveau de l'ADN, non affectées par l'environnement, sont en effet repérées et ainsi le nombre de croisements à réaliser est réduit (Zainudin & Fitriani, 2014). La sélection assistée par des marqueurs moléculaires est une option appropriée pour détecter la présence d'une variation allélique dans les gènes sous-jacents aux traits agronomiques importants sans attendre les générations suivantes. Un phénotypage précis couplé à des informations de séquençage de nouvelle génération à haut débit sous la forme d'une base de données est désormais disponible pour le sésame (<http://ncgr.ac.cn/SesameFG/>). De même, en utilisant la sélection assistée par marqueurs, Uzun & Çağırğan (2009) ont identifié deux marqueurs ISSR liés au gène *dt* régulant le port déterminée chez le sésame. Des marqueurs moléculaires SSR étroitement liés au principal gène / locus candidat pour la résistance à la pourriture de la tige du sésame sont maintenant disponibles (<https://patents.google.com/patent/CN107058518A/en>) et peuvent être utilisés dans la sélection. Quant à la sélection pour la résistance du sésame à l'engorgement, Liu et al. (2014) ont détecté un marqueur SSR efficace étroitement lié à ce caractère. Une analyse SNP dans le génome a révélé 30 marqueurs associés à trois compositions importantes d'acides gras (oléique, linoléique, linoléique) pouvant être utilisées pour enrichir la composition en acides

gras insaturés du sésame (Mondal et al., 2016). Wang et al. (2017) ont identifié 14 QTLs pour la résistance à la pourriture du charbon de bois à l'aide de marqueurs SSR.

L'objectif principal de la sélection du sésame demeure toujours le développement de nouvelles variétés avec une qualité meilleure, un potentiel de rendement élevé et une résistance améliorée aux insectes, ravageurs, engorgement, sécheresse et basses températures (Ashri & Singh, 2006). Quelques gènes fonctionnels, principalement impliqués dans la formation et la régulation des acides gras, les métabolites secondaires et la réponse au stress salin, ont été clonés (Chen et al., 1996; Jin et al., 2001; Chyan et al., 2005; Lee & Thierfelder, 2017). Le clonage d'un gène *SiDt* pour contrôler la détermination du développement du méristème d'inflorescence a indiqué le potentiel élevé des informations sur le génome du sésame. En 2013, le travail sur le génome du sésame Group (SGWG) a abouti à la publication du premier projet de montage du génome de *S. indicum* variété Yuzhi 11 (Zhang et al., 2012). Par conséquent, il s'avère nécessaire d'introduire et d'appliquer les méthodes de sélection moléculaire pour améliorer l'efficacité de la sélection du sésame. Jusqu'à maintenant, plusieurs traits d'importance agronomique restent à explorer dans l'espèce, et seul un petit nombre de gènes et de marqueurs moléculaires ont été développés et appliqués dans la sélection assistée par marqueurs. On pense que le développement récent des ressources et outils génomiques pour le sésame favoriseront une analyse génétique efficace et le clonage des gènes contrôlant les principaux caractères agronomiques.



## **Chapitre IV : Situation de la filière du sésame au Maroc**

Le sésame est l'une des graines oléagineuses les plus recommandées en vertu de ses propriétés nutritionnelles et médicinales. C'est une culture traditionnelle qui est principalement exploitée dans plus de 80 pays d'Afrique, d'Asie, d'Amérique centrale et d'Amérique latine, y compris dans les régions arides et semi-arides comme le Maroc (FAOSTAT, 2022). Notre pays est classé parmi les derniers producteurs de graines de sésame au monde et 22<sup>ème</sup> en Afrique avec 633 t sur 918 hectares. La zone du Tadla contribue à plus de 90% de la production nationale, le reste étant assuré par Meknès et Safi réunis (ORMVAT, 2021). La quantité utilisée à l'échelle nationale a été couverte dans 90% par des importations moyennant un budget qui pèse pour la trésorerie du pays. Ce manque à gagner est une opportunité à tous les éléments de la chaîne afin d'améliorer la production et la commercialisation du sésame. Toutefois, la culture se heurte à de nombreuses contraintes et défis qui limitent son potentiel de production.

L'objectif de ce chapitre est de dévoiler la situation de la filière du sésame au Maroc au cours des vingt dernières années en décrivant et discutant les défis les plus marquants.

### **I. Défis de la culture au Maroc**

#### **I.1. Changement climatique et sécheresse**

Le sésame est une culture tropicale et subtropicale, mais qui est également cultivé dans des conditions climatiques arides et semi-arides (Arslan et al., 2018). Contrairement aux autres cultures oléagineuses, il semble être plus tolérant à la sécheresse (Islam et al., 2016). Cependant, dans les zones arides et semi-arides, la sécheresse se produit souvent en conjonction avec la chaleur ou des températures élevées, ce qui nuit considérablement à la productivité du sésame (Hassanzadeh et al., 2009). Des effets néfastes sur le rendement et la qualité des graines ont été observés lorsque le stress hydrique sévit en particulier aux stades de germination et de floraison (Hassanzadeh et al., 2009; Boureima et al., 2011; Komivi et al., 2016). Au Maroc, la sécheresse se présente comme un élément structurel du climat, avec une fréquence croissante au cours des dernières décennies, en raison du changement climatique (Abdelmajid et al., 2021). Le sésame est principalement cultivé dans la région du Tadla en dérobé, entre juin et octobre. Par conséquent, la culture est entièrement irriguée pour surmonter la sécheresse et la forte demande d'évaporation qui se produisent pendant le cycle

de vie de la plante. Cependant, la performance du système d'irrigation utilisé au Maroc reste très faible en moyenne en raison des pertes d'eau énormes, du manque d'uniformité de l'irrigation et du coût élevé, ce qui entraîne de faibles rendements en sésame. Paradoxalement, aucune étude n'a été réalisée pour quantifier les besoins en eau du sésame dans les conditions marocaines. Par conséquent, des recherches supplémentaires sur cet axe et le potentiel de tolérance à la sécheresse du sésame marocain sont nécessaires.

## **I.2. Conduites techniques de la culture**

Des pratiques culturelles telles une mauvaise préparation du sol, un semis tardif et un manque de contrôle des ravageurs et des maladies pourraient sérieusement nuire à la production de sésame. Au Maroc, le sésame est une culture mineure principalement limitée au Tadla en dérobé, planté tard après la récolte des céréales en mai ou juin, engendrant ainsi une pénalisation pour le rendement (El Mahdi et al., 2007; Olowe, 2007). À l'inverse, une plantation précoce réduit l'infestation par les foreurs et augmente le rendement en graines du sésame (Gebregergis et al., 2018).

Les faibles rendements en graines peuvent également être dus à un sol moins fertile. Il a été signalé que le rendement de sésame diminue avec l'épuisement des nutriments du sol par une culture excessive (Wacal et al., 2019). Au Maroc, les sols sont de fertilité moyenne à faible (Fertimap, 2022) et à défaut d'un apport à chaque saison de croissance dû à l'incapacité des petits agriculteurs, les éléments nutritifs sont de plus en plus épuisés. En conséquence, les sols s'appauvrissent et les rendements en graines diminuent.

Au stade végétatif, le sésame dans les champs marocains ne profite que de techniques d'entretien minimales. Le désherbage est rare et se fait manuellement ou par pâturage pour la majorité des agriculteurs. Vis-à-vis des ennemis biotiques, la plupart des agriculteurs se limitent aux pesticides, alors que le traitement phytosanitaire n'a lieu généralement qu'après apparition des attaques et infestation de la culture, ce qui rend la lutte contre les maladies plus difficile et inefficace.

La récolte du sésame au Maroc se fait majoritairement en fin septembre ou au mois d'octobre. La récolte et les traitements post-récolte se font manuellement, ce qui demande beaucoup de main d'œuvre et donc un coût de production élevé. La majorité des agriculteurs vendent directement leur production sur les marchés locaux (souks) sans stockage préalable, faute de moyens financiers. Cela affecte négativement le prix de vente dont la valeur n'excède pas 15 à 20 dirhams/Kg (El Harfi, 2016).

### **I.3. Cultivars utilisés**

Les cultivars de sésame à faible rendement pourraient être l'une des raisons de la faible production de cette culture au Maroc. El Harfi et al. (2021) ont rapporté que les populations de sésame marocaines sont caractérisées par des traits sauvages, à savoir un cycle long, une faible rétention des graines et un manque de résistance/tolérance aux stress abiotiques et biotiques. De plus, ces populations sont génétiquement caractérisées par une faible diversité génétique (El Harfi et al., 2018, 2021), et donc très proches. Par conséquent, la productivité du sésame a besoin pour être améliorée d'un élargissement de la variabilité génétique existante qui sera la base de développant de variétés adaptées aux conditions locales, à haut rendement, tolérantes à la sécheresse, résistantes aux ravageurs et aux maladies.

### **I.4. Terres allouées au sésame**

Avec les phénomènes actuels de changement climatique, les terres arables devenir plus limitées en raison de la sécheresse et de la désertification à l'avenir. Au Maroc, le sésame demeure une culture vivrière qui vise, à petite échelle, à satisfaire directement l'alimentation familiale et pour laquelle la majorité des agriculteurs réservent une superficie n'ayant dépassé 3 ha maximum (El Harfi, 2016).

### **I.5. État du marché**

Les graines de sésame forment un aliment largement utilisé en Afrique (Oktay & Sadıkoğlu, 2018) , alors qu'au Maroc la consommation est encore faible et saisonnière, due peut être à la méconnaissance de leurs bienfaits. En effet, les marocains ont consommé environ 14.000 t de graines de sésame en 2022, dont 13.138 t (90%) sont importées de l'Egypte (80%) et de l'Inde (19%), contre un budget de 218.279.839 dirhams (Office des Changes | Maroc, 2022), et donc coûtent cher pour la trésorerie marocaine. Par ailleurs, la commercialisation fait l'objet de plusieurs spéculations, ce qui réduit la marge bénéficiaire des producteurs de sésame dépourvus d'unités de stockage, non structurés en coopératives, outils de valorisation de leur produit.

### **I.6. Recherches entreprises**

À l'échelle mondiale, la culture du sésame est considérée comme orpheline avec moins de soutien de la science, de l'industrie et des politiques (Dossa et al., 2017). À l'échelle nationale, le sésame n'a fait l'objet que de très peu de recherches, et la plupart des études sont limitées à la caractérisation agromorphologique, biochimique et génétique (Terouzi et al.,

2016 ; El Harfi et al., 2016, 2018, 2021; Gharby et al., 2017; Rizki et al., 2012, 2015, 2018). Rizki et al. (2015) ont rapporté que les graines de sésame marocaines se caractérisent par une forme sphérique, plate, ovale ou ovale étroite. La couleur du tégument varie également du jaune au brun. La taille de la graine est très variable et la longueur, la largeur et l'épaisseur varient de 2,3, 1,3 et 0,71 mm à 3,2, 2 et 0,87 mm, respectivement (Rizki et al., 2015 ; El Harfi, 2016). Selon les mêmes auteurs, le sésame marocain se caractérise par un poids de 1000 graines relativement faible, allant de 2,72 g à 3,27 g. D'un point de vue nutritionnel, les graines de sésame marocaines contiennent 45-55% d'huile, 22-28% de protéines, 3,5% de fibres brutes et 4,5% de cendres (Rizki et al., 2015; El Harfi et al., 2016; Gharby et al., 2017). L'huile est de bonne qualité et présente des propriétés physiques et chimiques suggérées par la Commission du Codex Alimentaire (Gharby et al., 2017; Nabloussi et al., 2017). Dans l'ensemble, l'huile de sésame marocaine peut être potentiellement utilisée à la fois pour la nutrition humaine et pour des applications industrielles. En effet, il est riche en acides gras insaturés tels que l'acide linoléique (46,9%) et l'acide oléique (37,4%), tandis que l'acide palmitique est le principal acide gras saturé (9,1%). Le  $\delta$ -tocophérol est le composant principal présentant (90,5 %) des tocophérols totaux, suivi du d-tocophérol (7,3 %) et de l' $\alpha$ -tocophérol (2,2 %) (Gharby et al., 2017). Parmi les différents phytostérols trouvés dans l'huile de graines de sésame marocaine, le  $\beta$ -sitostérol était le plus abondant (60%) suivi du campestérol (17,8%), du D5-avenas-térol (7,5%), du stigmastérol (6,4%), du D7-stigmasterol (0,3 %), cholestérol (0,2 %) et D7-avenasterol (0,1 %) (Gharby et al., 2017). La chlorophylle et les caroténoïdes sont des paramètres de qualité importants car ils sont corrélés à la couleur, qui est un attribut de base pour évaluer la qualité de l'huile. L'huile de sésame marocaine contient également une quantité notable de caroténoïdes (0,59 à 3,34 mg/kg d'huile), de chlorophylles (0,53 à 7,57 mg/kg d'huile) et de contenu phénolique total (61,30 à 72,63 mg de GAE/kg d'huile (El Harfi et al., 2015). Enfin, en raison de leur qualité nutritionnelle remarquable, les graines de sésame marocaines peuvent faire l'objet d'analyses biochimiques plus poussées telles que le profil des acides aminés, les peptides allergiques et le profil des lignanes.

Plus récemment, de nouveaux travaux de recherche sur l'amélioration et la sélection du matériel génétique de sésame performant ont été lancés par le Ministère de l'Agriculture, de la Pêche maritime, du Développement rural, des Eaux et Forêts dans le cadre du Mécanisme Compétitif de Recherche, Développement et Vulgarisation (MCRDV) pour la période 2019-22.

Le principal obstacle à l'amélioration génétique est l'insuffisance de la diversité génétique préexistante dans le matériel végétal à améliorer. Bien que le sésame ait été cultivé au Maroc depuis très longtemps, les populations locales se caractérisent par une diversité génétique limitée rendant plus difficile tout progrès des performances de cette culture (El Harfi et al., 2018, 2021). Pour y remédier, de nouveaux matériels génétiques devraient être introduits à partir de différentes origines géographiques ou développés par des techniques biotechnologiques. Tout récemment, une nouvelle variabilité génétique a été induite par mutagenèse chimique (EMS) dans le germoplasme marocain (Kouighat et al., 2020), espérant ouvrir de nouvelles opportunités pour la recherche scientifique sur le sésame au Maroc.

## **II. Quelques stratégies pour surmonter les défis**

### **II.1. Amélioration de la conduite technique**

La culture du sésame est exposée à de nombreuses contraintes dont les plus importantes sont liées à des techniques culturales inadaptées, à savoir la fertilisation des sols, l'irrigation, la date de semis, la densité de plantation et l'attaque par les ravageurs et les maladies (Sharaby & Butovchenko, 2019). La densité de plantation et la fertilisation doivent être connues à des fins pratiques, car ce sont des variables de gestion majeure dans l'amélioration du rendement des cultures (Smith & Hamel, 2012). La culture du sésame, en rangs bien espacés, entraîne une augmentation du nombre de capsules/plante et du nombre de graines/capsules, du poids des graines et de la teneur en huile (Olowe & Busari, 2003; Roy et al., 2009). Cependant, il a également été signalé que la culture en rangs très étroits augmente le rendement en graines et réduit la densité des mauvaises herbes en raison de la fermeture plus rapide du couvert (Matsuo et al., 2018). Contrairement aux méthodes de diffusion populaires utilisées par les petits exploitants agricoles qui se traduisent généralement par des plantations étroites ou largement espacées, il est tout à fait clair qu'un espacement approprié des plantes pourrait augmenter le rendement en sésame. Malheureusement, cela n'est pas bien respecté, ce qui réduit considérablement le rendement. Par conséquent, l'optimisation de la densité des plantes et de l'espacement des rangs est très importante pour améliorer le rendement et la qualité des graines de sésame dans les environnements marocains.

Relativement à la fertilisation, la forme, la dose, le moment et la méthode d'application des engrais inorganiques doivent pareillement être respectés. D'autre part, il est bien connu que la culture de sésame a très peu de concurrence avec les mauvaises herbes en raison de sa

germination retardée et de son faible taux de croissance précoce. Il existe plusieurs techniques pour minimiser les effets des mauvaises herbes à savoir la dose et la méthode de semis (Islam et al., 2014; Santín-Montanyá et al., 2016), le tillage (Zimdahl, 2018), l'application des engrais (Bajwa et al., 2014), l'utilisation des herbicides (Gianessi, 2009), la lutte biologique (Cheema et al., 2013) et le binage (Islam et al., 2014). Il est essentiel de trouver une combinaison appropriée des stratégies de lutte contre les mauvaises herbes incitant les petits exploitants agricoles à adopter et maintenir des pratiques d'agriculture de conservation (Lee & Thierfelder, 2017). Néanmoins, il est préférable d'utiliser des semences certifiées à haut pouvoir germinatif pour réduire la pression des mauvaises herbes sur la culture (Ijlal et al., 2011).

La culture de sésame est également sensible à plusieurs maladies et ravageurs qui freinent sa productivité et sa qualité. Ses ennemis pourraient être contrôlés grâce à l'adoption de bonnes pratiques agronomiques telles que les cultures intercalaires (Egonyu et al., 2005), la rotation des cultures et la lutte chimique (Egonyu et al., 2005), technique, toutefois, inefficace pour une culture durable. D'autre part, l'utilisation de variétés tolérantes/résistantes serait une stratégie efficace et durable pour lutter contre les maladies et les ravageurs. Aussi, il est fortement recommandé de limiter au maximum l'utilisation des pesticides chimiques et de les remplacer par des pesticides biologiques. En fait, de nombreuses études ont montré que les biopesticides sont efficaces contre la teigne des feuilles, la pyrale de la capsule, la punaise puante, la pyrale du maïs, la cicadelle et la mouche des bourgeons du sésame (Karuppaiah & Nadarajan, 2013).

Par ailleurs, l'optimisation de l'irrigation est une pratique de gestion des cultures très importante qui réduit à la fois les pertes d'énergie et d'eau, et maintient des rendements élevés. Les besoins en eau diffèrent selon les géotypes de sésame et les conditions abiotiques. En effet, le nombre d'irrigations varie de quatre à sept par cycle selon le type de sol et les conditions climatiques (Nadeem et al., 2015). Cela met en évidence l'importance de la gestion de l'irrigation du sésame pour chaque région. Par conséquent, il est essentiel de développer le programme d'irrigation le plus approprié pour les conditions marocaines afin de produire des rendements de sésame optimaux.

## **II.2. Amélioration du matériel génétique existant**

Partout dans le monde, la production agricole est confrontée à la fois à une demande alimentaire croissante et au changement climatique. Pour être plus compétitif, comme les

autres cultures oléagineuses, le sésame a besoin de plus d'investissement en matière de recherches scientifiques (Sebillotte et al., 2004). Le manque de cultivars rapidement adaptables, la déhiscence de la capsule, la maturité irrégulière, les faibles réponses aux engrais, la forte ramification, le faible indice de récolte, la croissance indéterminée et la sensibilité aux maladies sont autant de facteurs qui limitent la production de sésame dans le monde (Tripathy et al., 2019). Les cultivars utilisés au Maroc présentent des caractéristiques sauvages, notamment la déhiscence de la capsule, un cycle végétal long et une sensibilité aux stress biotiques et abiotiques (El Harfi et al., 2021). Par conséquent, l'amélioration génétique de cette culture, grâce à un programme de sélection efficace, est impérative pour relever divers défis socio-économiques et agro-économiques dans le contexte actuel du changement climatique.

### **II.3. Manque à gagner en recherches**

Les recherches limitées sur le sésame ont été essentiellement mises en évidence par le faible rendement dans la plupart des zones de culture, ce qui a entravé son adoption et son expansion dans le monde (Dossa et al., 2017). Pour maximiser le potentiel de production de sésame, les agriculteurs doivent combiner une bonne gestion des cultures avec des variétés de performantes. Cependant, il existe quelques études sur les pratiques culturales du sésame au Maroc, y compris la mécanisation, l'irrigation, la fertilisation, la récolte et la lutte contre les ravageurs et les maladies (INRA, 2010; El Harfi, 2016). Concernant l'amélioration et la sélection variétale, des études axées sur la caractérisation phénotypique, génotypique et biochimique des cultivars existants ont été réalisées (Terouzi et al., 2016 ; El Harfi et al., 2016, 2018, 2021; Gharby et al., 2017; Rizki et al., 2012, 2014, 2015, 2018). La caractérisation phénotypique et génotypique a montré qu'il existe une variabilité génétique très limitée parmi les cultivars de sésame marocains (El Harfi et al., 2018, 2021). Par conséquent, un programme de sélection par mutagenèse a été récemment lancé pour étendre la variabilité génétique existante et obtenir de nouveaux germoplasmes (Kouighat et al., 2020). En conséquence, plusieurs lignées mutantes intéressantes seront isolées, caractérisées et évaluées pour leurs performances agronomiques, leur tolérance au stress hydrique et la qualité de leurs graines. Enfin, davantage de travaux de recherche, principalement liés à la gestion des cultures, seront encore nécessaires pour atteindre le potentiel de production du sésame marocain.

#### **II.4. Extension de la superficie dédiée à la culture**

Comme indiqué précédemment, le périmètre irrigué du Tadla assure plus de 90% de la production nationale, le reste (10%) étant produit à Meknès et Safi. En plus de l'amélioration du rendement en graines, la production peut être renforcée en augmentant la surface de culture. Au Maroc, de nombreuses autres régions sont propices à la culture du sésame, notamment aux périmètres irrigués comme le Souss-Massa, le Haouz, le Doukkala, la Chaouia et la Moulouya. Pour réduire les importations de graines de sésame et satisfaire les besoins croissants de consommation, il est nécessaire de concevoir et de mettre en œuvre un plan d'expansion de la superficie de sésame dans le pays. Cela pourrait être fait dans le cadre d'un contrat-programme à convenir entre le gouvernement et l'interprofession pour la mise à niveau et le développement de la filière sésame.

#### **II.5. Amélioration du marché national du sésame**

Dans la chaîne de valeur du sésame, il existe plusieurs intermédiaires commerciaux, ce qui réduit considérablement la marge bénéficiaire des producteurs de sésame. Pour surmonter cet handicap, les agriculteurs devraient s'organiser en associations ou coopératives qui faciliteraient la vente de la production aux grossistes ou même directement aux consommateurs finaux à des prix attractifs. De plus, ces organisations pourraient signer des accords avec certaines entreprises nationales et étrangères pour obtenir des marchés plus forts et plus rentables. De plus, avec le soutien financier de partenaires privés et gouvernementaux, les coopératives de sésame peuvent s'engager dans la transformation des graines de sésame à l'état brut en d'autres produits plus rentables (huile par exemple). Cela apportera certainement une valeur ajoutée à la production de sésame pour les marchés nationaux et internationaux, améliorer les revenus des agriculteurs et créer plus d'emplois. Il est inutile de rappeler que les coopératives agricoles au Maroc ont joué, au cours des dernières décennies, un rôle essentiel dans la réalisation partielle de certains objectifs de développement social, économique et environnemental.



---

## **Partie 2 : Matériels et méthodes**

---

## Chapitre I : Évaluation de la réaction à la sécheresse

### I. Évaluation de la réponse au stress hydrique de 11 mutants M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> du sésame et des deux parents sauvages au stade de germination-croissance de jeunes plantules

#### I.1. Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé dans cette expérimentation est constitué de 11 lignées mutantes de sésame et leurs parents sauvages, ‘US06’ et ‘ML13’. ‘ML13’ est un cultivar marocain couramment cultivé, principalement dans la région de Tadla. Le génotype ‘US06’ est un cultivar mexicain (accession PI561704), aimablement fourni par USDA-ARS, Griffin, GA, USA. Les mutants ont été développés par notre équipe de recherche en 2019 par mutagenèse chimique (Kouighat et al., 2020). Des graines des cultivars témoins, marocain (ML13) et étranger (US06), ont été traitées avec deux concentrations de 0,5 et 1% de Méthane Sulfonate d'Ethyle (EMS) pendant cinq heures. Les graines traitées représentant la génération M<sub>1</sub>, ont été semées dans des alvéoles, puis repiquées au champ, au domaine expérimental d’Ain Taoujdate. Les génotypes ont été sélectionnés sur la base de certains traits phénologiques, morphologiques et agronomiques (Tableau 3). L’étude a concerné aussi bien les graines de la génération M<sub>2</sub> que M<sub>3</sub> pour but de confirmer les résultats obtenus et évaluer la stabilité des comportements observés.

**Tableau 3** : Principales caractéristiques phénologiques, morphologiques et agronomiques de 13 génotypes de sésame étudiés.

<b>Lignées</b>	<b>Origine</b>	<b>Caractéristiques</b>
'ML13'	Cultivar local au Maroc	Parent, graines beiges
'ML2-10'	Mutants développés à partir du 'ML13'	Mutant, graines brunes, forte ramification
'ML2-37'		Mutant, graines brunes
'ML2-5'		Mutant, graines brunes
'ML2-68'		Mutant, graines grises, hauteur de la plante élevée
'ML2-72'		Mutant, graines brunes
'US06'	Cultivar étranger de l'États-Unis	Parent, graines blanches
'US1-2'	Mutants développés à partir du 'US06'	Mutant, graines blanches, rendement en graines élevé
'US1-3'		Mutant, graines blanches, précocité à la floraison
'US1-DL'		Mutant, graines blanches, forte ramification
'US2-1'		Mutant, graines blanches, rendement en graines élevé
'US2-6'		Mutant, graines noires, maturité précoce
'US2-7'		Mutant, graines blanches

## I.2. Application du stress hydrique

Le stress hydrique a été induit par des solutions de polyéthylène glycol, PEG-6000, qui constitue un agent relativement stable, inerte, non ionique, mais bien soluble dans l'eau. C'est un produit non toxique même à de fortes concentrations. Il maintient un potentiel hydrique stable et uniforme durant toute la période expérimentale et ses molécules constituent un moyen plus efficace pour simuler une contrainte hydrique. Le choix de cet agent osmotique se justifie par ses avantages matérialisés par son inertie, sa neutralité, n'affectant pas le pH et ayant un poids moléculaire élevé. En outre, il ne pénètre pas dans les graines et ne semble pas avoir des interférences, ni des effets secondaires (Berkat & Briske, 1982).

Des solutions de PEG-6000 à des concentrations croissantes, induisant des potentiels hydriques ( $\Psi_H$ ) décroissants, ont été utilisées pour produire les différents niveaux de stress osmotique testés. Les valeurs du potentiel hydrique étudiées sont 0, -0,6 et -1,2 MPa. L'application des trois niveaux de stress hydrique a été effectuée comme décrite par Michel & Kaufmann (1973), avec de l'eau distillée utilisée comme témoin. Ces niveaux de potentiel ont été conçus pour simuler respectivement l'absence de stress hydrique, de stress modéré et de stress sévère.

Les graines utilisées, issues à la fois des générations  $M_2$  et de  $M_3$ , ont été récoltées en 2019 et 2020, respectivement. Pour chaque génotype, 50 graines viables et bien formées, ont été immergées dans de l'hypochlorite de sodium à 5% pendant 5 min puis rincées à l'eau dis-

tillée pour stériliser leurs surfaces. Elles ont été incubées pour la germination sur du papier Whatman dans des boîtes de Pétri en verre (10 cm × 15 mm) à  $24 \pm 1$  °C dans l'incubateur. Toutes les 48 h, 3 ml de solution PEG-6000 ont été ajoutés aux boîtes de Pétri, contre 3 ml d'eau distillée pour le contrôle (0 MPa). Les graines sont considérées comme germées, lorsque la radicule atteint 2 mm de longueur.

D'après Michel & Kaufmann (1973), l'équation reliant les différents paramètres du potentiel hydrique aux différentes concentrations du PEG-6000 est la suivante :

$$\Psi_H = - (1,18 \times 10^{-2}) C - (1,18 \times 10^{-4}) C^2 + (2,67 \times 10^{-4}) CT + (8,39 \times 10^{-7}) C^2T$$

Où,

$\Psi_H$  : Potentiel hydrique (MPa)

T : Température d'incubation (°C)

C : Concentration de PEG-6000 (g/l)

### I.3. Dispositif expérimental

L'expérimentation a été menée en 2020 au laboratoire des oléagineux, relevant de l'UR-APCRPG (Unité de recherche Amélioration des Plantes et Conservation des Ressources Phytogénétiques), Centre Régional de la Recherche Agronomique de Meknès (INRA-Maroc). Elle a été menée selon un plan complètement aléatoire, avec deux facteurs et trois répétitions. Le premier facteur étant le génotype (mutants et parents), avec 13 niveaux, et le second le stress hydrique, induit par des solutions de PEG avec trois niveaux de potentiel hydrique, 0, -0,6 et -1,2 MPa, et appliqués selon à l'équation de Michel & Kaufmann (1973).

### I.4. Collecte des données et paramètres étudiés

Les graines germées ont été comptées à intervalles réguliers toutes les 48 h jusqu'à la fin de l'expérience (huit jours). Le pourcentage de germination (GP), calculé au huitième jour, ainsi que le taux de germination (GR), ont été déterminés comme suit :

$GP = (N_8/50) \times 100$ , et  $GR = \sum [(G_i - G_{i-1})/i]$ , où  $N_8$  est le nombre de graines germées le 8<sup>ème</sup> jour,  $G_i$  est le nombre de graines germées le jour  $i$ , et  $G_{i-1}$  est le nombre de graines germées au jour  $i-1$  (Farooq et al., 2009).

Le temps moyen de germination (MGT) est calculé selon la formule  $MGT = 1/GR$ . La longueur des racines (RL) et la longueur des pousses (SL) (cm), le rapport racine sur pousse

(RSR) et l'indice de vigueur des jeunes plantules ( $SVI = [\text{longueur des jeunes plantules (cm)} \times \text{pourcentage de germination}] / 100$ ) ont été déterminés selon Sadeghi et al. (2011).

### **I.5. Analyse statistique**

Pour déceler les niveaux de significativité des effets du génotype, du stress hydrique et leur d'interaction, les données ont été soumises à une analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs, tous considérés comme fixes. Le test de comparaison des moyennes de Duncan (DMRT) a été appliqué pour comparer les moyennes des traitements et classer les génotypes en fonction de leur tolérance. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel SPSS pour Windows (version 20).

## **II. Évaluation de la réponse au stress hydrique de 11 mutants M<sub>3</sub> et des deux parents sauvages au stade floraison**

### **II.1. Matériel végétal**

Le matériel végétal utilisé est le même que celui utilisé dans notre précédente étude sur la tolérance à la sécheresse lors de la germination et de la croissance précoce des jeunes plantules : 11 mutants de sésame M<sub>3</sub> et leurs types sauvages (US06 et ML13) (Tableau 3).

### **II.2. Application du stress hydrique**

Deux régimes hydriques ou traitements d'irrigation contrastés ont été conçus : une irrigation complète (FI) tout au long du cycle de la plante et une irrigation restreinte (RI) pour induire la sécheresse pendant la phase de floraison. L'irrigation a été appliquée selon le protocole adopté par Ebrahimian et al. (2019) avec quelques modifications. Les pots ont été irrigués régulièrement, tous les deux jours, avec 700 ml d'eau jusqu'à l'apparition des premiers boutons floraux. Au début de la floraison, les plantes ont été irriguées à un intervalle de deux jours pour le traitement FI et de quatre jours pour le traitement RI. Ainsi, pendant la phase de floraison, les plantes stressées ont reçu la moitié de la quantité d'eau fournie aux plantes non stressées. Une fois la première capsule formée, les plantes stressées ont été réarrosées comme les témoins, tous les deux jours, jusqu'à la pleine maturité.

### **II.3. Dispositif expérimental**

L'étude a été menée en pots sous conditions réels au Centre Régional de Recherche Agronomique de Meknès au Maroc. Le sol collecté dans les environs du centre, est mélangé avec du sable et de la tourbe en proportions égales. Un total de 5 kg du mélange obtenu a servi de substrat dans les pots d'une capacité de 18 litres (un diamètre de base de 30 cm, un diamètre supérieur de 35 cm, une hauteur de 38 cm). L'expérimentation a été menée selon un dispositif complètement aléatoire (CRD) avec trois répétitions. Les jeunes plantules M<sub>3</sub> ont été éclaircies au stade deux paires de feuilles pour ne conserver que deux par pot. Les pratiques culturales ont été toutes appliquées manuellement comme recommandé par Langham (2008).

## II.4. Observations et paramètres étudiés

### II.4.1. Traits morphologiques

L'indice de flétrissement des feuilles (LWI) a été calculé comme le rapport du nombre de feuilles flétries au nombre total de feuilles d'une plante soumise à un stress. À la maturité, et pour chaque plante (stressée et non stressée), la hauteur de la plante (PH) et la longueur des racines (RL) ont été mesurées.

### II.4.2. Traits physiologiques

Les paramètres physiologiques ont été mesurés sur la 3<sup>ème</sup> paire de feuilles à partir de l'apex sur des plantes stressées et non stressées. La teneur relative en eau (RWC) dans les feuilles (exprimée en %) a été calculée selon la méthode d'Ebrahimian et al. (2019). La résistance stomatique (SR, exprimée en s/cm) a été mesurée par le biais d'un poromètre AP4 DELTA-T DEVICES (Cambridge, UK). La teneur en chlorophylle (CC, exprimée en unités SPAD) a été déterminée à l'aide du chlorophyllomètre SPAD-502Plus ES BIO-TESTS ET INDUSTRIES (Garches, France). Quant à la teneur foliaire en proline (PRO, exprimée en mg/g matière foliaire fraîche), elle a été déterminée par spectrophotométrie selon le protocole de Bates et al. (1973).

### II.4.3. Caractères agronomiques

Les paramètres agronomiques mesurés sont le nombre de capsules par plante (NCP), le nombre de graines par capsule (NSC) et le rendement en graines par plante (YP). De plus, pour faciliter l'interprétation des résultats, les rapports stress/non stress, à savoir rPH, rRL, rRWC, rSR, rCC, rPRO, rNCP, rNSC et rYP, ont été calculés pour les paramètres PH, RL, RWC, SR, CC, PRO, NCP, NSC et YP, respectivement.

### II.4.4. Indice de sensibilité au stress

L'indice de sensibilité au stress (SSI) a été utilisé comme indicateur pour évaluer la tolérance à la sécheresse des génotypes de sésame étudiés. Le SSI a été calculé à l'aide de la formule suivante, rapportée par Fischer & Maurer (1978):

$$SSI = (1 - Y_{si} / Y_{pi}) / SI ;$$

Où SI est l'intensité de la contrainte et calculée comme suit :  $SI = 1 - \bar{Y}_s / \bar{Y}_p$  ;

$Y_{si}$  et  $Y_{pi}$  représentent le rendement en graines de chaque génotype dans des conditions stressées et non stressées, respectivement, tandis que  $\bar{Y}_s$  et  $\bar{Y}_p$  représentent, dans cet ordre, le rendement moyen des génotypes dans des conditions stressées et non stressées. Les génotypes ayant un  $SSI \leq 1$  sont considérés comme tolérants au stress, alors que ceux au  $SSI > 1$  sont sensibles.

## **II.5. Analyse statistique**

En plus de l'analyse descriptive, l'analyse l'ANOVA a été utilisée pour tester l'effet du génotype, du régime hydrique et de leur interaction sur les paramètres étudiés. Le test DMRT a été appliqué pour comparer les moyennes génotypiques au seuil de probabilité 5%. Les coefficients de corrélation de Pearson ont été aussi calculés pour examiner les associations entre les paramètres étudiés. Les données ont été moyennées sur les deux régimes hydriques aboutissant à un total de 78 observations (13 génotypes  $\times$  2 régimes hydriques  $\times$  3 répétitions). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel statistique SPSS (version 22).



### III. Évaluation de la tolérance à la sécheresse des mutants M<sub>4</sub> au champ durant la phase « trois paires de feuilles-maturité physiologique »

#### III.1. Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé dans la présente étude est constitué des mêmes 11 génotypes M<sub>4</sub> et de leurs deux parents sources (Tableau 3).

#### III.2. Sites expérimentaux et conditions climatiques

L'étude a été réalisée dans deux sites ou plus précisément deux domaines expérimentaux de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA-Maroc) : Ain Taoujdate (ATJ) et Afourer (AFR). Le premier site, ATJ, se situe dans une zone faisant partie de la province d'El Hajeb Région de Fès-Meknès (Maroc) à une altitude de 550 m. Il se caractérise par un climat continental recevant en moyenne 470 mm de précipitations, des températures qui oscillent entre un maximum de 42,20 °C en août et un minimum de 2,8 °C en janvier, avec un sol argileux, brun calcaire et alluvionnaire. Le second milieu, Afourer, est localisé dans la province de Béni-Mellal à une altitude de 446 m, caractérisé par un sol de type luvisol chronique, un climat semi-aride avec 400 mm de précipitations, en moyennes, un maximum de température de 46 °C en août et un minimum de 0 °C en janvier. Les données climatiques (Tableau 4) ont été fournies par les stations météorologiques automatisées placées dans les deux sites expérimentaux.

**Tableau 4** : Données climatologiques des deux sites de l'étude.

	AFR				ATJ			
	Température [°C]			Précipitation [mm]	Température [°C]			Précipitation [mm]
Mois	min	max	moyenne	somme	min	max	moyenne	somme
Avril	4,64	25,89	19,8	55,8	6,64	22,2	16,19	72,2
Mai	3,65	35,64	28,75	36,8	5,93	23,6	20,32	23,6
Juin	7,4	36,28	30,5	2,4	10,42	31,21	22,09	1
Juillet	11,23	45,44	35,73	0	13,37	37,97	27,27	0
Out	9,73	46	44,2	0	12,18	42,20	25,65	0,2
Septembre	11,04	40,41	42,36	9,6	13,91	31,6	23,74	1,6
Octobre	10,12	37,37	31,12	3,5	13,42	28,14	22,89	4,8

#### III.3. Dispositif expérimental

L'expérimentation a été menée à TAJ et AFR, selon un dispositif aléatoire complet avec 2 répétitions adjacentes : une sous irrigation complète (FI) et l'autre sous irrigation

restreinte (RI), séparées par une zone tampon de 2 m prise pour annuler l'effet éventuel du mouvement latéral de l'eau de FI à RI. Chaque génotype, et pour les deux régimes, a été repiqué au stade 2<sup>ème</sup> paire de feuilles, sur deux lignes de 2 m de longueur, espacées de 0,6 m, et en poquets distants de 0,15 m. Pour assurer un peuplement identique, et permettre ainsi des observations fiables, les graines de chaque génotype ont été préalablement semées dans des cages alvéolées le 07 mai 2021 à ATJ et le 27 mai à AFR. Les facteurs étudiés, au stade floraison, sont le génotype (11 mutants et deux parents) et le régime hydrique (FI et RI). Les pratiques culturales ont été toutes appliquées manuellement comme recommandé par Langham, (2008).

#### **III.4. Application du stress hydrique**

Les apports d'eau cumulés appliqués dans l'étude sont de 510 mm/cycle, sont estimés selon le protocole de Gaafar et al. (2014) et en adéquation avec les apports appliqués par les agriculteurs dans le Tadla. Au repiquage, les traitements FI et RI ont été irrigués avec 32,45 mm/irrigation chacun, suivi d'un autre apport de la même quantité trois jours après (Tableau 5). Pour le reste du cycle, les RI ont reçu une quantité moyenne de 12,68 mm/irrigation, constituant un cumul de 260 mm/cycle environ, soit 50% de la quantité fournie aux FI. L'ensemble des FI et RI ont été arrosés tous les trois jours jusqu'à maturité physiologique des plantes. Dans le but d'assurer une bonne gestion de l'eau, le système goutte à goutte a été utilisé avec une conduite en polyéthylène (16 mm de diamètre, 4 bars) équipée de goutteurs de 2 l/h. Deux tuyaux, donc deux goutteurs par plante ont été utilisés pour FI et seul un pour RI (un goutteur par plante). Le débit moyen réel mesuré des goutteurs au champ est de 1,6 l/h après 2 heures d'égouttement continu. L'uniformité d'arrosage est mesurée à l'aide du coefficient d'uniformité (CU).

$CU = (Q_{min}/q) \times 100$ , où  $Q_{min}$  est le débit moyen le plus faible et  $Q$  est la moyenne des débits mesurés.

Dans cet essai, le CU de valeur 90,71%, témoigne de la performance du système d'irrigation utilisé.

**Tableau 5** : Régime hydrique (mm/irrigation) appliqué pour chaque type de traitement dans les deux environnements

<b>Régime hydrique (mm)</b>				
<b>Irrigations</b>	<b>Plantes stressées</b>		<b>Plantes non stressés</b>	
	<b>Taoujdat</b>	<b>Afourer</b>	<b>Taoujdat</b>	<b>Afourer</b>
1*	42,38	39,10	40,94	34,22
2*	41,26	40,32	40,26	34,97
3	11,94	12,90	30,93	31,29
4	12,16	12,64	31,04	30,76
5	12,87	12,79	30,86	31,06
6	12,31	12,56	30,21	30,58
7	12,38	13,14	31,80	31,80
8	12,74	13,03	32,50	31,56
9	13,01	13,30	31,13	32,13
10	12,79	13,22	30,21	31,96
11	12,45	13,05	30,01	31,61
12	12,38	12,38	31,13	32,33
13	12,38	13,31	31,21	32,15
14	11,65	13,01	30,52	31,53
15	12,28	12,80	31,08	31,08
16	12,90	12,90	29,86	31,30
Total mm	258,95	260,46	511,74	510,36

\*Deux irrigations ont été appliquées juste après transplantation.

### **III.5. Paramètres étudiés**

#### **III.5.1. Paramètres physiologiques**

Sur un échantillon aléatoire de trois plantes par génotype, la 3<sup>ème</sup> paire de feuilles à partir de l'apex a été utilisée pour évaluer tous les paramètres physiologiques au niveau des deux traitements. La teneur relative en eau des feuilles (RWC, en %) a été calculée selon la formule d'Ebrahimian et al. (2019). La résistance stomatique (SR, s/cm) a été mesurée par un Poromètre AP4 DELTA-T DEVICES (Cambridge, UK). La teneur en chlorophylle (CC, en Unité SPAD) a été estimée en utilisant SPAD-502Plus ES BIO-TESTS ET INDUSTRIES (Garches, France). Pour le dosage de la proline (PRO, mg/g de matière foliaire) par contre, trois feuilles fraîches par génotype (du milieu des canopées des plantes stressées et non stressées) au stade remplissage des graines, ont été prélevées et immédiatement lyophilisées et traitées comme décrit par Bates et al. (1973).

#### **III.5.2. Quantification du stress**

Les indices de stress hydrique ont été calculés sur la base du rendement en graines par plante. À la récolte, 10 plantes par génotype ont été sélectionnées dans chaque traitement

pour mesurer le rendement en graines. La moyenne géométrique de productivité (GMP) calculée selon la formule rapportée par Fernandez (1992), l'indice de susceptibilité au stress (SSI) comme décrit par Fischer & Maurer (1978), l'indice de tolérance au stress (STI) selon Fernandez (1992), l'indice de tolérance (TOL) selon Hossain et al. (1990), la productivité moyenne (MP) définie par Rosielle & Hamblin (1981) et l'indice de stabilité du rendement (YSI) décrit par Bouslama & Schapaugh (1984), ont été calculés en utilisant les données de rendement en graines sous conditions normales ( $Y_p$ ) et en conditions de déficit hydrique ( $Y_s$ ).

Pour mieux comprendre les fluctuations de PRO, SR, CC, RWC et le rendement en graines, les pourcentages de réduction/augmentation ont été calculés.

### **III.6. Analyse statistique**

Toutes les données ont été soumises à une analyse de variance multivariée (MANOVA) à l'aide du logiciel informatique SPSS (version 26, Chicago, IL, USA). Pour séparer les groupes de génotypes, des multiples comparaisons ont été effectuées à l'aide du test de Duncan (DMRT) à  $p \leq 0,05$ . Pour estimer la liaison entre tous les traits étudiés, l'analyse des corrélations de Pearson a été effectuée. En utilisant les valeurs moyennes des traits physiologiques et des indices de stress, un regroupement hiérarchique a été effectué pour classer les génotypes selon la méthode non pondérée avec moyenne arithmétique (UPGMA).

## **IV. Exploration des mécanismes de tolérance à la sécheresse de certains mutants de sésame**

### **IV.1. Matériel végétal**

Les résultats préliminaires (expérimentations 1, 2 et 3, chapitre I) ont montré que, par rapport au cultivar marocain (ML13), les mutants 'ML2-72' et 'ML2-37' s'avèrent plus tolérants à la sécheresse, alors que le mutant 'US1-2' est le plus sensible pendant la germination et la floraison. L'objectif de cette étude est donc d'essayer de comprendre, chez ces mêmes mutants à la génération M<sub>5</sub>, les mécanismes physiologiques et les changements morphologiques et histologiques impliqués dans la tolérance à la sécheresse durant le stade de floraison.

### **IV.2. Dispositif expérimental**

L'expérimentation a été menée dans des pots sous serre, en 2022, au Centre Régional de la Recherche Agronomique de Meknès (INRA-Maroc). Pour une croissance et un développement optimal, les températures diurne et nocturne ont été réglées, respectivement, à 25±2 et 16±2 °C, et maintenues automatiquement par thermostat, système de chauffage, de refroidissement et de ventilation. L'humidité relative était environ de 50% et la densité de flux de photons photosynthétiques était de 1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> pendant 16 heures.

Les plantes ont été conduites dans des pots en plastique (une plante par pot) d'un volume de 18 litres. Les pots ont été disposés selon un dispositif en blocs complètement aléatoires avec trois répétitions. Chaque pot était rempli d'un substrat composé d'un volume égal de terre, de sable et de tourbe. Les pratiques culturales ont été toutes appliquées comme recommandé par Langham, (2008).

### **IV.3. Application du stress hydrique**

Le stress hydrique a été appliqué en plein-floraison (apparition de 4 premières capsules) et arrêtés à la maturité des capsules (jaunissement des capsules). Le stress a été présenté par trois niveaux ou trois traitements hydriques (T0, T1 et T2), correspondant à différents états hydriques du sol en fonction de la capacité au champ (FC). La capacité au champ du sol a été déterminée en utilisant la méthode gravimétrique (Bouyoucos, 1983). Le traitement T0 (contrôle, 100 % FC) où l'irrigation complète a été assurée pour apporter toute l'eau perdue par évapotranspiration ; T1 (stress modéré, 75% FC) qui était une irrigation restreinte avec un déficit de 1/4 par rapport à T0 ; et T2 (stress sévère, 50% FC) qui était une

irrigation restreinte avec un déficit de 1/2 par rapport à T0. L'irrigation appliquée a été surveillée par pesée quotidienne des pots pour vérifier et récupérer les trois niveaux de stress hydrique. Ainsi, le stress hydrique était basé sur l'irrigation programmée en termes de différents pourcentages d'épuisement de l'eau du sol (Ardestani & Rad, 2012). Par conséquent, le poids final du pot (PF), y compris le substrat et la plante, qui devrait être maintenu pendant la période d'expérimentation a été déterminé à l'aide de l'équation suivante:

$$PF = PI - (X \times FC)$$

Où X: taux de séchage (0 pour T0, 0,25 pour T1 et 0,50 pour T); PF: Poids final ou actuel du pot (y compris le substrat et la plante); PI : Poids initial du pot à la capacité du champ (FC).

#### **IV.4. Paramètres étudiés**

##### **IV.4.1. Trait agromorphologiques**

Les traits agromorphologiques ont été déterminés/mesurés à la fin du stress hydrique. Il s'agit du nombre de feuilles chutées (NFL) avant la maturité, comptées sur chaque plante, rendement en graine par plante (YP), hauteur de la tige principale (PH). Pour évaluer les traits liés aux stomates (SD : densité stomatique, PD/ED : diamètre polaire/diamètre équatorial des stomates) et aux trichomes glandulaires (densité des trichomes, DGT), trois champs par trois feuilles par traitement ont été observés et photographiés sous microscope (Olympus, Jena, Allemagne) couplé à un appareil photo numérique (Canon Inc., Tokyo, Japon). La densité stomatique a été déterminée selon la méthode d'impression rapide rapportée par Reich (1984). Pour chaque échantillon, nous avons compté les trichomes glandulaires sur la surface abaxiale et adaxiale comme décrit par Chavana et al. (2021). La densité a été également déterminée en trois répétitions techniques et trois biologiques.

##### **IV.4.2. Traits physiologiques**

La conductance stomatique (GS), exprimé en  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , a été mesurée à l'aide d'un poromètre foliaire (Porometer AP4 DELTA-T DEVICES, Cambridge, UK) sur la troisième feuille entièrement développée à partir de l'apex de la plante, entre 10h et 14h. La teneur relative en eau des feuilles (RWC) a été estimée comme décrit par González & González-Vilar (2001). Un compteur de chlorophylle portatif à double longueur d'onde (SPAD-502Plus ES BIO-TESTS ET INDUSTRIES, Garches, France) a servi dans la mesure de l'indice de chlorophylle foliaire, et les valeurs sont exprimées en unité SPAD. La teneur en

proline libre (PRO) a été quantifiée en mg/g de matière foliaire selon la méthode établie par Bates et al. (1973). La teneur en glycine bêtaïne (Gly- $\beta$ ) a été dosée selon le protocole décrit par Grattan & Grieve (1998) en mg/g de matière foliaire. Les feuilles des plantes des quatre génotypes ont été utilisées également pour l'analyse de la cire cuticulaire (CW, mg/g de matière foliaire) selon la méthode décrite par Schreiber & Schönherr (1993).

#### **IV.4.3. Observations histologiques des racines**

Les échantillons de racines faisant l'objet de cette étude ont été prélevés de chaque génotype à la fin du stress. Des segments de racines secondaires, à 3 cm de la base de la tige, ont été pris dans la même position pour toutes les plantes. Les étapes de découpage des échantillons et d'observation ont été entreprises selon la description de Wei et al. (2013). Les coupes ont été observées et photographiées sous un microscope optique (Olympus, Jena, Allemagne) équipé d'une caméra numérique (Canon Inc., Tokyo, Japon). L'exploitation des caractéristiques anatomiques de l'ensemble des données, a été réalisée avec le logiciel ImageJ (ImageJ 1.44p; National Institutes of Health, Bethesda, MD). Sous le grossissement 40, le nombre et le diamètre des vaisseaux de xylème ont été déterminés pour chaque échantillon.

#### **IV.5. Analyse statistique**

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SPSS (version 28, IBM, Armonk, New York, États-Unis). Pour révéler le niveau de significativité des différences sous différents traitements, une analyse de la variance multivariée (ANOVA) a été effectuée. Les moyennes ont été comparées à l'aide du test de Duncan à une différence significative  $p \leq 0,05$ . Les corrélations entre les paramètres étudiés ont été calculées à l'aide de la corrélation de Pearson ( $p \leq 0,05$ ).

## Chapitre II : Caractérisation physicochimique des graines

### II.1. Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé est formé de 13 lignées mutantes de sésame  $M_3$  et de leurs deux parents sauvages, 'US06' et 'ML13'. Les principales caractéristiques agromorphologiques et physiologiques de ces lignées sont résumées dans le tableau 6.

**Tableau 6 :** Caractéristiques agromorphologiques et physiologiques des génotypes étudiés.

Lignées	Caractéristiques
'ML13'	Parent, graines beiges
'ML2-10'	Mutant, graines brunes, forte ramification
'ML2-37'	Mutant, graines brunes, tolérant à la sécheresse
'ML2-5'	Mutant, graines brunes, tolérant à la sécheresse
'ML2-68'	Mutant, graines grises
'ML2-72'	Mutant, graines brunes, tolérant à la sécheresse
'US06'	Parent, graines blanches
'US1-2'	Mutant, graines blanches, rendement en graines élevé
'US1-3'	Mutant, graines blanches
'US1-DL'	Mutant, graines blanches, forte ramification
'US2-1'	Mutant, graines blanches, rendement en graines élevé
'US2-6'	Mutant, graines noires
'US2-6-1'	Mutant, graines blanches, ramification moyenne
'US2-6-2'	Mutant, graines blanches
'US2-7'	Mutant, graines blanches, non ramifié

### II.2. Dispositif expérimental

Des graines  $M_2$ , préalablement sélectionnées sur la base des traits agromorphologiques et physiologiques, ont été plantées en pots le 04 mai 2020 au CRRA-Meknès, INRA-Maroc (33°83' N, 5°42' O), pour la production et l'évaluation des semences  $M_3$ . Les pratiques culturales ont été toutes appliquées comme recommandé par Langham (2008). La récolte a eu lieu du 5 au 9 octobre 2020 à la maturité des plantes. Sur chaque génotype représenté par trois plantes, des graines  $M_3$  ont été échantillonnées au hasard, conservées dans les conditions ambiantes de température et d'humidité, puis reprises pour subir des traitements et analyses.

### II.3. Paramètres étudiés

Pour tous les paramètres étudiés, des graines sèches, saines et uniformes ont été analysées en trois répétitions.



### **II.3.1. Teneur en cendres**

La teneur en cendres (%) a été déterminée selon le protocole de Chemists & Horwitz (1975). Pour chaque échantillon, 5 g de graines ont été pesés dans un creuset, placés dans une étuve et incinérés à 800 °C pendant 6 h. Le poids du résidu a été exprimé en teneur en cendres.

### **II.3.2. Teneur en glucides**

Elle a été déterminée, sur les échantillons de graines, suivant la procédure standard de Chemists & Horwitz (1975).

### **II.3.3. Teneur en protéines**

Une quantité de 0,2 g de chaque échantillon a été broyée puis pesée. Le pourcentage de protéines brutes a été déterminé par la méthode de Kjeldahl selon le protocole d'Energy (2003).

### **II.3.4. Teneur en fibres brutes**

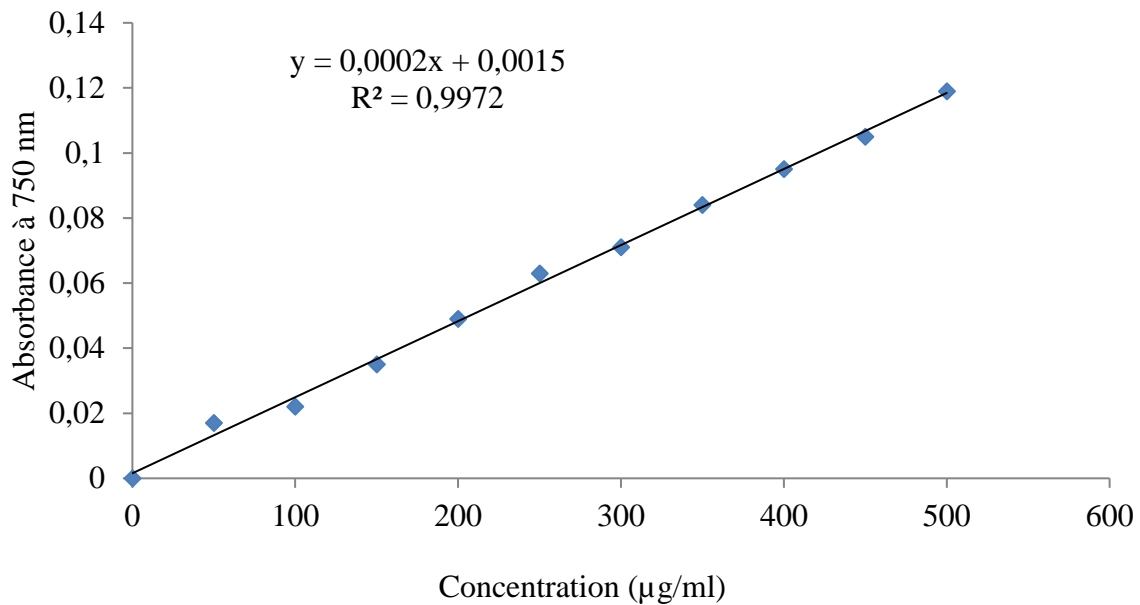
La teneur en fibres brutes (%) a été estimée par le protocole standard de l'A.O.A.C. (1994). Ainsi, 3 g de l'échantillon ont subi une digestion thermique segmentaire avec des solutions diluées d'acide et d'alcaline.

Pour le reste des paramètres analysés, des extraits de graines des lignées expérimentées, ont été préparés selon le protocole de Vishwanath et al. (2012) Vishwanath et al. (2012), avec quelques modifications. Ainsi 10 g de graines de chaque lignée ont été broyés séparément, mis en suspension dans 100 ml d'éthanol (90%) et maintenus pendant 2 h sous agitation. Ensuite, ils ont été filtrés et soumis à une évaporation sous vide, puis dissous dans 2 ml d'éthanol (90%).

### **II.3.5. Teneur en phénols totaux**

La teneur en polyphénols totaux (TPC) a été déterminée, moyennant des modifications, par la méthode de Kao et Chen (2006). En effet, 0,5 g de chaque extrait de graines a été dissous dans 5 ml de méthanol puis 0,5 ml de réactif de Folin–Ciocalteu a été ajouté. Avant incubation pendant 1 h à température ambiante, 1 ml de carbonate de sodium (1N) a été ajouté. L'absorbance a été mesurée à 750 nm par un spectrophotomètre (Jenway Spectrophotometer 6305). La courbe d'étalonnage a été préparée en utilisant des solutions d'acide gallique (composé phénolique standard) à 100, 200, 300, 400, 500 et 600 µg/ml dans

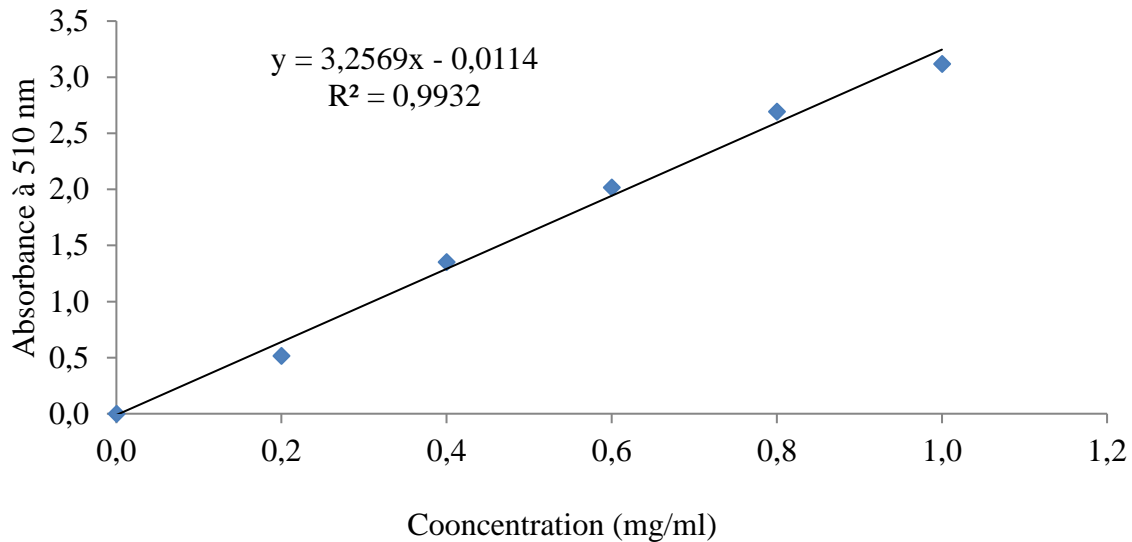
du méthanol (Figure 3). Les teneurs en phénols totaux ont été présentées en milligrammes d'acide gallique par gramme (mg GAE/g) du poids sec de l'échantillon.



**Figure 3 :** Courbe d'étalonnage de l'acide gallique

### II.3.6. Teneur en flavonoïdes totaux

La teneur en flavonoïdes totaux (TFC) a été déterminée par dosage colorimétrique au chlorure d'aluminium comme décrit par Dravie et al. (2020). Dans des tubes à essai, des aliquotes de 60 µl de chaque extrait ont été ajoutées à 2 ml d'éthanol. Une quantité de 150 µl de solution de nitrite de sodium à 5% ( $\text{NaNO}_2$ ) a été ajoutée à chaque mélange et laissé au repos pendant 5 min avant d'y ajouter 150 µl de chlorure d'aluminium à 10% ( $\text{AlCl}_3$ ). Le mélange résultant a été laissé au repos pendant 5 min supplémentaires, puis 1 ml d'hydroxyde de sodium 1 M ( $\text{NaOH}$ ) a été ajouté et vortexé pendant 10 s. Une courbe d'étalonnage a été réalisée en parallèle dans les mêmes conditions opératoires en utilisant la catéchine à différentes concentrations (0 à 1,2 mg/ml) (Figure 4). L'absorbance par spectrophotométrie (Jenway Spectrophotometer 6305) a été mesurée à 510 nm contre le blanc réactif préparé et la teneur totale en flavonoïdes est exprimée en équivalent catéchine (mg CE/g) sur matière sèche (MS).



**Figure 4** : Courbe d'étalonnage de la catéchine

### II.3.7. Teneur totale en anthocyanes

La teneur totale en anthocyanes (TAC) a été mesurée selon le protocole de Ryu & Koh (2018) en utilisant la méthode du pH différentiel. Les extraits de sésame ont été dilués avec une solution tampon de chlorure de potassium 25 mM (pH 1,0) et d'acétate de sodium 0,4 M (pH 4,5). L'absorbance a été mesurée par un spectrophotomètre ultraviolet-visible (Jenway Spectrophotometer 6305) à 520 nm et 700 nm. Dans chaque extrait, la teneur totale en anthocyanes a été exprimée en mg d'équivalent cyanidine-3-O-glucoside par gramme (EC<sub>3</sub>G en mg/g) de graines de sésame.

$$\text{Teneur totale en anthocyanes} = A \times \text{MW} \times \text{DF} \times 10^3 / \varepsilon \times 1$$

Où  $A = (A_{520 \text{ nm}} - A_{700 \text{ nm}})_{\text{pH}1,0} - (A_{520 \text{ nm}} - A_{700 \text{ nm}})_{\text{pH}4,5}$  ; MW est le poids moléculaire du cyanidine-3-glucoside (449,2 g/mol), DF le facteur de dilution et  $\varepsilon$  le coefficient d'extinction molaire du cyanidine-3-glucoside (26 900 l/mol × cm).

### II.3.8. Teneur totale en lignanes

La teneur totale en lignanes (mg/g de matière sèche) a été mesurée par la méthode de réflectance proche infrarouge (NIRS) pour la détermination de la teneur en lignanes sur les graines de sésame intactes à 290 nm dans les extraits de graines selon la procédure de Kim et al. (2006).

### II.3.9. Activité de piégeage des radicaux libres

Pour mesurer l'activité antioxydante (AA) des extraits de sésame, la méthode DPPH (diphényl-2-picryl hydrazyl) a été utilisée comme décrit par Dravie et al. (2020). Les mesures ont été répétées trois fois et les valeurs moyennes ont été rapportées. Le contrôle contenant toutes les solutions, excepté l'extrait, a été également maintenu. L'absorbance a été effectuée à 517 nm et l'activité antioxydante a été calculée et exprimée en pourcentage d'inhibition à l'aide de la formule suivante :

$$\text{Activité antioxydante (\%)} = [(A_0 - A_1) / A_0] \times 100$$

Où,  $A_0$  est l'absorbance du blanc (dans lequel le même volume de méthanol a été utilisé à la place de l'échantillon) et  $A_1$  l'absorbance de l'extrait de graines de sésame.

### II.4. Analyse statistique

Les données recueillies ont été soumises à une analyse de variance (ANOVA) pour tester les différences entre les génotypes étudiés (lignées mutantes et parents). Dans le cas où des différences significatives sont observées pour certains paramètres, le test de Duncan est réalisé pour comparer et regrouper les lignées mutantes. En outre, l'analyse des contrastes planifiés a été utilisée pour vérifier la significativité des différences observées entre les parents (ML13 et US06) et leurs mutants respectifs (Le parent ML13 vs. ML-mutants et le parent US06 vs. US-mutants), et entre les types ML et US (génotypes ML vs génotypes US). Enfin, une analyse des corrélations entre les paramètres analysés a été réalisée à l'aide des coefficients de Pearson. Le logiciel statistique SPSS (version 20) a été utilisé pour toutes ces analyses.

## **Chapitre III : Évaluation de la nouvelle diversité génétique et estimation des paramètres génétiques**

### **III.1. Matériel végétal**

Le matériel végétal utilisé dans cette expérimentation est constitué de 11 lignées mutantes M<sub>4</sub> de sésame et leurs parents sauvages ('US06' et 'ML13'). La sélection, ciblant les génotypes aux traits phénotypiques souhaitables (Tableau 3), a été réalisée dans chacune des générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>.

### **III.2. Sites de l'étude**

L'étude a été réalisée dans deux environnements différents, aux domaines expérimentaux Aïn Taoujdate (ATJ) et Afourer (AFR), lesquels sites ont été décrits au chapitre 1 expérimentation 3.

### **III.3. Protocole expérimental**

Pour assurer un peuplement homogène, des graines de chaque génotype (récoltées en 2020) ont été semées le 22 avril 2021, dans des plaques alvéolées en plastique. Après trois semaines, soit à la deuxième paire de feuilles, les plantules ont été repiquées dans les deux milieux de l'étude (ATJ et AFR). L'essai a été mis en place selon un dispositif en blocs aléatoires complets avec trois répétitions. Chaque génotype occupe une parcelle formée de deux lignes de 2 m de longueur, avec un interligne de 60 cm et un espace inter plants de 15 cm. Toutes les pratiques culturales ont été appliquées comme recommandé par Langham (2008). Les 13 génotypes de sésame ont été installés, suivis et observés depuis avril jusqu'à octobre 2021.

### **III.4. Collecte des données et paramètres étudiés**

À la récolte, un échantillon de dix plantes a été choisi au hasard pour chaque traitement et dans les deux environnements, afin d'évaluer les caractères morphologiques et agronomiques : hauteur de la plante (PH, cm), longueur de la zone de fructification (FZL, cm), hauteur de la première capsule (HFC, cm), nombre de branches primaires/plante (NBP), nombre de jours à la floraison (NDF, jours), nombre de jours à la maturité (NDM, jours), nombre de capsules/plantes (NCP), nombre de graines/capsules (NSC), poids de 1000 graines (PMG, g) et rendement en graines (kg/ha). Les estimations des paramètres génétiques, variances génotypiques (V<sub>g</sub>) et phénotypiques (V<sub>p</sub>), ont été faites selon Singh & Chaudhry (1985) à l'aide des formules (a) et (b). Les coefficients de variation génotypiques (GCV) et

phénotypiques (PCV), l'héritabilité au sens large ( $H^2$  b.s, %), le progrès génétique (GA) et le progrès génétique par rapport à la moyenne (GAM, %) ont été estimés selon Deshmukh et al. (1986) en utilisant les expressions (c), (d), (e) et (h). Les coefficients de variation phénotypiques et génotypiques ont été considérés comme élevés (>20 %), modérés (10-20%) ou faibles (<10 %) selon l'échelle décrite par Deshmukh et al. (1986). Les valeurs de l'héritabilité au sens large ont également été regroupées comme élevées (>50 %), modérées (20-50 %) ou faibles (<20 %) comme proposé par Deshmukh et al. (1986).

- (a) Variance génotypique :  $V_g = \frac{MSg - MSe}{r}$ , où MSg est le carré moyen du génotype, MSe est le carré moyen de l'erreur expérimentale et r est le nombre de répétitions.
- (b) Variance phénotypique :  $V_p = V_g + MSe$
- (c) Coefficient de variation phénotypique :  $PCV = \sqrt{V_p / (\bar{x})} \times 100$
- (d) Coefficient de variation génotypique :  $GCV = \sqrt{V_g / (\bar{x})} \times 100$
- (e) Héritabilité au sens large:  $H^2_{b.s} = (V_g \times 100) / V_p$
- (f) Progrès génétique :  $GA = k \times H^2 \times \sqrt{V_p}$ , où, k est l'intensité de la sélection ( $k = 2,06$  à  $5\%$  d'intensité de sélection ; Johnson et al., 1955).
- (g) Progrès génétique par rapport à la moyenne ( $\bar{x}$ ):  $GAM = (GA \times 100) / (\bar{x})$

### III.5. Analyse statistique

Tous les résultats ont été analysés statistiquement à l'aide du logiciel SPSS (SPSS version 21, Chicago, IL, USA). Les données obtenues des deux environnements ont été analysées indépendamment puis combinées. Une analyse de la variance a été réalisée pour révéler les différences entre les génotypes dans les différents environnements. Pour comparer les lignées mutantes entre elles et avec les parents sauvages, le test de comparaison des moyennes de Duncan (DMRT) a été effectué. De plus, l'analyse des contrastes planifiés (ANOVA à un facteur) a été réalisée pour tester la significativité des différences observées entre les témoins (ML13 et US06) et leurs mutants respectifs, et entre les génotypes ML marocains et les génotypes US étrangers. Les résultats de la variance ont été utilisés pour estimer les coefficients de variabilité phénotypique, génotypique, environnementale, d'héritabilité, de progrès génétique et de progrès génétique moyen. Enfin, un dendrogramme a été construit par regroupement hiérarchique ascendant pour examiner la diversité agromorphologique et la proximité génétique entre les génotypes.

---

## **Partie 3 : Résultats et discussions**

---

## Chapitre I : Exploration de nouvelles ressources génétiques de

### Expérience 1 : sésame tolérant la sécheresse

#### I. Identification des mutants (M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>) de sésame, tolérants au déficit hydrique pendant la germination et la croissance précoce des jeunes plantules

##### I.1. Effets du stress hydrique sur la germination

L'analyse des résultats de la variance, résumée dans le tableau 7, a montré que la sécheresse affecte significativement tous les paramètres de germination testés dans les générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>. Une variation significative entre les deux générations a été enregistrée uniquement pour le pourcentage de germination (GP), tandis que pour le taux de germination (GR) et le temps moyen de germination (MGT), aucune différence significative n'a été observée. De même, l'interaction génotype × génération n'est significative que pour GP, indiquant la stabilité des génotypes pour GR et MGT à travers les deux générations. D'autre part, il y a un effet significatif ( $p < 0,05$ ) du génotype et de l'interaction génotype × sécheresse sur GP, GR et MGT.

**Tableau 7 :** Analyse de la variance (carrés moyens) pour la germination des graines et traits liés à la croissance précoce des jeunes plantules de 13 génotypes de sésame évalués sous stress hydrique pour deux générations de graines.

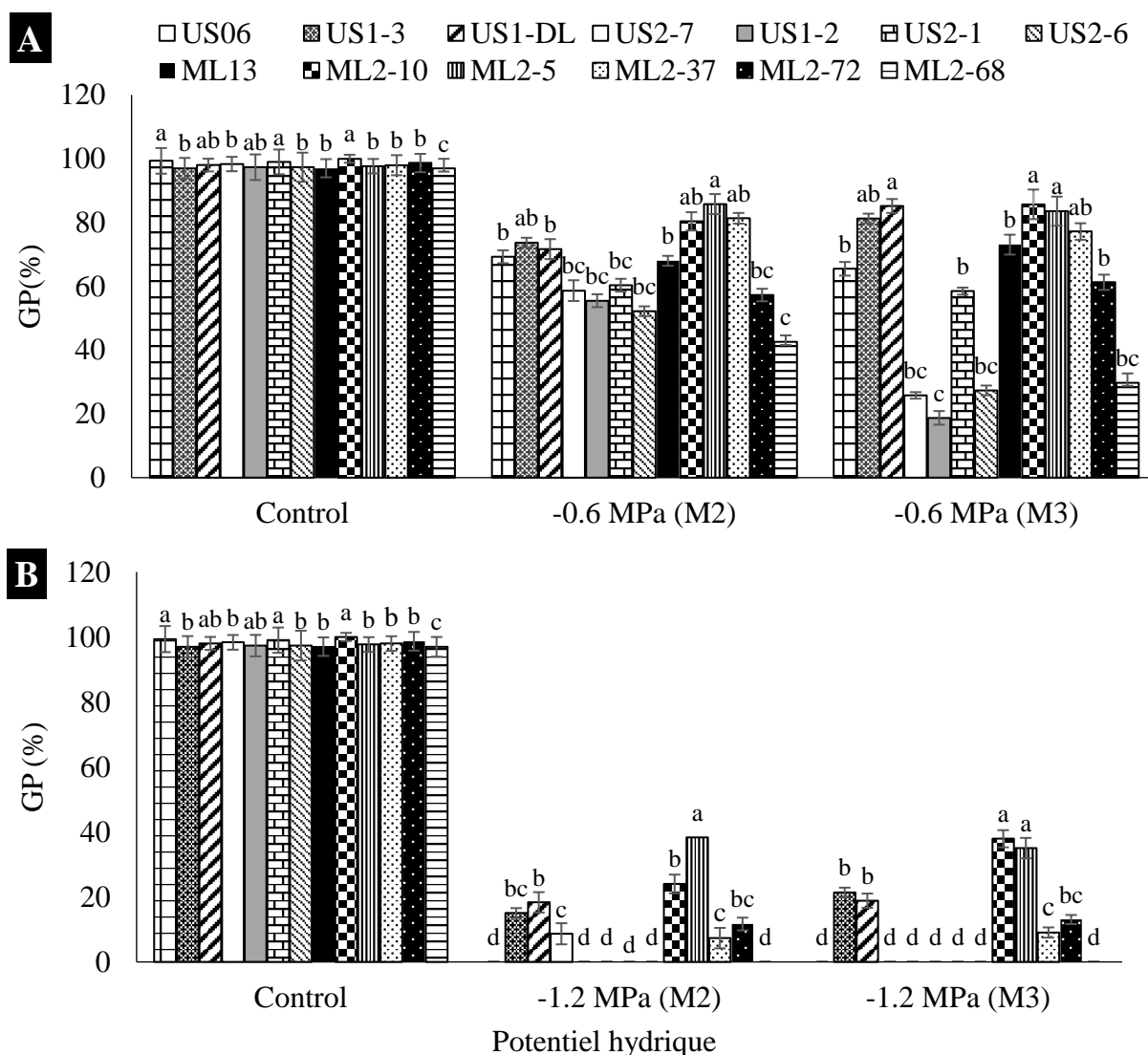
Source de variation	DF	GP	GR	MGT	SVI	RL	SL	RSR
Génotype (G)	12	418,43 ***	290,89 ***	0,070 ***	23273,49 ***	3,12 ***	2,91 ***	18970,66 ***
Sécheresse (D)	2	14758,51 ***	14839,06 ***	0,0210 ***	919444,07 ***	64,28 ***	354,17 **	3394,67 ***
Génération (M)	1	51,92 *	209,72	0,0117	490553,31 **	0,02	3,12	413,98 *
G × D	24	139,17 ***	247,95 **	0,0060 ***	13028,48 ***	1,29 ***	1,88 ***	9812,85 ***
M × G	12	403,02 *	221,93	0,067	25990,86	3,05	2,63 *	19039,58

**DF :** degré de liberté ; **GP :** pourcentage de germination ; **GR :** taux de germination ; **MGT :** temps moyen de la germination ; **SVI :** indice de vigueur des semis ; **RL :** longueur des racines ; **SL :** longueur de l'hypocotyle ; **RSR :** rapport longueur des racines/pousses. \*, \*\*, \*\*\* Significatif à 0,05 ; niveaux de probabilité de 0,01 et 0,001, respectivement.

Comme le montre la figure 5, les valeurs les plus élevées de GP ont été observées en l'absence de stress (témoin), allant de 97,00 (ML2-68) à 100% (ML2-10). Ce paramètre est significativement réduit dans tous les génotypes exposés à la sécheresse. À un stress modéré (-0,6 MPa), le GP est significativement réduit dans 'ML2-68' (42%), suivi de 'US2-6' (52%)



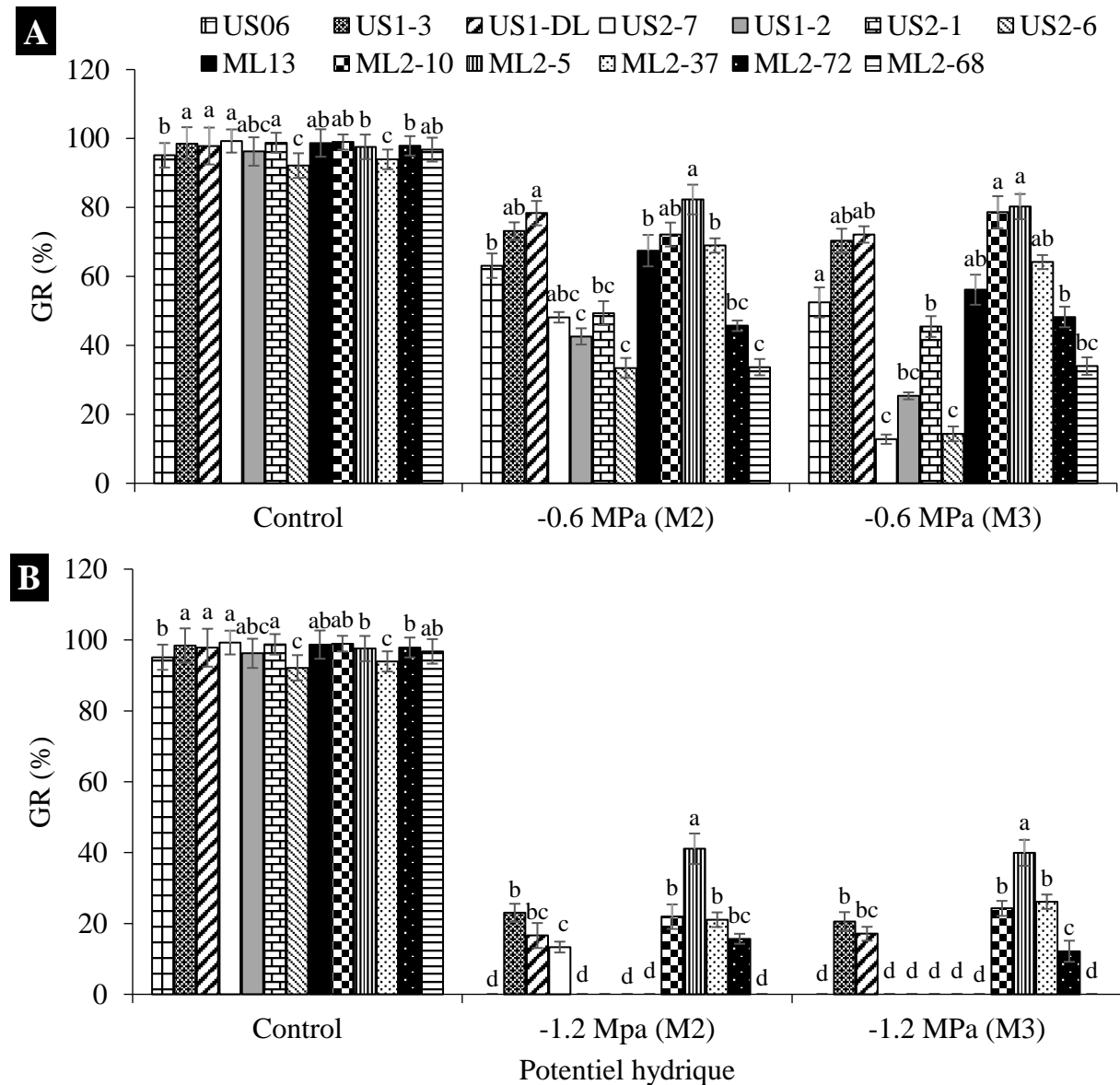
et 'US1-2' (55%) dans la génération M<sub>2</sub> et 'US1-2' (18%), de 'US2-7' (25%) et 'US2-6' (27%) dans la génération M<sub>3</sub> (Figure 5A). En revanche, 'ML2-5' a montré le GP le plus élevé, 85,78%, suivi de 'ML2-37' (81,32%) et 'ML2-10' (80,36%) dans la génération M<sub>2</sub>, tandis que 'ML2-10', 'US1-DL' et 'ML2-5' présentent les valeurs de GP les plus élevées en M<sub>3</sub>, soit 85,69, 85,17 et 83,55% respectivement. Sous sécheresse sévère (-1,2 MPa), la germination des graines a été complètement inhibée dans les génotypes 'US06', 'US2-6', 'US2-1', 'US1-2', 'ML13' et 'ML2-68' (Figure 5B). Pour le reste des génotypes, et dans la génération M<sub>2</sub>, les valeurs les plus élevées de GP sont de 38,33% pour 'ML2-5', et de 24% pour 'ML2-10'. Dans la génération M<sub>3</sub>, le mutant 'ML2-10' est le plus tolérant, avec un GP de 37,91%, suivi du mutant 'ML2-5' avec 35,02%. Cela indique la stabilité de ces deux mutants pour la tolérance à la sécheresse pendant la germination. Néanmoins, aucune germination n'a été enregistrée pour 'US2-7' dans la génération M<sub>3</sub>, alors qu'il a montré un GP de 8,66% dans la génération M<sub>2</sub>. Cela pourrait indiquer que ce mutant a perdu le potentiel de tolérer une sécheresse sévère pendant la germination des graines à la génération M<sub>3</sub>.



**Figure 5 :** Effet du stress hydrique sur le pourcentage de germination (GP) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués aux générations, M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa); (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test de Duncan (DMRT).

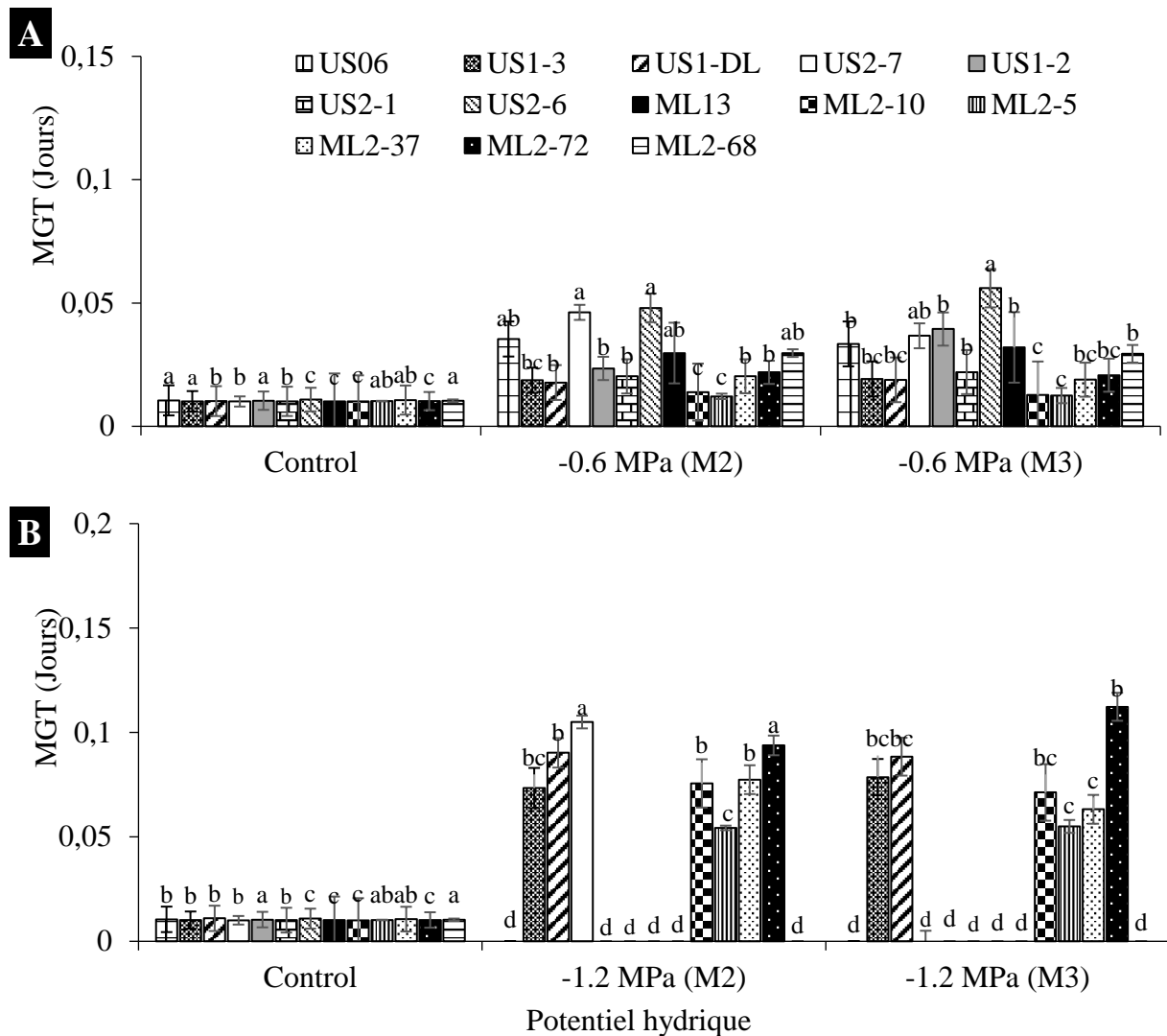
Le taux de germination (GR) des graines est significativement ( $p < 0,05$ ) plus élevé dans les graines témoins (0 MPa de PEG) que dans les graines soumises au stress, avec une variation de 92,15 à 99,27 % dans ‘US2-6’ et ‘US2-7’, respectivement. Pour un stress modéré (-0,6 MPa), les mutants ‘ML2-5’, ‘US1-DL’, ‘US1-3’ et ‘ML2-10’ ont montré les valeurs de GR les plus élevées à la génération M<sub>2</sub>, à savoir 82,30, 78,36, 73,14 et 72,14%, respectivement (Figure 6A). De même, à la génération M<sub>3</sub>, le taux de germination est plus élevé dans ‘ML2-5’ (80%), ‘ML2-10’ (78%), ‘US1-DL’ (72%) et ‘US1-3’ (70%), par rapport aux autres génotypes. En revanche, de faibles valeurs GR ont été enregistrées pour ‘US2-6’ (33%), ‘ML2-68’ (33%) et ‘US1-2’ (42%) en M<sub>2</sub>, et pour ‘US2-7’ (12%), ‘US2-6’ (14%) et ‘US1-2’ (25%) en M<sub>3</sub> (Figure 6A). Dans le cas du stress hydrique sévère (-1,2 MPa), le GR a

diminué de manière significative ( $p < 0,05$ ) dans tous les génotypes testés (Figure 4B). Une fois de plus, ‘ML2-5’ a confirmé sa tolérance au stress hydrique sévère, conservant le GR le plus élevé (40%) par rapport aux autres génotypes. Dans la génération  $M_2$ , il a un GR d'environ 41,10%, suivi de ‘US1-3’ (23%) et ‘ML2-10’ (21%), et en  $M_3$ , il a eu 40%, suivi par ‘ML2-37’ (26%) et ‘ML2-10’ (24%) (Figure 4B). Cela indique la stabilité de ‘ML2-5’ pour GR à travers  $M_2$  et  $M_3$ .



**Figure 6** : Effet du stress hydrique sur le taux de germination (GR) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations,  $M_2$  et  $M_3$  : (A) stress modéré (-0,6 MPa); (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.

Pour le temps moyen de germination (MGT), qui indique la vitesse de germination des graines, nous avons observé des différences significatives ( $p < 0,05$ ) entre les génotypes dans des conditions de stress hydrique. Globalement, le MGT augmente avec le stress hydrique (Figure 7). Il est d'environ 0,01 jour (j) pour tous les génotypes en l'absence de stress hydrique et beaucoup plus long sous stress modéré et sévère. En fait, le MGT varie de 0,012 j pour 'ML2-5' à 0,051 j pour 'US2-6' sous un stress modéré, et de 0,05 j à 0,11 j chez 'ML2-5' et 'ML2-72', respectivement, sous stress sévère. Pour une sécheresse modérée, les mutants 'ML2-5' et 'ML2-10' ont montré les valeurs de MGT les plus faibles, à savoir 0,012 et 0,013 j, respectivement, à la fois dans les générations  $M_2$  et  $M_3$  (Figure 7A). En ce qui concerne le stress sévère, et dans la génération  $M_2$ , MGT est de 0,054, 0,073 et 0,075 j dans 'ML2-5', 'US1-3' et 'ML2-10', respectivement, tandis que dans la génération  $M_3$ , il est de 0,055, 0,063 et 0,071 d dans 'ML2-5', 'ML2-37' et 'ML2-10' (Figure 7B). Les deux génotypes mutants, 'ML2-5' et 'ML2-10', ont montré une germination rapide même dans des conditions de sécheresse sévère, pour les générations  $M_2$  et  $M_3$ , ce qui indique leur capacité génétique stable à tolérer un niveau élevé de sécheresse.

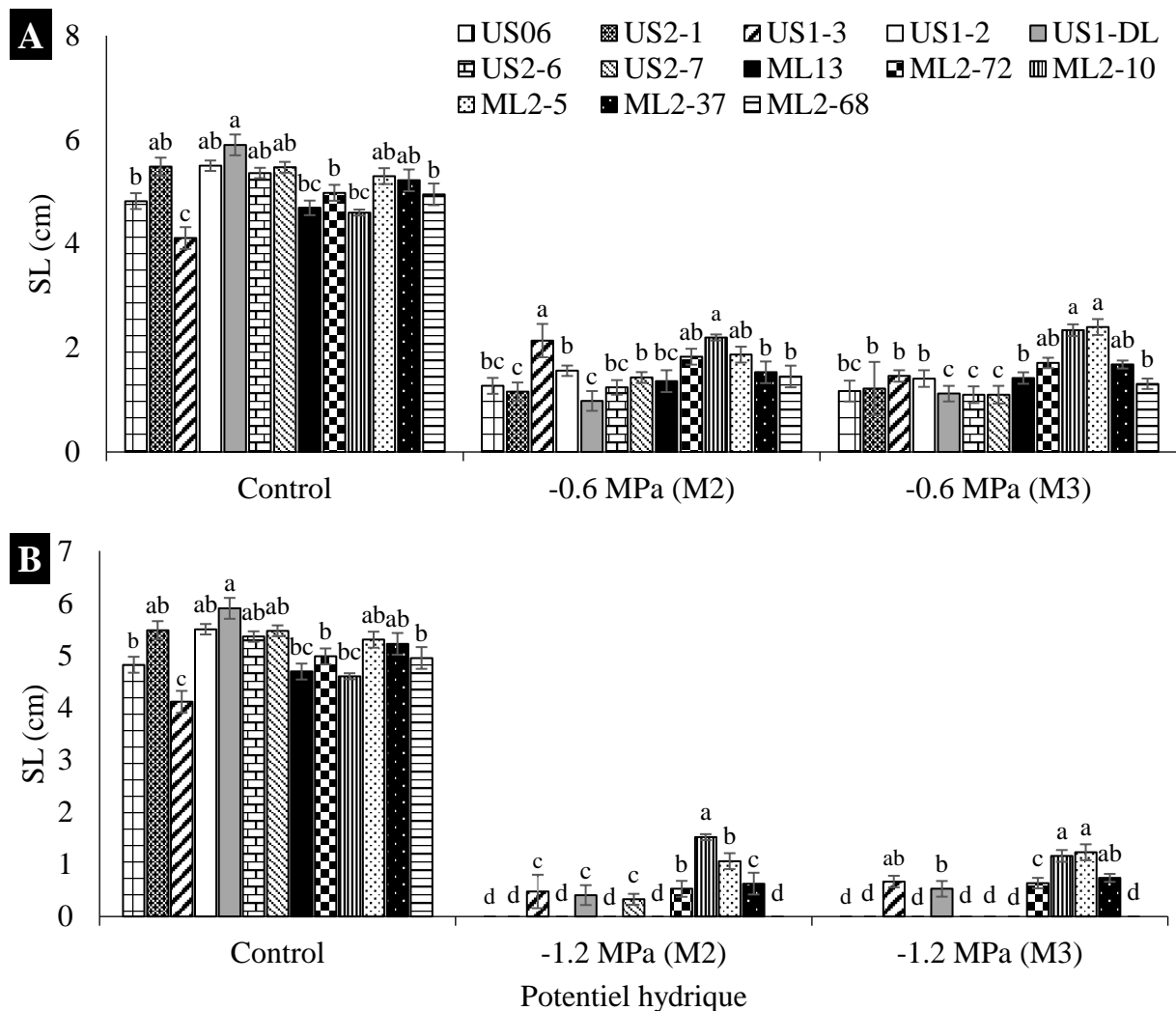


**Figure 7 :** Effet du stress hydrique sur le temps moyen de germination (MGT) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations, M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa) ; (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.

### I.2. Effets du stress du stress hydrique sur les jeunes plantules

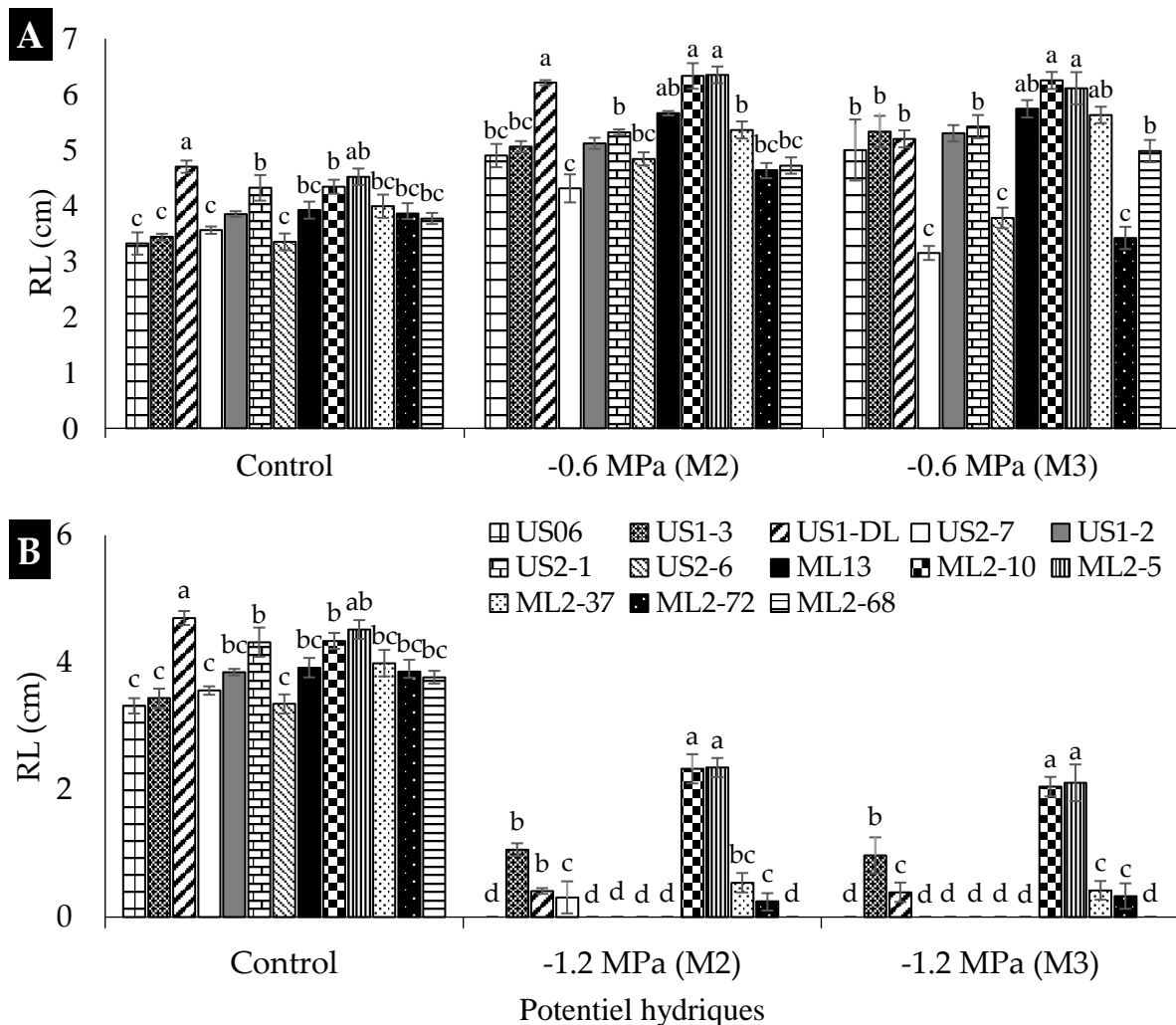
Les résultats de l'ANOVA ont montré, dans les deux générations, un effet significatif ( $p < 0,05$ ) de la sécheresse, du génotype et de l'interaction sécheresse  $\times$  génotype sur tous les paramètres de croissance précoce des jeunes plantules, à savoir la longueur des pousses (SL), la longueur des racines (RL), le rapport racine/pousse (RSR) et l'indice de vigueur des plantules (SVI) (Tableau 7). Cependant, et pour les deux générations, une variation significative n'a été enregistrée que pour RSR et le SVI, suggérant une stabilité des génotypes étudiés pour SL et RL sur les générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>.

La figure 8 présente les valeurs moyennes de la longueur des pousses (SL) en présence et en absence du déficit hydrique. Hors stress (témoin), les SL moyennes les plus élevées de 5,90, 5,50 et 5,48 cm ont été observées dans ‘US1-DL’, ‘US1-2’ et ‘US2-1’, respectivement. Sous stress, SL a diminué dans tous les génotypes. Avec un stress hydrique modéré (-0,6 MPa), la longueur de pousse la plus remarquable (environ 2 cm) a été observée dans ‘ML2-10’ et ‘US1-3’, tandis que la plus courte (environ 1 cm) a été trouvée dans ‘US1 - DL’, ‘US2-6’ et ‘US2-7’ et dans les deux générations (Figure 8A). En conditions stressantes sévères (-1,2 MPa), les deux mutants ‘ML2-10’ et ‘ML2-5’ ont confirmé leur potentiel de croissance précoce et leur stabilité. En effet, les pousses de ‘ML2-10’ ont atteint 1,52 et 1,16 cm de longueur dans les générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>, respectivement, tandis que ceux de ‘ML2-5’ dépassent, respectivement, 1,06 et 1,23 cm (Figure 8B).



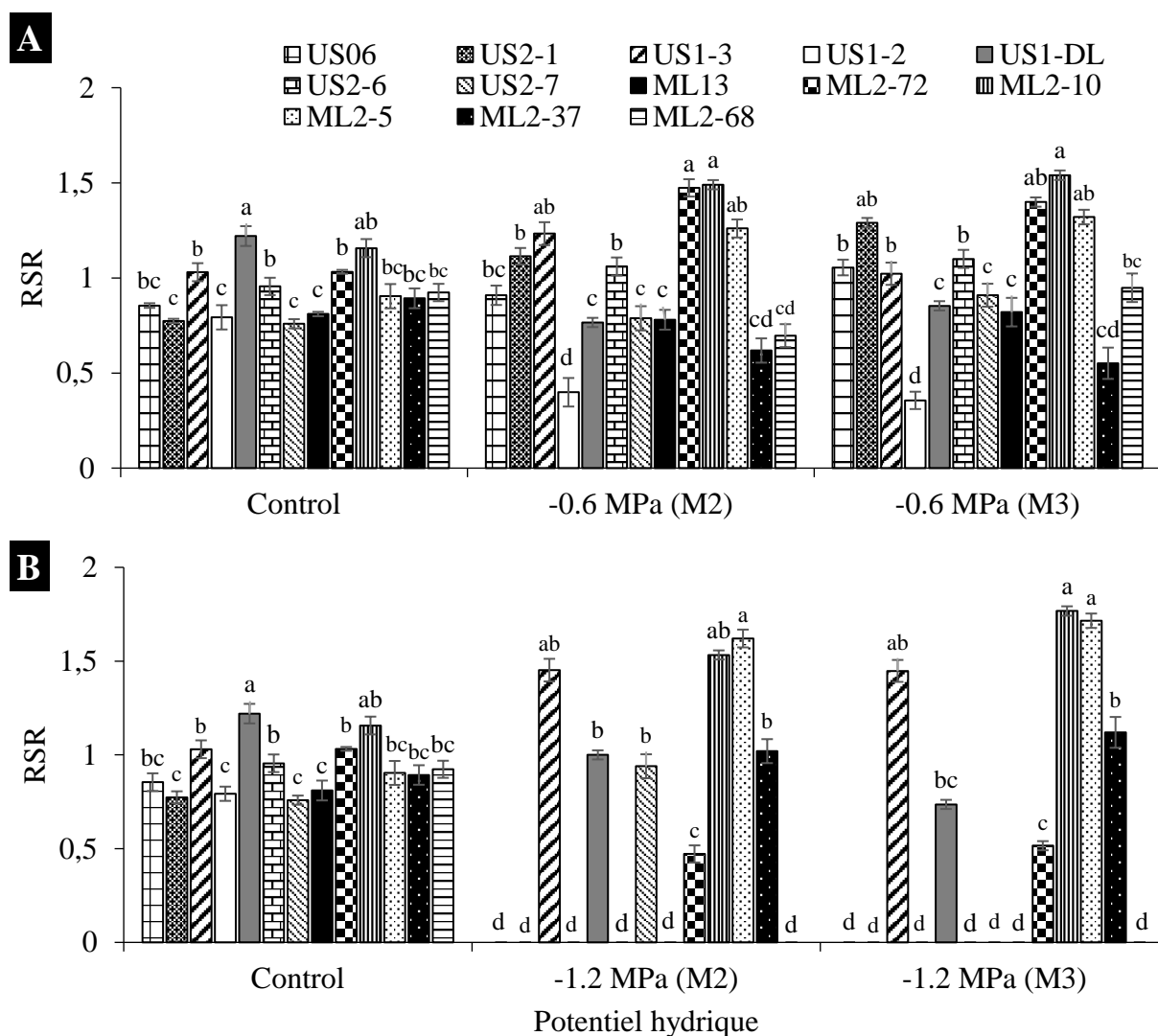
**Figure 8 :** Effet du stress hydrique sur la longueur des pousses (SL) chez 11 mutants de sésame aux générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> et leurs deux types sauvages : (A) stress modéré (-0,6 MPa) ; (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes différents sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.

En ce qui concerne la longueur racinaire (RL), et en l'absence de tout stress hydrique, les génotypes 'US1-DL' et 'ML2-5' ont présenté les valeurs moyennes les plus élevées, soient 4,70 cm et 4,52 cm, respectivement. En revanche, 'US06' et 'US2-6' ont enregistré les LR moyennes les plus faibles, soient 3,32 cm et 3,35 cm, respectivement (Figure 9). Dans l'ensemble, RL a augmenté sous stress modéré chez tous les génotypes et pour les deux générations de graines, en particulier pour 'ML2-10' et 'ML2-5', qui ont maintenu leur supériorité (plus de 6 cm) (Figure 9A). Pour le stress hydrique sévère, une forte diminution de RL a été notée dans tous les génotypes (Figure 9B). Là encore, et contrairement aux autres, 'ML2-5' et 'ML2-10' ont montré et conservé la plus faible réduction de RL de 47 et 46%, respectivement, dans la génération M<sub>2</sub>, et de 53 et 52 %, dans la génération M<sub>3</sub>. Cela indique que 'ML2-10' et 'ML2-5' sont stables pour le développement et la croissance racinaire même en présence d'une sécheresse sévère.



**Figure 9** : Effet du stress hydrique sur la longueur des racines (RL) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations, M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa) ; (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.

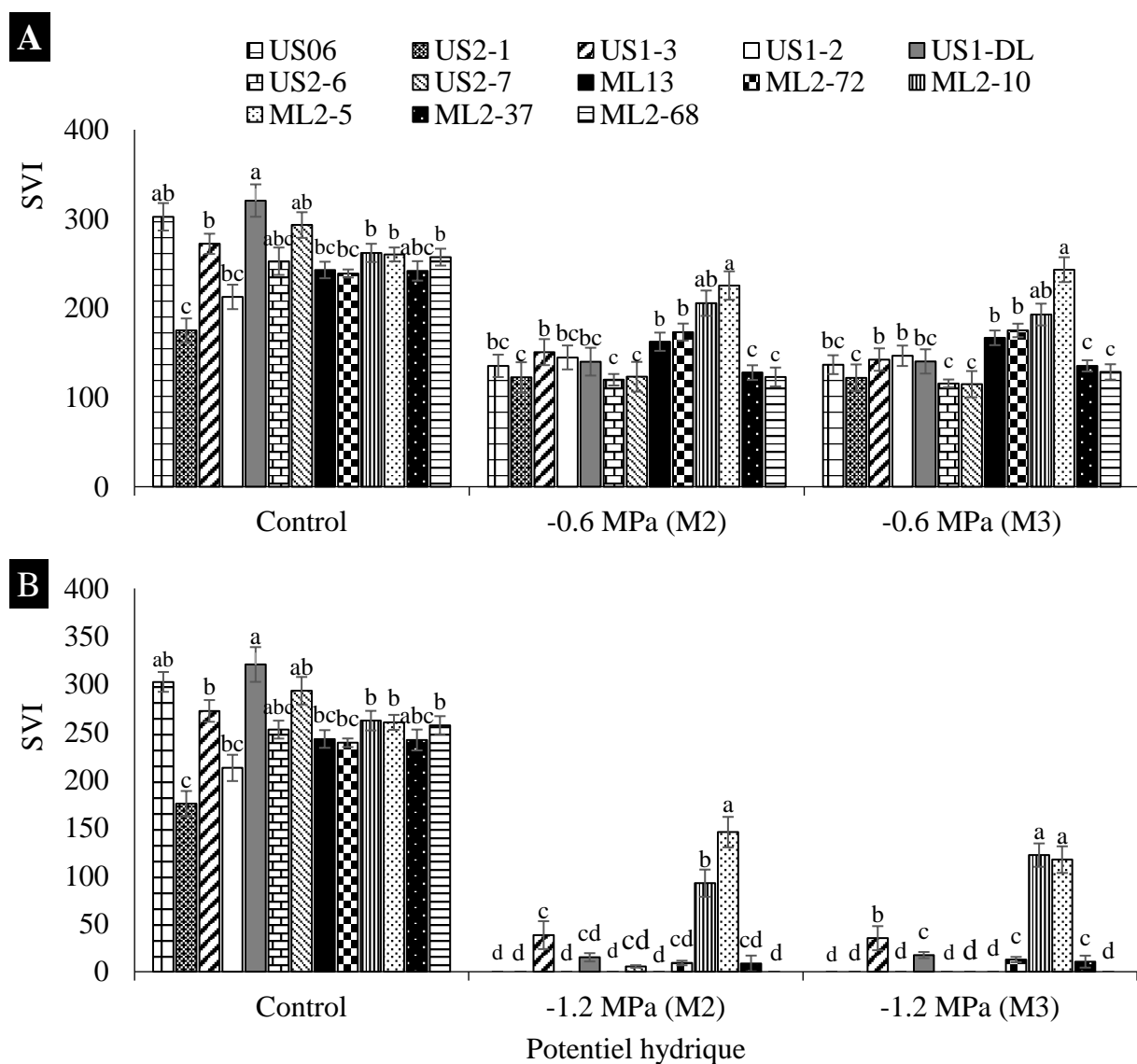
Dans les conditions non stressantes, le rapport racine/pousse (RSR) varie de 0,75 cm dans ‘US2-7’ à 1,22 cm dans ‘US1-DL’. Hormis ‘US1-2’, ‘ML2-37’ et ‘US1-DL’, tous les génotypes étudiés ont montré une tendance à l’augmentation de la RSR en réduisant le potentiel osmotique de 0 à -1,2 MPa (Figure 10). Sous contrainte modérée (-0,6 MPa), le RSR fluctue entre 0,39 (US1-2) et 1,49 (ML2-10) dans M<sub>2</sub> et de 0,35 (US1-2) à 1,54 (ML2-10) dans M<sub>3</sub> (Figure 10A). Sous stress sévère (-1,2 MPa), les valeurs de RSR les plus élevées ont été enregistrées chez ‘ML2-5’ (1,61 en M<sub>2</sub> et 1,71 en M<sub>3</sub>) et ‘ML2-10’ (1,53 en M<sub>2</sub> et 1,76 en M<sub>3</sub>) (Figure 10B). Une augmentation du RSR indique que les génotypes arrivent à développer une souplesse d’adaptation aux conditions défavorables exprimée par leur système racinaire. Une fois de plus, les mutants ‘ML2-10’ et ‘ML2-5’ confirment leur performance et leur stabilité en présentant le RSR le plus élevé sous stress modéré et sévère.



**Figure 10** : Effet du stress hydrique sur le rapport racine/pousse (RSR) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations, M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa); (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le test DMRT.



Quant à l'indice de vigueur des jeunes plantules (SVI), les valeurs les plus élevées ont été trouvées dans les conditions non stressantes, avec une variation de 175,36 chez 'US2-1' à 320,63 chez 'US1-DL' (Figure 11). Sous stress hydrique modéré (-0,6 MPa), le SVI diminue significativement, allant de 119,89 (US2-6) à 225,48 (ML2-5) dans la génération M<sub>2</sub> et de 114,96 (US2-7) à 243.20 (ML2-5) dans la génération M<sub>3</sub> (Figure 11A). Avec un stress sévère (-1,2 MPa), les mutants 'ML2-5' et 'ML2-10' ont montré les valeurs de SVI les plus élevées, à savoir 145,67 et 116,97 en M<sub>2</sub> et 92,40 et 121,69 en M<sub>3</sub>, respectivement (Figure 11B), ce qui témoigne de leur tolérance à ce niveau de sécheresse sévère qui pourrait sévir au début de la croissance précoce des jeunes plantules.



**Figure 11** : Effet du stress hydrique sur l'indice de vigueur des semis (SVI) chez 11 mutants de sésame et leurs deux types sauvages évalués sur deux générations, M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> : (A) stress modéré (-0,6 MPa) ; (B) contrainte sévère (-1,2 MPa). Les valeurs moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ) selon le DMRT.

### I.3. Discussion

Dans la présente étude, tous les paramètres de germination des graines mesurés, GP, GR et MGT, ont été affectés, avec une diminution de GP et GR, et une augmentation de MGT, dans tous les génotypes étudiés, en réponse à l'exposition au stress. Ceci est en accord avec les résultats des études antérieures sur le sésame (Mensah et al., 2006 ; Boureima et al., 2011; El Harfi et al., 2016; Dissanayake et al., 2020), ainsi que sur d'autres cultures oléagineuses comme le colza (Channaoui et al., 2017, 2019), le tournesol (Luan et al., 2014) ou le carthame (Zraibi et al., 2011). Cela pourrait être dû à une altération des enzymes et des hormones présentes dans les graines ou à l'induction des radicaux libres, ce qui modifie les voies métaboliques des graines germant sous stress hydrique (Botía et al., 1998 ; Almas et al., 2013). D'ailleurs, en raison d'une déshydratation prononcée des graines, se produit une altération des mécanismes menant au développement de l'embryon (Gill et al., 2003). En fait, la germination des graines est directement liée à l'utilisation des réserves, de respiration et de phytohormones qui sont toutes affectées pendant le développement de l'embryon dans la graine stressée (McDonald, 2007 ; Haouari et al., 2013). Par conséquent, le développement de génotypes avec une efficacité métabolique des semences plus élevée dans des conditions de sécheresse est un trait souhaitable pour l'amélioration des cultures. Dans notre cas, l'ensemble des génotypes ont été légèrement affectés par un stress hydrique modéré, alors que dans des conditions sévères, la germination a été considérablement réduite. Pour certains, la germination a été totalement inhibée dans les deux générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>. Ces résultats sont en accord avec ceux de Boureima et al. (2011), El Harfi et al. (2016) et Dissanayake et al. (2020) rapportant que la germination des graines de sésame est complètement inhibée par un potentiel hydrique inférieur à -1 MPa de PEG. Cependant, certains mutants ont continué à germer dans cette situation particulière, montrant leur tolérance à un niveau assez élevé de stress hydrique. C'est le cas des mutants 'ML2-5' et 'ML2-10' qui s'avèrent les plus intéressants par leur stabilité dans les deux générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>, et les moins affectés, avec une réduction moyenne respective de moins de 63 et 70%. Il s'agit, jusqu'à présent, d'une première au monde, étant l'unique rapport sur un matériel génétique de sésame ayant réussi à germer sous un potentiel osmotique de -1,2 MPa. Le taux de germination (GR) est l'un des indices utilisés pour évaluer la tolérance des cultures à la sécheresse. Une réduction du taux de GR, est l'une des réponses les plus courantes des plantes exposées à la sécheresse (Gordin et al., 2015 ; Ahmad et al., 2018). Nos résultats montrent que la germination des ressources génétiques concernées diminue considérablement avec le déficit en eau, ce qui est en accord avec les

résultats d'El Harfi et al. (2016) et Bakhshandeh et al. (2017) dans le sésame. Néanmoins, les mutants 'ML2-5' et 'ML 2-10' disposent des GR les plus élevées, dans les générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>, sous stress hydrique modéré (80% et 75%, respectivement) et sévère (40% et 25%, respectivement). Le mutant 'ML2-5' en particulier, est le plus intéressant car il a montré, non seulement le taux de germination le plus élevé, mais aussi le temps de germination moyen le plus bas (MGT), dans les conditions les plus stressantes. Il est bien connu que dans de telles contraintes, la graine nécessite plus de temps pour ajuster le potentiel osmotique interne à l'égard de l'environnement externe (Santarém et al., 1996) et, par conséquent, laisse plus de temps pour germer, par rapport aux conditions non stressantes. Cependant, un retard dans le MGT peut nuire à la réussite de l'établissement d'un peuplement de cultures. Par conséquent, et sur la base de tous les paramètres de germination des graines étudiés, les mutants 'ML2-5', 'ML2-10', 'ML2-37' et 'ML2-72' sont les plus tolérants au niveau élevé de stress hydrique. Ils pourraient être considérés comme un matériel génétique nouveau et pertinent qui est tolérant à la sécheresse au stade germination. À l'heure de publication de ce travail, aucun matériel similaire de sésame n'a été rapporté dans la littérature.

Concernant la croissance précoce des jeunes plantules, une réduction remarquable de la longueur des pousses (SL) a été observée avec la diminution du potentiel hydrique de 0 à -1,2 MPa. Cela pourrait être dû à la grande sensibilité des tissus des pousses au déficit en eau (Okçu et al., 2005). Des résultats similaires ont été rapportés pour le sésame par Mensah et al. (2006), El Harfi et al. (2016) et Dissanayake et al. (2020). Cependant, nos résultats montrent que parmi les génotypes étudiés, 'ML2-10', 'ML2-5', 'ML2-37' et 'ML2-72' sont les plus tolérants à la sécheresse. En effet, sous stress modéré, 'ML2-10' et 'ML2-5' ont développé une SL d'environ 2 cm en M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>, et même sous stress sévère, les deux ont maintenu un niveau SL au-dessus de 1 cm au cours des deux générations. Dans des études antérieures sur le sésame, aucune croissance de pousses n'a été signalée pour des conditions similaires de sécheresse sévère. En outre, la longueur des racines a été considérablement réduite par stress hydrique sévère (-1,2 MPa). Cependant, RL a été améliorée sous un stress modéré, par rapport au contrôle (sans stress). La diminution de RL pourrait être due à une réduction de la multiplication cellulaire dans les méristèmes racinaires (Fraser et al., 1990). Des résultats analogues ont été rapportés par Boureima et al. (2011) qui ont décrit que la longueur des racines augmente sous un stress modéré (-0,5 MPa) et diminue à un stress sévère (-1 MPa) chez le sésame au Sénégal. De même, d'autres études préalables ont montré, dans le cas du stress sévère, une réduction significative de la longueur des racines (Mensah et al., 2006 ; Bor et al., 2009 ; El Harfi et al., 2016 ; Dissanayake et al., 2020). Dans nos recherches, les racines les

plus longues ont été trouvées dans ‘ML2-10’ et ‘ML2-5’, à la fois sous un stress sévère et modéré et pour les deux générations. Ces résultats sont intéressants en termes de tolérance précoce à la sécheresse et de stabilité génétique. Certes, les caractères racinaires sont les premiers à être affectés dans des conditions de sécheresse, et les génotypes présentant de meilleures performances sont les plus tolérants (Saxena et al., 2002). De plus, la capacité d’une plante à développer un système racinaire étendu améliore sa tolérance à la sécheresse (Sikder et al., 2009). Ainsi, la morphologie et/ou le taux de croissance des racines peuvent être de bons marqueurs dans la sélection des variétés tolérantes à la sécheresse (Wahbi, 1995 ; Malik et al., 2002).

Le rapport racines-pousses (RSR) est l’un des mécanismes par lesquels les plantes font face aux limitations imposées par l’environnement. En effet, un RSR élevé signifie une croissance plus rapide de la racine par rapport à la partie aérienne. Nos résultats ont montré que des stress modérés et sévères entraînent l’augmentation de ce ratio dans la plupart des génotypes. Le RSR des génotypes testés varie considérablement, et ‘ML2-5’, ‘US1-3’ et ‘ML2-10’ sont les plus tolérants au stress modéré et sévère aux générations M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>, en présentant les valeurs RSR les plus élevées. Enfin, l’indice de vigueur des plantules (SVI), qui combine la germination et la croissance des pousses, est plus sensible à la sécheresse et pourrait alors être considéré comme un indicateur efficace de la tolérance à la sécheresse dans les cultures (Dhanda et al., 2004). Nos résultats ont montré une diminution du SVI après l’exposition à la sécheresse, ce qui est en accord avec les rapports de Spielmeyer et al. (2007) dans le blé et Koskosidis et al. (2020) dans le pois chiche. Les lignées mutantes ‘ML2-5’, ‘ML2-10’, ‘ML2-37’ et ‘ML2-72’ sont les moins touchées en maintenant le SVI le plus élevé sous contraintes modérées et sévères, confirmant par conséquent, leur importante tolérance au stress hydrique.

#### **I.4. Conclusion**

En conclusion, il s’agit du premier rapport ayant abouti à des mutants de sésame hautement tolérants et stables vis-à-vis de la sécheresse sévissant au cours de la germination des graines et les premiers stades de croissance, réussissant à germer et à pousser sous stress hydrique sévère correspondant à un potentiel osmotique de l’eau de -1,2 MPa. Néanmoins, une expérimentation sur le terrain, avec un régime d’irrigation déficitaire, serait nécessaire pour confirmer ce potentiel. Les mutants, ‘ML2-5’, ‘ML2-10’, ‘ML2-37’ et ‘ML2-72’, pourraient être exploités comme germoplasme prometteur pour développer des cultivars à haut potentiel de germination dans des conditions limitantes en eau. Par ailleurs, il serait

intéressant d'étendre l'évaluation de la tolérance de ces génotypes au stade adulte, notamment à la floraison et le remplissage des grains.

## **II. Évaluation de la réponse de 11 mutants M<sub>3</sub> du sésame et leurs parents sauvages à la sécheresse durant la floraison**

### **II.1. Effets du génotype et du régime hydrique sur les traits étudiés**

Les résultats de l'ANOVA ont révélé l'existence de différences significatives entre les 13 génotypes (G) pour tous les caractères étudiés (Tableau 8). En plus, la variation attribuable au régime hydrique (WR) est significative pour tous les paramètres, à l'exception du nombre de graines/capsule (NSC). De même, la variation imputable à l'interaction  $G \times WR$  est significative pour tous les caractères, sauf pour le NSC. Cela stipule que les génotypes ont répondu différemment aux régimes hydriques. Les mutants 'US1-DL', 'ML2-10', 'ML2-37' et 'US2-7' se sont avérés mieux adaptés aux conditions optimales de l'eau, alors que les mutants 'ML2-37', 'ML2-72' et 'ML2- 5' se sont, à l'opposé, bien comportés aux conditions de stress hydrique, et peuvent ainsi être utilisés dans le développement de nouvelles variétés adaptées à ces contraintes d'eau particulières. Nonobstant, il importe de noter que, pour le programme de sélection du sésame, le matériel génétique recherché est celui qui a montré de bonnes performances dans les deux régimes hydriques.

L'adaptation et les performances spécifiques des génotypes étudiés dans des conditions bien arrosées (FI) ou stressées (RI), sont présentés et discutés dans les sous-sections suivantes.

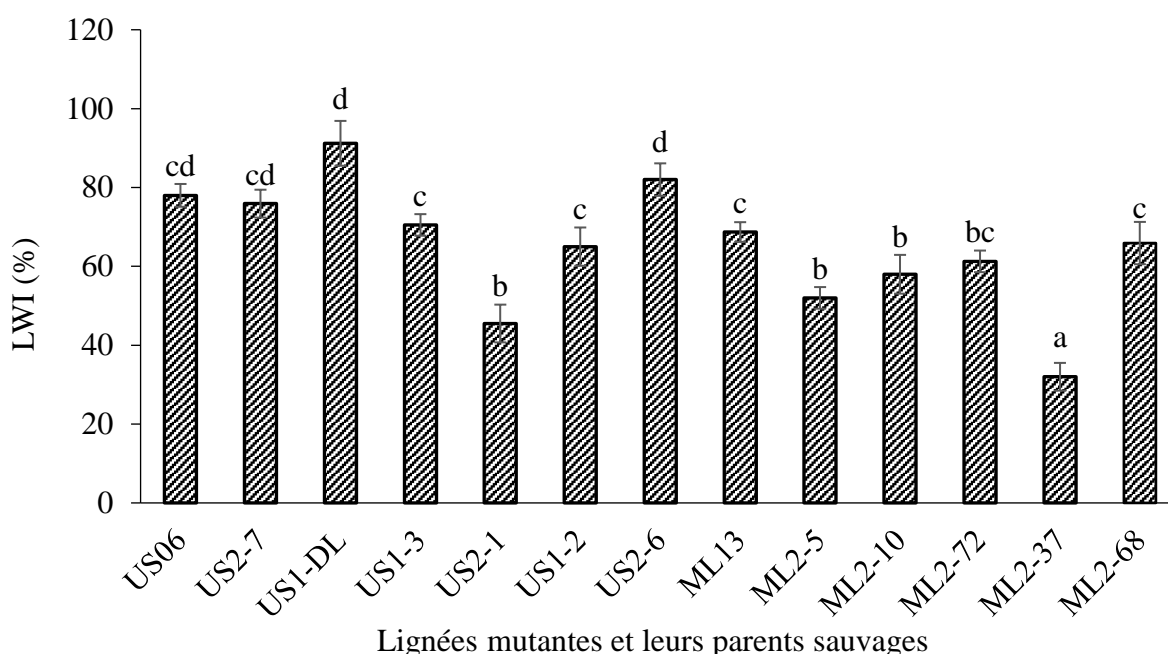
**Tableau 8** : Résultats de l'analyse de la variance (carrés moyens et niveaux de significativité des différences) de 13 géotypes de sésame évalués dans deux conditions de régime hydrique.

Source de variation	DF	Valeurs carrées moyennes										
		LWI	PH	RL	RWC	SR	CC	PRO	NCP	NSC	YP	SSI
Géotype (G)	12	13491,60 ***	12424,75 ***	2939,37 ***	9897,62 ***	104,94 ***	1049,78 *	1256,12 **	10112,53 ***	250,20 *	308,81 ***	171 **
Régime hydrique (WR)	1	92781,34 ***	1341,25 **	1613,95 ***	1413,35 ***	434,26 ***	1207,16 **	3684,32 ***	5522,5 ***	580,13	348,97 ***	316 ***
G × WR	12	117,54 ***	2011,15 **	2048,29 ***	9507,94 ***	110,66 ***	340,37 **	4697,02 ***	1529,03 ***	367,53	110,61 ***	203 ***
Erreur	52	13,37	31,28	6,54	22,87	0,15	9,08	0,45	3,35	13,33	1,48	0,11

**DF** : degré de liberté; **LWI** : indice de flétrissement des feuilles; **PH** : hauteur de la plante; **RL** : longueur de la racine; **RWC** : teneur relative en eau des feuilles; **SR** : résistance stomatique; **CC** : teneur en chlorophylle; **PRO** : teneur en proline dans les feuilles; **NCP** : nombre de capsules par plante; **NSC** : nombre de graines par capsule; **YP** : rendement en graines par plante; **SSI** : indice de sensibilité au stress. \*, \*\*, \*\*\*: Variation (carré moyen) significative à  $P < 0,05$ ,  $P < 0,01$  et  $P < 0,001$ , respectivement.

## II.2. Effet du déficit hydrique sur les caractères morphologiques

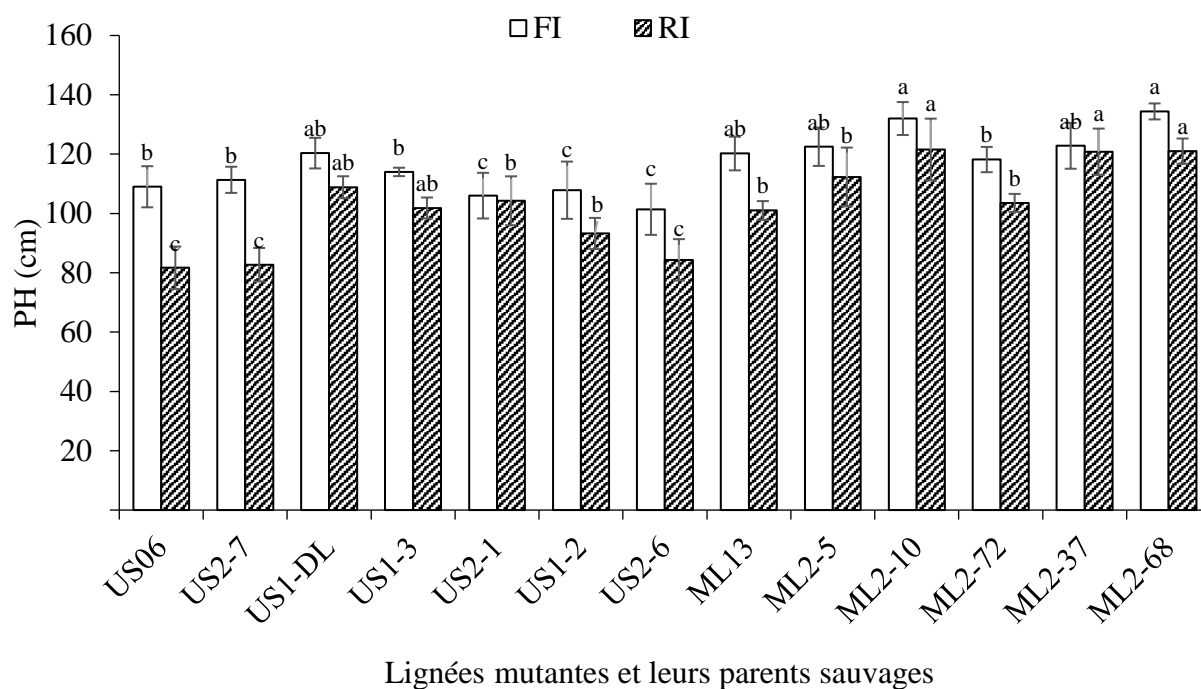
Dans l'ensemble, en raison du stress, on note l'existence de signes marqués par le flétrissement des feuilles, avec une variation significative entre les mutants (Figure 12). Le mutant 'ML2-37' présente l'indice de flétrissement des feuilles (LWI) le plus bas, avec une valeur moyenne de 32%, suivi de 'US2-1' (45,50%) et 'ML2-5' (52,00%), indiquant leur maintien d'un niveau d'humidité plus élevé dans les feuilles que les témoins et les autres mutants. En revanche, 'US1-DL' et 'US2-6', avec des LWI de 91,2% et 82%, sont les plus touchés par la sécheresse. Le LWI moyen global est de 63,42%.



**Figure 12:** Variation de l'indice de flétrissement des feuilles (LWI) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan.

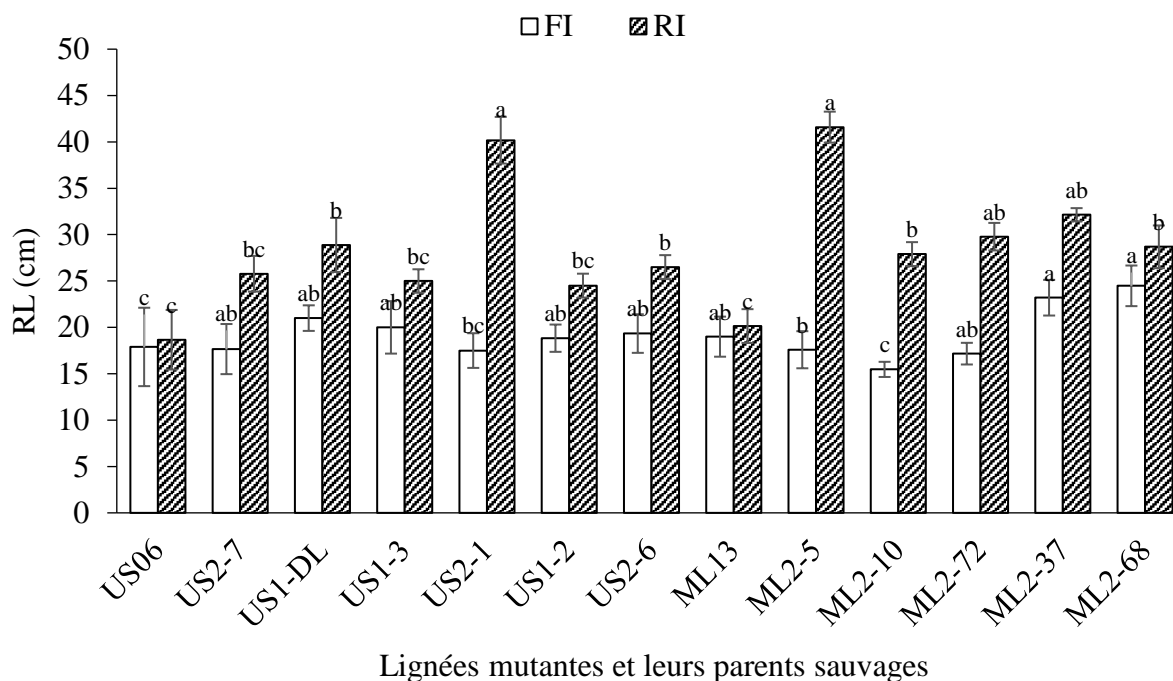
La hauteur de la plante (PH) quant à elle, varie de 101,4 cm chez le mutant 'US2-6' à 134,4 cm chez 'ML2-68' dans les conditions FI, et de 81,69 cm chez 'US06' à 121 cm chez 'ML2-68' sous les conditions RI (Figure 13). Cependant, les autres mutants présentent soit un niveau intermédiaire, soit un niveau élevé de tolérance à la sécheresse. En particulier, les mutants 'US2-1' et 'ML2-37' sont les plus tolérants en gardant un niveau de croissance des plantes plus élevé en cas de déficit hydrique, par rapport au reste des génotypes, avec un PH de 104,26 cm et de 120,80 cm, respectivement.





**Figure 13:** Variation de la hauteur des plantes (PH) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

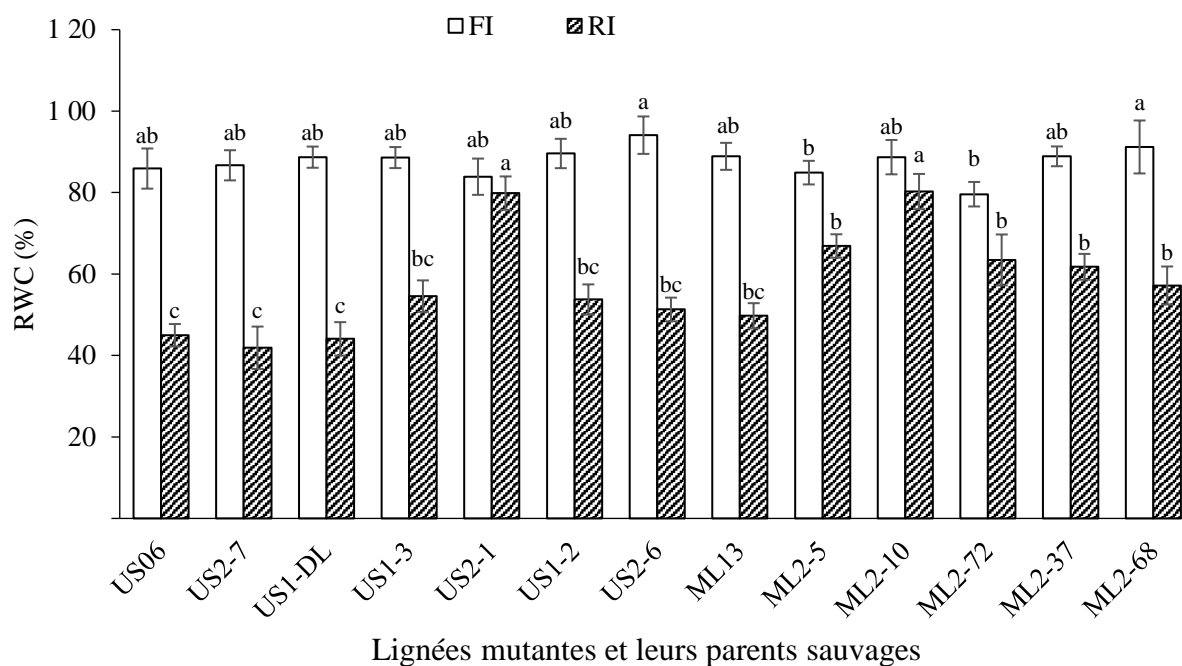
Comme le montre la figure 14, la longueur racinaire (RL) augmente de manière significative pour tous les génotypes dans les conditions de sécheresse. Dans les conditions FI, la RL a montré une valeur moyenne d'environ 19 cm, avec une variation de 15,47 cm pour 'ML2-10' à 24,48 cm pour 'ML2-68'. Cependant, dans les conditions RI, la RL moyenne est de 28,34 cm, en variant de 18,66 cm chez 'US06' à 41,59 cm chez 'ML2-5'. Dans les conditions de sécheresse, les mutants 'ML2-5' et 'US2-1' présentent la RL la plus élevée de 41,59 cm et 40,18 cm, respectivement.



**Figure 14:** Variation de la longueur des racines (RL) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

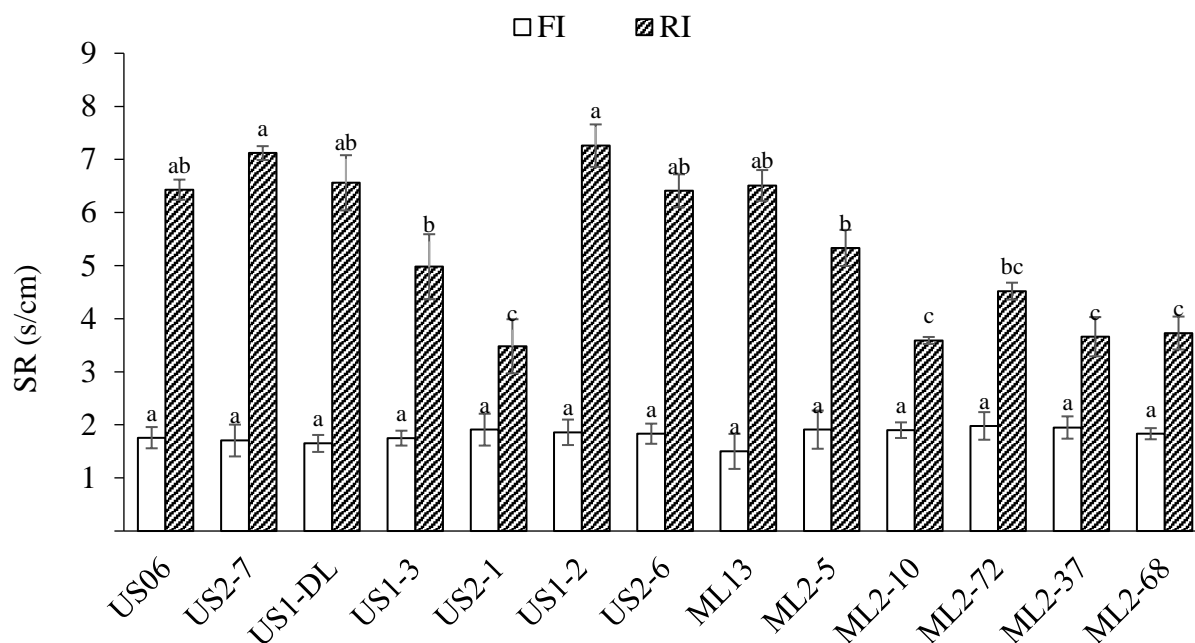
### II.3. Effet du déficit hydrique sur les traits physiologiques

Les valeurs de la teneur relative en eau (RWC) les plus élevées ont été observées sous régime FI, avec une moyenne de 87,35% et une variation allant de 79,6% chez 'ML2-72' à 94,1% chez 'US2-6' (Figure 15). Les valeurs les plus basses par contre, ont été affectées à RI, dont la moyenne est 56,89% et des niveaux allant de 41,9% pour 'US2-7' à 80,25% pour 'ML2-10'. Dans l'ensemble, sous stress hydrique, une diminution de la RWC a été constatée pour les 13 génotypes de sésame étudiés. Néanmoins, une RWC plus élevée dans des conditions de stress a été observée chez les mutants 'US2-1' (79,87%), 'ML2-10' (80,25%), 'ML2-72' (63,47%) et 'ML2-5' (66,89%).



**Figure 15 :** Variation de la teneur relative en eau (RWC) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

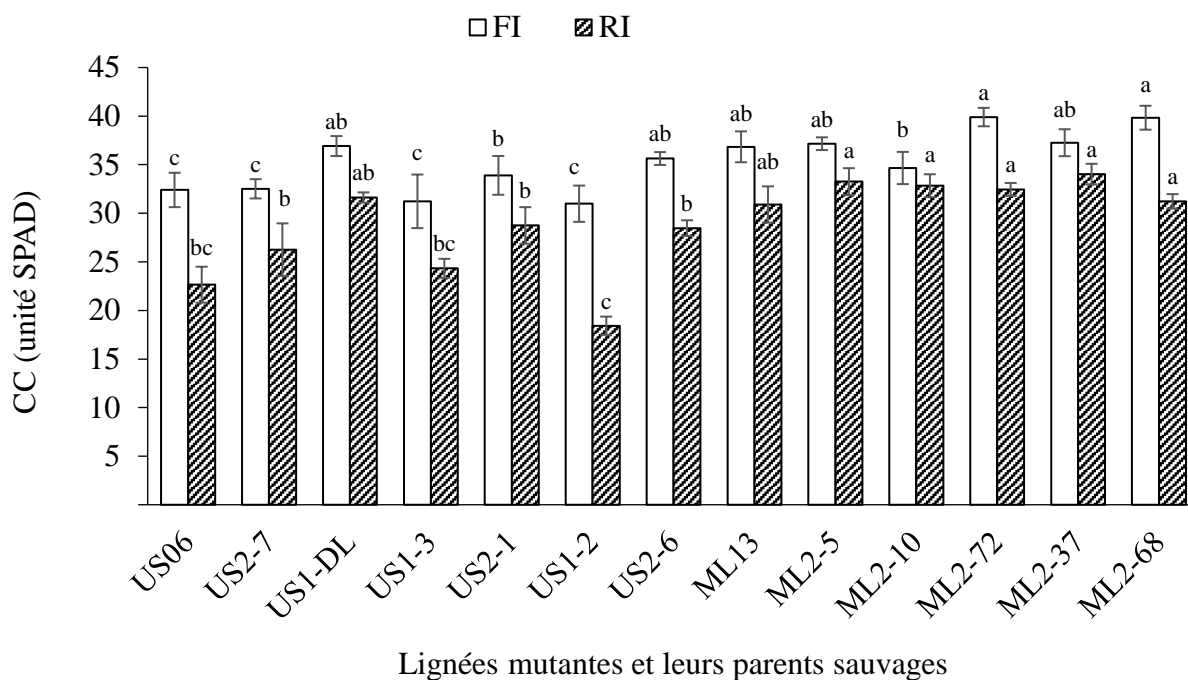
Contrairement à RWC, la résistance stomatique (SR) a augmenté dans les feuilles des plantes de sésame soumises à la sécheresse (Figure 16). La résistance stomatique est relativement stable pour les génotypes en conditions FI, allant de 1,5 s/cm pour 'ML13' à 1,98 s/cm pour 'ML2-72'. En revanche, dans les conditions RI, une grande variation est remarquée, avec la valeur la plus élevée (7,26 s/cm) enregistrée chez 'US1-2' et la plus faible (3,48 s/cm) chez 'US2-1'. Les valeurs de SR plus élevées en raison du stress hydrique ont été trouvées dans mutants 'US1-2' (7,26 s/cm), 'US2-7' (7,12 s/cm) et 'US1-DL' (6,56 s/cm). Cependant, dans les mêmes conditions de stress, le mutant 'US2-1', suivi de 'ML2-10' et 'ML2-37', ont présenté les plus faibles valeurs de SR de 3,48 s/cm, 3,59 s/cm et 3,66 s/cm, respectivement.



Lignées mutantes et leurs parents sauvages

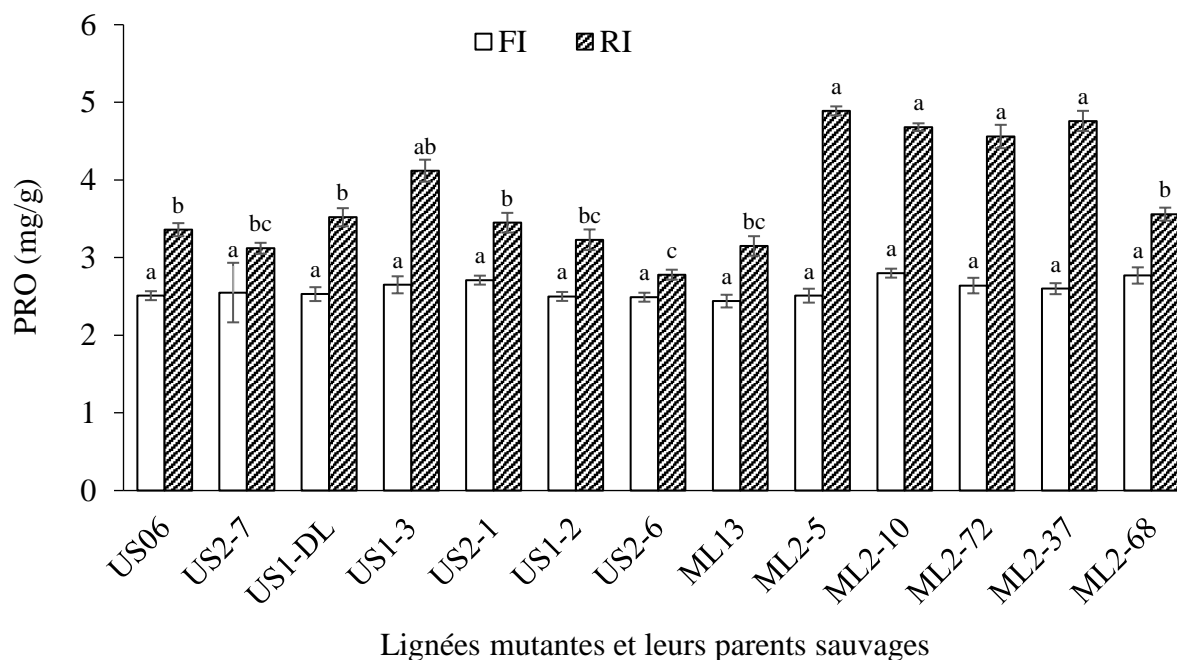
**Figure 16 :** Variation de la résistance stomatique (SR) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

D'après la figure 17, tous les génotypes évalués ont montré une teneur en chlorophylle (CC) réduite sous stress hydrique. En l'absence de stress, CC est, en moyenne, de 34,52 unités SPAD et varie de 30,98 unités SPAD dans 'US1-2' à 39,90 unités SPAD dans 'ML2-72'. Dans les conditions RI, le CC moyen chute à moins de 29 unités SPAD, avec une gamme comprise entre 18,42 unités SPAD dans 'US1-2' et 34,03 unités SPAD dans 'ML2-37'. La plus faible teneur en CC est observée dans les génotypes 'US1-2' (18,42 unités SPAD) et 'US06' (22,65 unités SPAD). Au contraire, les mutants 'ML2-37' et 'ML2-5' ont montré des teneurs beaucoup plus élevées de CC sous stress hydrique, soient 34,03 et 33,26 unités SPAD, respectivement.



**Figure 17 :** Variation de la teneur en chlorophylle (CC) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

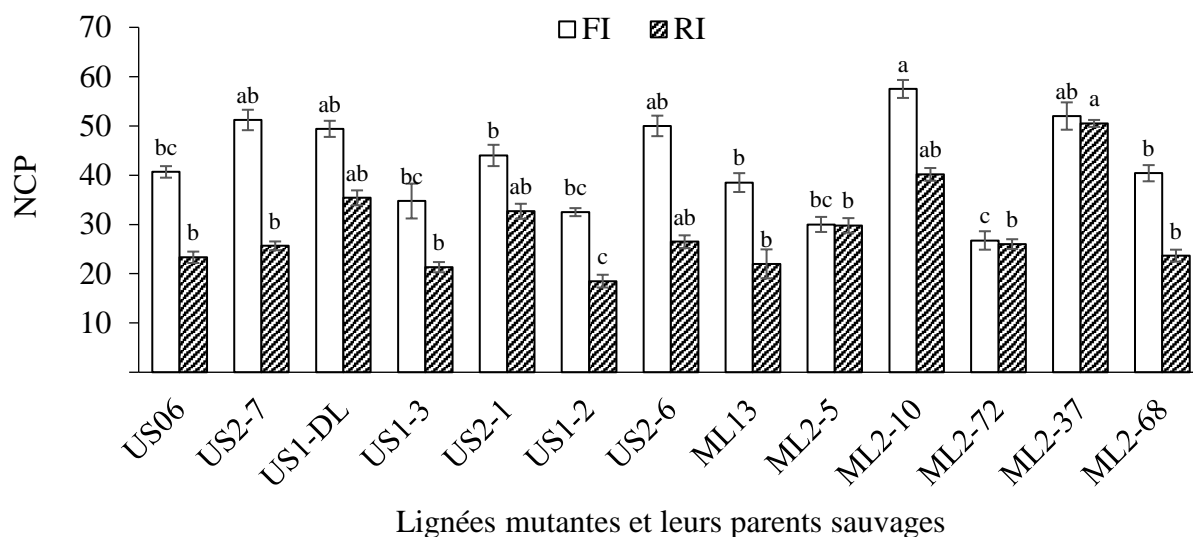
En outre, les résultats ont montré que le stress hydrique appliqué augmente l'accumulation de proline (PRO) dans les feuilles des génotypes étudiés (Figure 18) qui est, en moyenne, de l'ordre de 2,5 mg/g dans les conditions FI. Toutefois, avec le stress hydrique, la PRO varie de 2,78 mg/g chez le mutant 'US2-6' à 4,89 mg/g chez le mutant 'ML2-5'. Les lignées mutantes 'US2-6', 'US2-7' et 'US1-2' ont montré la plus faible accumulation de proline sous stress hydrique, avec une PRO de 2,78, 3,12 et 3,45 mg/g, respectivement. Tandis que les plus fortes accumulations de PRO ont présentées dans les lignées mutantes 'ML2-5' (4,89 mg/g) et 'ML2-37' (4,76 mg/g).



**Figure 18 :** Variation de la teneur en proline (PRO) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

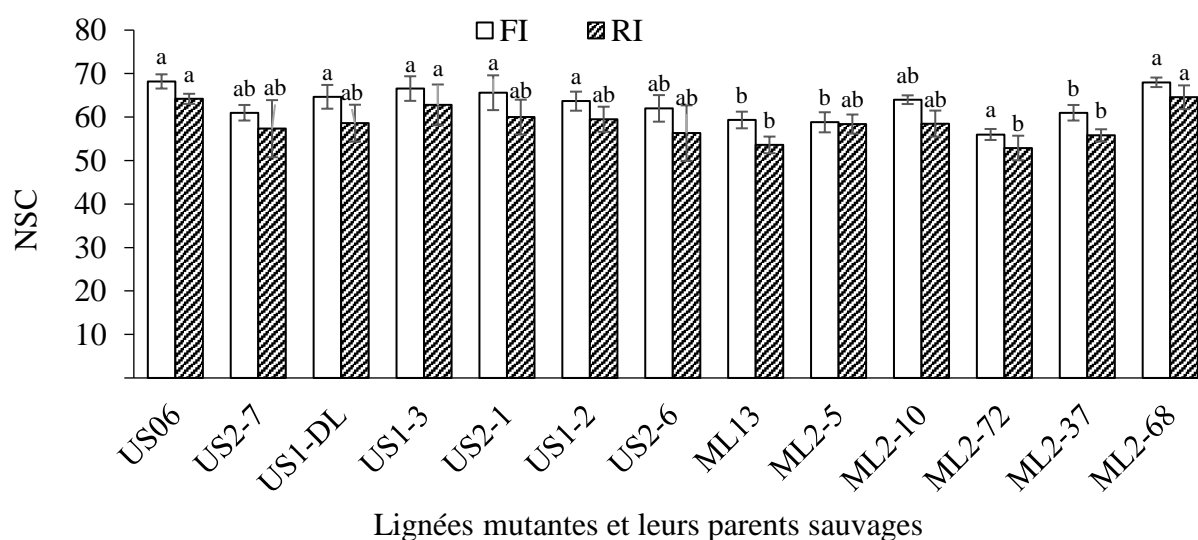
#### II.4. Effet du déficit hydrique sur les traits agronomiques

Le nombre de capsules par plante (NCP) a été fortement et négativement impacté par le stress hydrique. En moyenne, le NCP est d'environ 42 pour le régime FI et 29 pour le régime RI. Il varie de 26,75 chez 'ML2-72' à 57,5 chez 'ML2-10', dans les conditions FI, et de 18,5 chez 'US1-2' à 50,5 chez 'ML2-37', dans les conditions RI (Figure 19). Le NCP le plus basse a été observé chez les mutants 'US1-2' (18,50) et 'ML13' (22,00). En revanche, les NCP les plus élevés ont été enregistrés par les mutants 'ML2-37' (50,50) et 'ML2-10' (40,16).



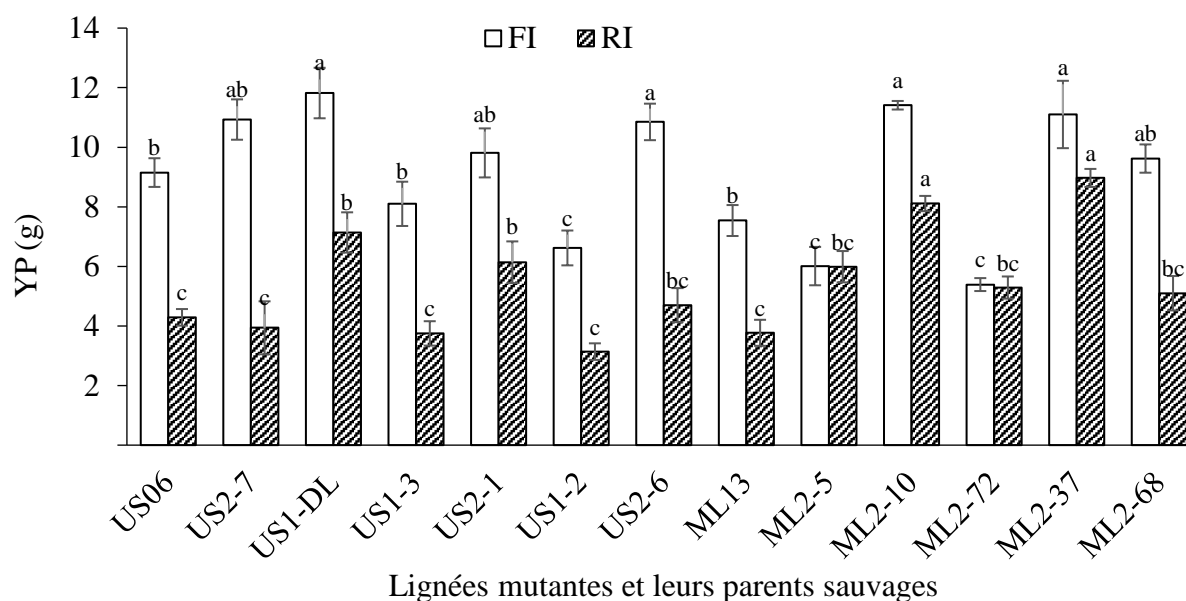
**Figure 19 :** Variation du nombre de capsules par plante (NCP) de 13 géotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

Dans des conditions bien arrosées, le NSC moyen global est de 62,86 et varie de 56 (ML2-72) à 68,2 (US06). En présence de stress hydrique, la valeur moyenne est de 59,11, avec une fourchette de variation allant de 53,6 (ML13) à 64,56 (ML2-68) (Figure 20). Cependant, les plus faibles NSC ont été enregistrées dans 'ML13' (53,60) et 'ML2-72' (72,82). En revanche, les mutants 'ML2-68' et 'US06' ont montré les valeurs les plus élevées de NSC, soient 64,56 et 64,20, respectivement.



**Figure 20 :** Variation du nombre de graines/capsule (NSC) de 13 géotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

Le rendement en graines par plante (YP) s'avère également significativement réduit en cas de déficit hydrique (Figure 21). En l'absence de sécheresse, YP varie de 5,39 g chez le mutant 'ML2-72' à 11,82 g chez 'US1-DL', avec une valeur moyenne de 9,40 g ; alors que, sous stress hydrique, le YP moyen est de 6,10 g, et fluctue entre 3,14 g chez le mutant 'US1-2' et 10,97 g chez 'ML2-37'. Les rendements en graines les plus faibles ont été remarqués dans 'US1-2' (3,14 g), 'US1-3' (3,75 g) et 'ML13' (3,77 g), tandis que les rendements les plus élevés ont été enregistrés dans 'ML2-37' (8,97 g), 'ML2-10' (8,11 g) et 'US1-DL' (7,14 g).

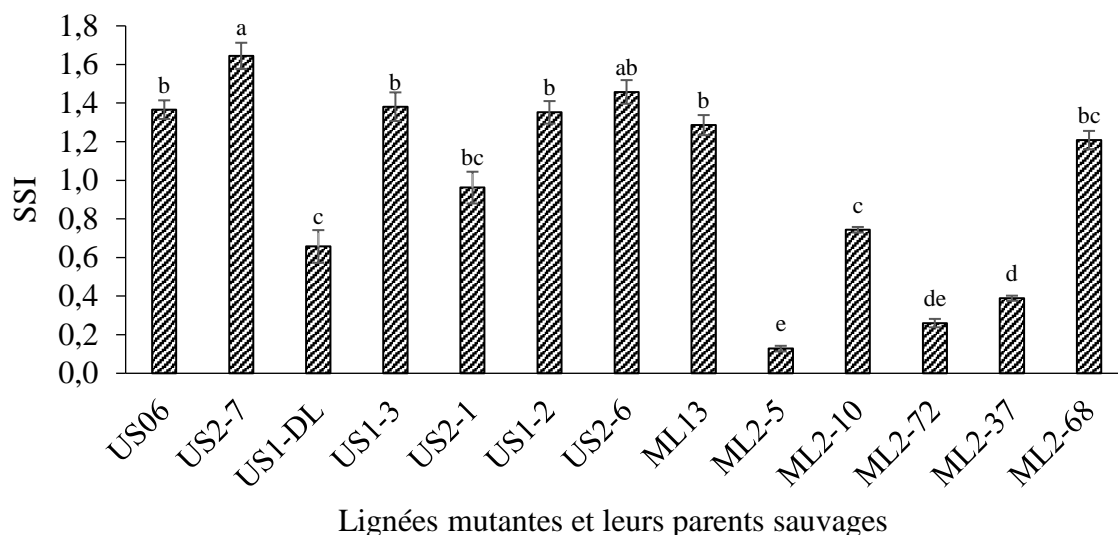


**Figure 21 :** Variation du rendement des semences par plante (YP) de 13 génotypes de sésame évalués dans des conditions d'irrigation complète (FI) et d'irrigation restreinte (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

## II.5. Indice de sensibilité au stress

Les résultats ont montré que l'indice de sensibilité au stress (SSI) varie de 0,12 pour 'ML2-5' à 1,57 pour 'US2-7' (Figure 22). Les mutants prometteurs 'ML2-5', 'ML2-72' et 'ML2-37' présentent le SSI le plus bas (0,12, 0,26 et 0,38, respectivement). Par contre, le SSI le plus élevé (1,64) est présenté par le mutant 'US2-7', suivi de 'US2-6' (1,45), 'US1-3' (1,38) et 'US06' (1,36).





**Figure 22 :** Variation de l'indice de sensibilité au stress (SSI) dans 13 génotypes de sésame évalués en l'absence et en présence de stress dû à la sécheresse. Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

## II.6. Association entre les traits étudiés

Les résultats de la matrice de corrélation sont résumés dans le tableau 9. Il en ressort la présence de nombreuses corrélations fortes et significatives entre les caractères étudiés. Les associations les plus pertinentes existent entre SSI et le reste des traits étudiés. Ainsi, SSI est significativement ( $P < 0,01$ ) et négativement corrélé au RWC ( $r = -0,86$ ), CC ( $r = -0,68$ ), PRO ( $r = -0,67$ ), YP ( $r = -0,66$ ) et RL ( $r = -0,62$ ), alors qu'il est significativement ( $P < 0,01$ ) et positivement associé à LWI ( $r = 0,94$ ) et SR ( $r = 0,89$ ). Cela démontre que, sous les conditions de sécheresse, les génotypes tolérants présentent un faible SSI, maintiennent un rendement en graines élevé, accumulent plus de proline dans les feuilles, ont un système racinaire bien développé, préservent une teneur élevée en chlorophylle, gardent une conductance stomatique élevée et présentent un bon état hydrique associé à un faible flétrissement des feuilles. De plus, le rendement en graines par plante s'est avéré être fortement associé à NCP ( $r = 0,98$ ), LWI ( $r = -0,74$ ), SR ( $r = -0,73$ ) et RWC ( $r = 0,72$ ). Cela suggère que les génotypes à haut rendement se caractérisent par un nombre élevé de capsules par plante, un bon état hydrique des feuilles et un niveau élevé de conductance stomatique. Ces pertinentes corrélations, observées sous les deux régimes hydriques, ont permis de recommander que les capsules par plante, en tant que trait agro-morphologique, et la conductance stomatique comme paramètre physiologique, pourront être utilisées comme critères de sélection du sésame pour développer des variétés à haut rendement et adaptées à la fois aux conditions bien arrosées et de stress hydrique.

**Tableau 9 :** Coefficients de corrélation de Pearson entre les paramètres étudiés

	<b>PRO</b>	<b>YP</b>	<b>NSC</b>	<b>NCP</b>	<b>PH</b>	<b>RL</b>	<b>RWC</b>	<b>CC</b>	<b>SR</b>	<b>SSI</b>	<b>LWI</b>
<b>PRO</b>	1										
<b>YP</b>	-0,272	1									
<b>NSC</b>	-0,407*	0,410*	1								
<b>NCP</b>	-0,256	0,979***	0,314	1							
<b>PH</b>	-0,056	0,612***	0,261	0,566**	1						
<b>RL</b>	0,747***	-0,246	-0,344	-0,238	-0,084	1					
<b>RWC</b>	-0,482*	0,717***	0,472*	0,674***	0,652***	-0,363	1				
<b>CC</b>	-0,264	0,638***	0,069	0,593**	0,767***	-0,194	0,681***	1			
<b>SR</b>	0,482*	-0,730***	-0,501**	-0,672***	-0,707***	0,430*	-0,945***	-0,742***	1		
<b>SSI</b>	-0,674***	-0,663***	-0,486*	-0,614***	-0,540**	-0,618***	-0,864***	-0,680***	0,892***	1	
<b>LWI</b>	0,555**	-0,736***	-0,431*	-0,688***	-0,626***	0,501**	-0,910***	-0,693***	0,930***	0,940***	1

**PRO** : contenu proline dans les feuilles; **YP** : rendement en graines par plante; **NSC** : nombre de graines par capsule; **NCP** : nombre de capsules par plante; **PH** : hauteur de la plante; **RL** : longueur de la racine; **RWC** : teneur relative en eau des feuilles; **CC** : teneur en chlorophylle; **SR** : résistance stomatique; **SSI** : indice de sensibilité au stress; **LWI** : indice de flétrissement des feuilles. \*, \*\*, et \*\*\* significatifs à des niveaux de probabilité de 5 %, 1 % et 1%, respectivement.

## II.7. Discussion

Le flétrissement des feuilles est un indice de sensibilité/tolérance à la sécheresse (LWI) qui, plus il est faible, plus le génotype est tolérant (Subashri et al., 2009 ; Salunkhe et al., 2011). Le mutant 'ML2-37' présente le LWI le plus faible, suivi de 'US2-1' et 'ML2-5', indiquant leur maintien d'un niveau d'humidité plus élevé dans les feuilles que les témoins et les autres mutants. D'autre part, les mutants 'US2-1' et 'ML2-37' sont les plus tolérants en gardant un niveau de croissance des plantes plus élevé en cas de déficit hydrique, par rapport au reste des génotypes, avec un  $rPH > 0,86$ . On note encore une fois qu'il s'agit du premier travail sur le sésame ayant abouti à une réduction de 14% de la hauteur de la plante par rapport au témoin dans des conditions de sécheresse pendant la floraison. Il a été rapporté que, par rapport aux autres stades de croissance, le manque d'eau pendant la phase floraison-reproduction, rend les plantes plus sensibles à la sécheresse, probablement du fait que les ressources nutritionnelles sont plus mobilisées pour soutenir la croissance du système racinaire que pour le développement des graines (de Oliveira et al., 2013). C'est le cas des mutants 'ML2-5' et 'US2-1' qui présentent la RL la plus élevée dans des conditions de sécheresse ( $rRL > 2$ ), indiquant que ces génotypes ont développé un système racinaire plus profond pour chercher de l'eau, ce qui a augmenté leur capacité de tolérance à la sécheresse, par rapport aux parents 'ML13' et 'US06' qui n'ont montré aucune amélioration du système racinaire avec un  $rRL$  d'environ 1.

Dans les conditions de stress, la teneur relative en eau (RWC) la plus élevée a été observée chez les mutants 'US2-1', 'ML2-10', 'ML2-72' et 'ML2-5' ( $RWC > 63\%$ ). De même, la RWC de ces mutants est beaucoup plus élevée que celle du germoplasme de sésame évalué par Kadkhodaie et al. (2014), qui ont constaté une réduction de 43% de la RWC à la suite d'une restriction d'irrigation de 55%. En revanche, 'US2-7' et 'US1-DL' se sont sévèrement déshydratés, avec une  $RWC < 44\%$ . La capacité à maintenir une teneur élevée en eau dans les tissus foliaires semble être un mécanisme majeur de tolérance à la sécheresse (Rai et al., 2012). De même, les mutants 'US2-7', 'US1-2' et 'ML13' ont montré la plus forte augmentation de SR en raison du stress hydrique, enregistrant un  $rSR$  moyen  $> 5,50$ . Cependant, dans les mêmes conditions de stress, le mutant 'US2-1', suivi de 'ML2-10' et 'ML2-37', ont présenté les plus faibles augmentations de SR. Cela démontre que ces mutants ouvrent les stomates même en présence de stress hydrique, suggérant leur sensibilité moindre aux contraintes appliquées que les autres génotypes. Cependant, le développement et le rendement ont été affectés non seulement par la fermeture des stomates, mais également par la

réduction de la teneur en chlorophylle en cas de stress hydrique (Grieve et al., 2012). Les mutants 'ML2-10', 'ML2-37' et 'ML2-5' ont montré une réduction beaucoup plus faible de CC sous stress hydrique. Cela suggère que ces mutants pourraient maintenir un niveau élevé d'activité photosynthétique dans des conditions de sécheresse pendant la phase de floraison. Il a été rapporté que les génotypes tolérants à la sécheresse maintiennent une teneur élevée en chlorophylle sous stress (Allakhverdiev et al., 2000; Boureima et al., 2012; Guo et al., 2015). En outre, les lignées mutantes 'US2-6', 'US2-7' et 'US1-2' ont montré la plus faible accumulation de proline sous stress hydrique, avec un  $rPRO < 1,50$ , tandis que les lignées mutantes 'ML2-5' et 'ML2-37' ont accumulé plus de proline dans leurs feuilles, présentant un  $rPRO > 2$ . Dans cette étude, quatre mutants, à savoir 'ML2-72', 'ML2-10', 'ML2-37' et 'ML2-5', ont amassé plus de proline dans leurs feuilles ( $>4,5$  mg/g), suite à une irrigation déficitaire, qui est, à notre connaissance, la valeur la plus élevée jamais rapportée dans la littérature. En rassemblant des molécules osmolaires, comme la proline, les plantes réduisent leur potentiel osmotique et par conséquent maintiennent la turgescence cellulaire (Gill et al., 2003 ; Das et al., 2016). Par conséquent, ces mutants devraient avoir un meilleur statut hydrique que le reste des génotypes et, par conséquent, seraient considérés comme plus tolérants à la sécheresse.

Sur le plan agronomique, nos résultats ont prouvé que la sécheresse impacte négativement le rendement en graines et ses composantes dans tous les génotypes étudiés. Le nombre de capsules par plante (NCP) a été fortement impacté par le stress hydrique, enregistrant une réduction de plus de 30%. La réduction la plus élevée de NCP a été observée chez les mutants 'US2-7' et 'US2-6', avec un  $rNCP < 0,70$ . En revanche, trois mutants, à savoir 'ML2-5', 'ML2-72' et 'ML2-37', ont montré un  $rNCP$  d'environ 1, c'est-à-dire avec presque aucune réduction de ce paramètre dans des conditions de stress hydrique. Ces mutants forment le tout premier germoplasme de sésame avec une telle performance et sont donc prometteurs dans la sélection pour la tolérance à la sécheresse. Des rapports antérieurs ont souligné que le NCP est réduit de 19 à 53% lorsque les plantes de sésame sont soumises à une restriction d'irrigation de 50 à 60% (Golestani & Pakniyat, 2015 ; Gholamhoseini, 2020). Le mutant 'ML2-37' s'avère le plus intéressant parmi tous les génotypes étudiés, en maintenant le NCP le plus élevé, en moyenne, sous les régimes FI et RI. Concernant NSC, les mutants 'ML2-5' et 'ML2-72' ont montré la moindre réduction de NSC, ne dépassant pas 4%, ce qui confirme leur plus grande tolérance au stress hydrique appliqué. Dans leur étude, Gholamhoseini (2020) a constaté que le NSC est réduit de 23,6% dans des conditions de

sécheresse, suite à une restriction d'irrigation de 50%. Nos résultats suggèrent que les plantes stressées ont tendance à réduire le nombre de capsules par plante plutôt que le nombre de graines par capsule. La plus forte réduction de YP ( $r_{YP} < 0,45$ ) a été observée dans 'US2-7' et 'US2-6' sous les deux régimes hydriques. Néanmoins, les mutants 'ML2-10' et 'ML2-37' sont les plus prometteurs en présentant l'YP le plus élevé dans les deux régimes hydriques. En particulier, dans les conditions d'irrigation restreinte, leur YP est significativement plus élevé que celui du reste des génotypes étudiés, dépassant 8 g/plante. La réduction moyenne de YP observée chez ces mutants est nettement inférieure à celle rapportée dans les cultivars et germoplasmes de sésame expérimentés dans des travaux antérieurs, variant de 22 à 37% (Golestani & Pakniyat, 2015; Ebrahimian et al., 2019; Gholamhoseini, 2020).

## II.8. Conclusion

Les mutants 'ML2-5', 'ML2-72' et 'ML2-37' se sont avérés plus tolérants à la sécheresse pendant la phase de floraison, avec de bonnes performances et une adaptation meilleure, associées à des changements spécifiques dans certains caractères morphologiques, physiologiques, phénologiques et agronomiques. Ils forment un matériel génétique précieux pouvant être exploité dans le développement de cultivars de sésame productifs et tolérants à la sécheresse au Maroc et éventuellement dans d'autres régions semi-arides du monde. De plus, en raison de leur liaison avec le rendement en graines, le nombre de capsules par plante et la conductance stomatique pourraient être utilisés comme indices de sélection dans les programmes d'amélioration génétique du sésame pour la tolérance à la sécheresse durant le stade de floraison.

### III. Mutants M<sub>4</sub> de sésame tolérant la sécheresse évalués par des traits physiologiques et des indices de stress dans deux environnements contrastés

#### III.1. Effet du déficit hydrique sur les caractères physiologiques et le rendement en graines

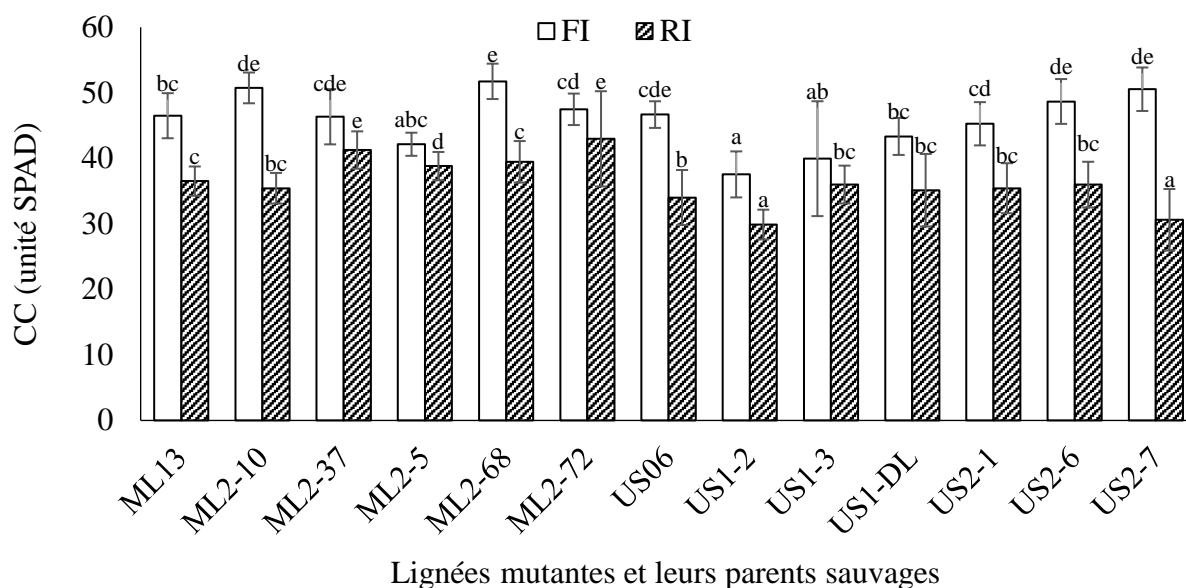
L'analyse de la variance a montré un effet hautement significatif du génotype (G), du régime hydrique (WR) et de leur interaction sur la teneur en chlorophylle (CC), la teneur en proline (PRO), la teneur relative en eau (RWC), la résistance stomatique (SR) et le rendement en graines (Tableau 10). De même, un effet significatif de l'environnement, de l'interaction environnement  $\times$  génotype et régime hydrique  $\times$  environnement  $\times$  génotype, a été révélé sur tous les traits étudiés. Les 13 génotypes évalués réagissent différemment aux régimes hydriques dans différents environnements, ce qui indique une grande diversité génétique suggérant la possibilité de trouver des ressources génétiques tolérantes à la sécheresse.

**Tableau 10 :** Analyse de la variance (carrés moyens et niveaux de significativité des différences) des caractères physiologiques et du rendement en graines de 13 génotypes de sésame dans deux environnements et sous deux régimes hydriques (FI et RI).

Source de variation	DF	CC	PRO	RWC	RS	Rendement
Génotype (G)	12	335,055 ***	4,056 ***	754,894 ***	11,136 ***	18,582 ***
Régime hydrique (WR)	1	7614,864 ***	154,631 ***	55979,42 ***	947,262 ***	868,190 ***
Environnement (E)	1	109,979 **	6,456 ***	1569,391 ***	22,175 ***	0,121
WR $\times$ G	12	136,322 ***	3,306 ***	709,190 ***	7,530 ***	20,647 ***
E $\times$ G	12	56,070 ***	0,171 ***	104,677 ***	1,993 ***	6,299 ***
WR $\times$ E $\times$ G	12	56,485 ***	0,144 ***	75,916 ***	0,812 ***	3,36 ***
Erreur	206	9,531	0,008	12,103	0,044	12,180

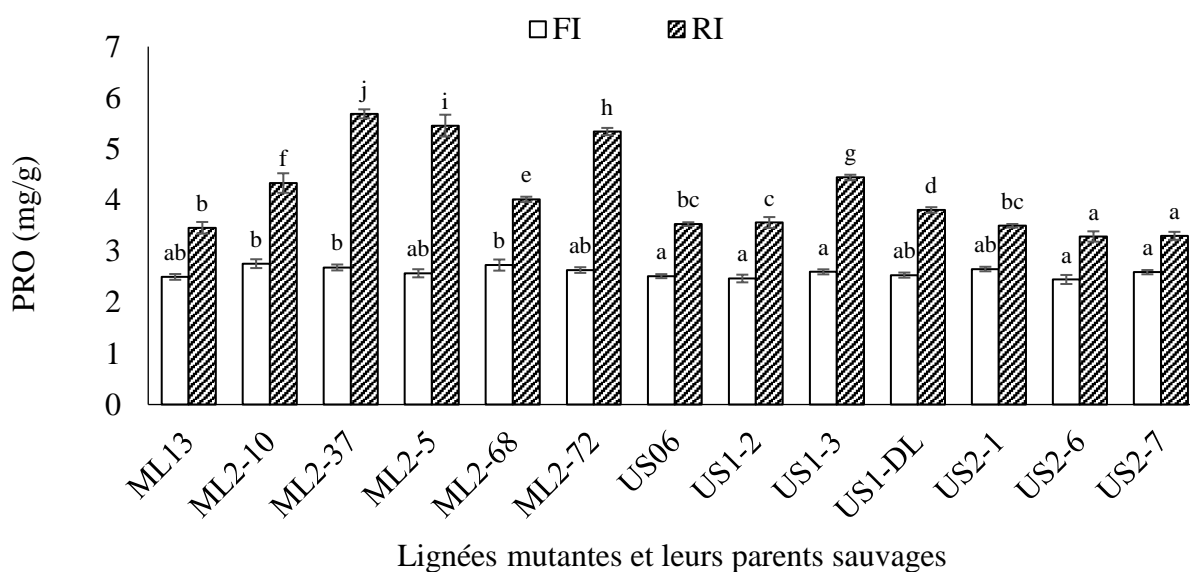
**DF** : degré de liberté ; **CC** : teneur en chlorophylle; **PRO** : teneur en proline des feuilles ; **RWC** : teneur relative en eau des feuilles; **SR** : résistance stomatique. \*\*, \*\*\* : Variation (carré moyen) significative à  $P < 0,01$  et  $P < 0,001$ , respectivement.

Les valeurs les plus élevées de la teneur en chlorophylle (CC) ont été trouvées dans les plantes poussant dans des conditions hydriques confortables (FI) allant de 37,54 unités SPAD (US1-2) à 51,74 unités SPAD (ML2-68) (Figure 23). Sous régime hydrique stressant (RI), CC a diminué de manière significative dans tous les génotypes allant de 29,90 à 42,97 unités SPAD chez 'US1-2' et 'ML2-72', respectivement. Les teneurs en CC les plus élevées sous conditions RI ont été signalées par 'ML2-72' (42,97 unités SPAD) et 'ML2-37' (41,26 unités SPAD) ; tandis que les plus faibles sont trouvées dans 'US1-2' (29,90 unités SPAD) et 'US2-7' (30,63 unités SPAD).



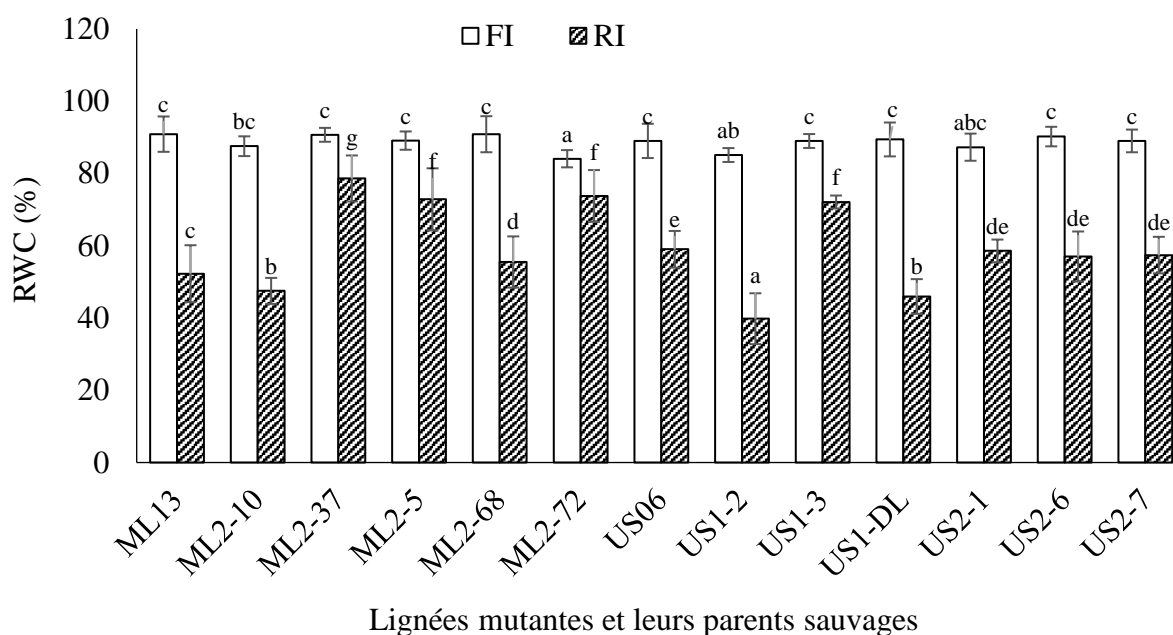
**Figure 23 :** Effet du régime hydrique (irrigation complète, FI et irrigation restreinte, RI) sur la teneur en chlorophylle (CC). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

Les teneurs en proline (PRO) varient entre 2,44 mg/g (US2-6) et 2,72 mg/g (ML2-68), avec une moyenne de 2,59 mg/g, dans les conditions FI. Cependant, sous RI, les plantes stressées accumulent des niveaux élevés de proline avec une variation de 3,28 mg/g (US2-6) à 5,68 mg/g (ML2-37) (Figure 24). Les fortes accumulations en PRO ont été trouvées dans 'ML2-37' (5,68 mg/g), 'ML2-5' (5,45 mg/g) et 'ML2-72' (5,33 mg/g). Cependant, les mutants 'US2-6' et 'US2-7' ont accumulés moins de PRO, 3,28 et 3,29 mg/g, respectivement.



**Figure 24 :** Effet du régime hydrique (irrigation complète, FI et irrigation restreinte, RI) sur la teneur en proline des feuilles (PRO). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

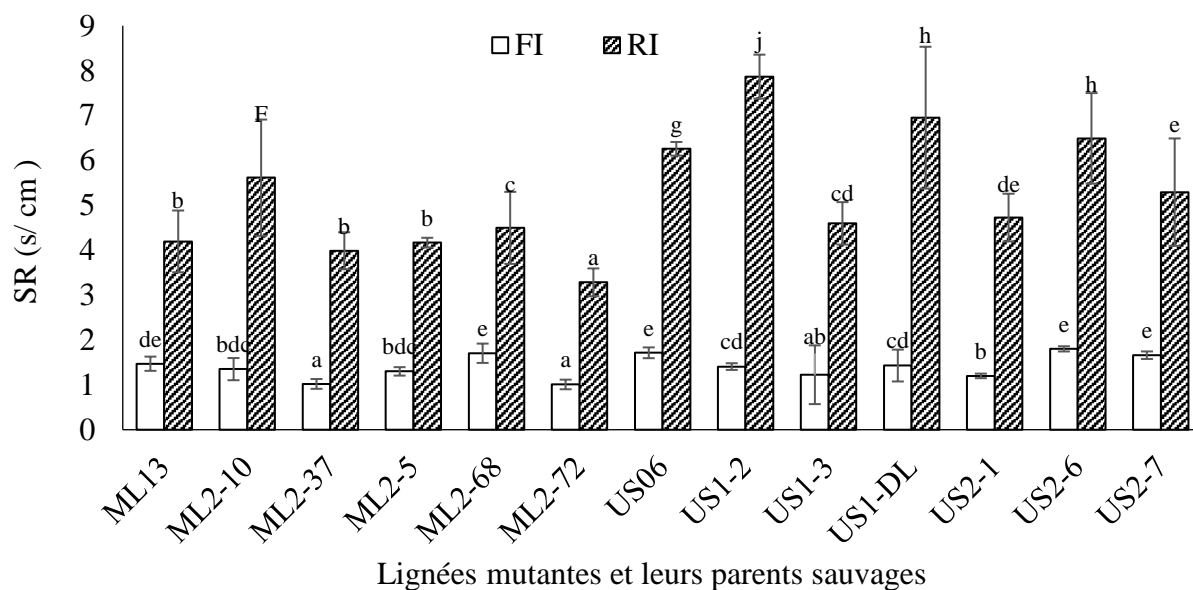
Avec le régime FI, les génotypes de sésame ont montré des variations mineures de la teneur relative en eau (RWC) entre 84,08% (ML2-72) et 90,88% (ML13), mais diminue sous RI, en enregistrant des niveaux allant de 39,80 % (US1-2) à 78,61% (ML2-37) (Figure 25). Les mutants 'ML2-37', 'ML2-72', 'ML2-5' et 'US1-3' ont maintenues des RWC élevées de 78,61, 73,76, 72,83 et 72,10%, respectivement. Tandis que, les mutants 'US1-2', 'US1-DL' et ML2-10' sont les plus déshydratés avec des RWC de 39,80, 45,95 et 47,50%, respectivement.



**Figure 25 :** Effet du régime hydrique (irrigation complète, FI et irrigation restreinte, RI) sur la teneur relative en eau des feuilles (RWC). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

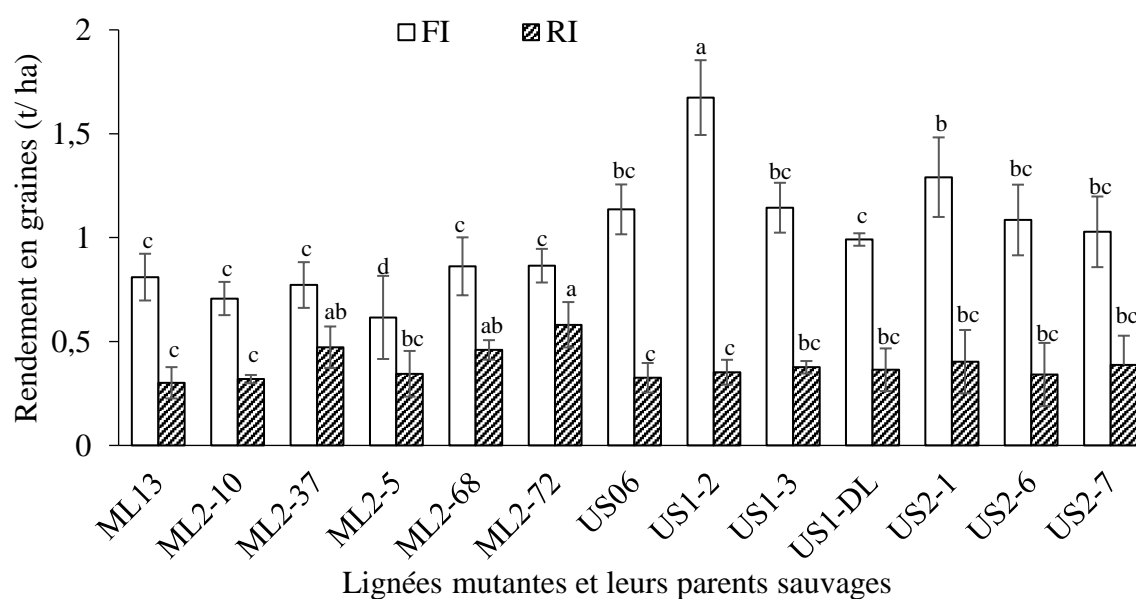
En ce qui concerne la résistance stomatique (SR), les valeurs les plus basses sont enregistrées dans les plantes non stressées, allant de 1,01 s/cm (ML2-72) à 1,80 s/cm (US2-6) (Figure 26). Pour le traitement RI, les valeurs SR sont plus élevées, allant de 3,28 s/cm (ML2-72) à 7,86 s/cm (US1-2). En effet, le mutant 'US1-2' a montré un SR de 7,86 s/cm, suivi de 'US1-DL' (6,95 s/cm), 'US2-6' (5,29 s/cm) et 'ML2-10' (5,61 s/cm). Par contre, les plus faibles valeurs SR, sous conditions RI, ont été présentées par 'ML2-72' (3,28 s/cm), 'ML2-37' (3,98 s/cm) et 'ML2-5' (4,16 s/cm).





**Figure 26 :** Effet du régime hydrique (irrigation complète, FI et irrigation restreinte, RI) sur résistance stomatique (SR). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

Les rendements en graines les plus élevés ont été trouvés dans des conditions FI en variant entre 0,61 t/ha (ML2-5) et 1,67 t/ha (US1-2). Cependant, de faibles rendements ont été obtenus dans les conditions de stress allant de 0,30 t/ha (ML13) à 0,58 t/ha (ML2-72) (Figure 27). Sous conditions RI, les rendements les plus élevés ont été enregistrés par 'ML2-72' (0,58 t/ha), suivi de 'ML2-37' (0,47 t/ha) et 'ML2-68' (0,46 t/ha) ; tandis que les plus faibles ont été trouvés dans 'ML13' (0,30 t/ha), 'ML2-10' (0,32 t/ha) et 'US06' (0,32 t/ha).



**Figure 27.** Rendement moyen en graines des 13 génotypes de sésame en conditions non stressantes (FI) et stressantes (RI). Les lettres au-dessus des histogrammes représentent les groupes homogènes selon le test de Duncan pour chaque régime d'irrigation séparément.

### III.2. Indices de stress hydrique

Les valeurs du rendement en graines et de tous les indices de stress diffèrent significativement entre les génotypes dans les conditions FI et RI (Tableau 11). L'environnement (E) affecte significativement l'indice de sensibilité au stress (SSI) et la productivité moyenne géométrique (GMP) mais pas les autres indices. Ceci implique que certains génotypes seraient plus performants dans un site, alors que d'autres seraient plutôt mieux adaptés aux conditions de l'autre site. Par conséquent, ces génotypes peuvent être utilisés comme matériel génétique pertinent pour la sélection de nouvelles variétés avec une adaptation spécifique à l'un ou l'autre environnement.

**Tableau 11 :** Analyse de la variance (carré moyen) des indices de rendement en graines et de sécheresse pour la collection de 13 sésames.

Source de variation	DF	Yp	Ys	SSI	GMP	MP	TOL	YSI	STI
Environnement (E)	1	1,760	16,447	0,355 ***	17,005 ***	1,8597	28,995	0,001	0,025
Génotype (G)	12	1188,713 ***	21,967 ***	0,242 ***	71,783 ***	286,831 ***	1274,037 ***	0,136 ***	0,124 ***
E × G	12	268,770 ***	28,260 ***	0,001	65,839 ***	97,202 ***	205,252 ***	0,032 ***	0,103 ***
Erreur	104	12,190	1,470	0,006	1,957	3,128	14,828	0,006	0,003

**DF** : degré de liberté ; **Yp** : rendement en graines/plante dans des conditions non stressantes ; **Ys** : rendement en graines/plante dans des conditions stressantes ; **SSI** : indice de sensibilité au stress ; **GMP** : productivité moyenne géométrique ; **MP** : productivité moyenne ; **TOL** : indice de tolérance au stress ; **YSI** : indice de stabilité du rendement et **STI** : indice de tolérance au stress. \*\*\* : Variation (carré moyen) significative à  $p < 0,001$ .

Les deux mutants 'ML2-37' et 'ML2-72' ont montré respectivement les valeurs les plus basses de SSI (0,67 et 0,69) et de TOL (9,84 et 11,33) (Tableau 12). Cependant, le génotype 'US1-2' ont les valeurs les plus élevées de SSI (1,21) et de TOL (53,10). D'autre part, les génotypes 'US1-2', 'US2-7' et 'ML2-68' présentent respectivement, les valeurs les plus élevées de MP (35,35, 22,77, 19,75), GMP (23,30, 18,31, 17,79) et STI (0,62, 0,38, 0,37). Cependant, 'ML2-5' et 'ML13' sont les moins promoteurs dans les deux régimes avec les valeurs les plus basses de MP (14,29, 15,75), GMP (12,98, 13,41) et STI (0,19, 0,20), respectivement. Les valeurs YSI les plus élevées telles que 0,57 et 0,51 ont été trouvées dans 'ML2-37' et 'ML2-72', tandis que 'US1-2' a la valeur YSI la plus faible (0,14).

**Tableau 12 :** Comparaison des valeurs de rendement grainier par plante sous régime hydrique FI (Yp) et RI (Ys) et différents indices de stress pour les 13 génotypes de sésame dans les deux milieux (E1 et E2).

Génotypes	Yp	Ys	SSI	GMP	MP	TOL	YSI	STI
ML13	23,97 <sup>b</sup>	7,54 <sup>a</sup>	0,95 <sup>cde</sup>	13,41 <sup>ab</sup>	15,75 <sup>ab</sup>	16,43 <sup>bc</sup>	0,32 <sup>c</sup>	0,20 <sup>ab</sup>
ML2-10	36,59 <sup>g</sup>	7,98 <sup>ab</sup>	0,97 <sup>de</sup>	16,80 <sup>efg</sup>	22,28 <sup>g</sup>	28,61 <sup>e</sup>	0,24 <sup>b</sup>	0,32 <sup>de</sup>
ML2-37	21,65 <sup>ab</sup>	11,81 <sup>e</sup>	0,67 <sup>a</sup>	15,92 <sup>de</sup>	16,73 <sup>bc</sup>	9,84 <sup>a</sup>	0,57 <sup>e</sup>	0,29 <sup>cd</sup>
ML2-5	19,95 <sup>a</sup>	8,62 <sup>abc</sup>	0,69 <sup>ab</sup>	12,98 <sup>a</sup>	14,29 <sup>a</sup>	11,33 <sup>a</sup>	0,44 <sup>d</sup>	0,19 <sup>a</sup>
ML2-68	28,01 <sup>def</sup>	11,49 <sup>e</sup>	0,93 <sup>cd</sup>	17,79 <sup>gh</sup>	19,75 <sup>ef</sup>	16,52 <sup>bc</sup>	0,44 <sup>d</sup>	0,37 <sup>efg</sup>
ML2-72	24,41 <sup>bc</sup>	12,02 <sup>e</sup>	0,75 <sup>b</sup>	17,07 <sup>efg</sup>	18,21 <sup>cde</sup>	12,39 <sup>a</sup>	0,51 <sup>de</sup>	0,34 <sup>def</sup>
US06	27,41 <sup>cde</sup>	8,15 <sup>ab</sup>	1,02 <sup>e</sup>	14,91 <sup>cd</sup>	17,78 <sup>cd</sup>	19,26 <sup>cd</sup>	0,30 <sup>bc</sup>	0,25 <sup>bc</sup>
US1-2	61,90 <sup>i</sup>	8,80 <sup>bc</sup>	1,21 <sup>f</sup>	23,30 <sup>g</sup>	35,35 <sup>h</sup>	53,10 <sup>f</sup>	0,14 <sup>a</sup>	0,62 <sup>h</sup>
US1-3	22,48 <sup>ab</sup>	9,41 <sup>cd</sup>	0,73 <sup>ab</sup>	14,27 <sup>abc</sup>	15,94 <sup>b</sup>	13,08 <sup>ab</sup>	0,45 <sup>d</sup>	0,24 <sup>abc</sup>
US1-DL	29,23 <sup>ef</sup>	9,11 <sup>bcd</sup>	0,98 <sup>de</sup>	16,29 <sup>ef</sup>	19,17 <sup>def</sup>	20,12 <sup>cd</sup>	0,31 <sup>c</sup>	0,30 <sup>d</sup>
US2-1	30,78 <sup>f</sup>	10,08 <sup>d</sup>	1,02 <sup>e</sup>	17,54 <sup>fgh</sup>	20,43 <sup>f</sup>	20,70 <sup>d</sup>	0,32 <sup>c</sup>	0,39 <sup>g</sup>
US2-6	25,00 <sup>bcd</sup>	8,54 <sup>abc</sup>	0,95 <sup>cde</sup>	14,54 <sup>bc</sup>	16,77 <sup>bc</sup>	16,46 <sup>bc</sup>	0,35 <sup>c</sup>	0,24 <sup>abc</sup>
US2-7	35,84 <sup>g</sup>	9,70 <sup>cd</sup>	0,89 <sup>c</sup>	18,31 <sup>h</sup>	22,77 <sup>g</sup>	26,14 <sup>e</sup>	0,29 <sup>bc</sup>	0,38 <sup>fg</sup>

**Yp** : rendement en graines (g/plante) dans des conditions non stressantes ; **Ys** : rendement en graines (g/plante) dans des conditions stressantes ; **SSI** : indice de sensibilité au stress ; **GMP** : productivité moyenne géométrique ; **MP** : productivité moyenne ; **TOL** : indice de tolérance au stress ; **YSI** : indice de stabilité du rendement et **STI** : indice de tolérance au stress. Les différents alphabets exposés représentent les classes de génotypes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.3. Corrélation entre les traits étudiés

Les coefficients de corrélation entre les différents indices de stress et les traits physiologiques sont présentés dans le tableau 13. Le rendement en grains en absence de stress (Yp) a une corrélation positive et significative avec TOL ( $r = 0,992^{***}$ ), MP ( $r = 0,991^{***}$ ) et GMP ( $r = 0,896^{***}$ ), SSI ( $r = 0,768^{***}$ ), SR ( $r = 0,690^{**}$ ) et négative avec YSI ( $r = -0,778^{***}$ ), CC ( $r = -0,719^{**}$ ) et RWC ( $r = -0,715^{**}$ ). De plus, Ys a une corrélation positive et hautement significative avec YSI ( $r = 0,692^{**}$ ). Les indices TOL, MP, GMP, SSI, SR et YSI sont significativement et positivement corrélés avec le rendement, et la sélection pour la tolérance à la sécheresse dans le sésame devrait considérer des valeurs plus élevées de ces paramètres. Les relations entre CC et PRO, d'une part, et RWC, d'autre part, sont significativement positives, avec respectivement  $r = 0,798^{***}$  et  $r = 0,746^{**}$ . De plus, une corrélation négative et significative est repérée entre SR et CC ( $r = -0,758^{**}$ ). Cela signifie qu'une tolérance élevée à la sécheresse peut être obtenue par des plantes qui maintiennent des niveaux élevés de chlorophylle et de teneur en eau en accumulant plus de proline. Par conséquent, ces indices et traits pourraient être utilisés comme marqueurs pour le screening des génotypes tolérants à la sécheresse.

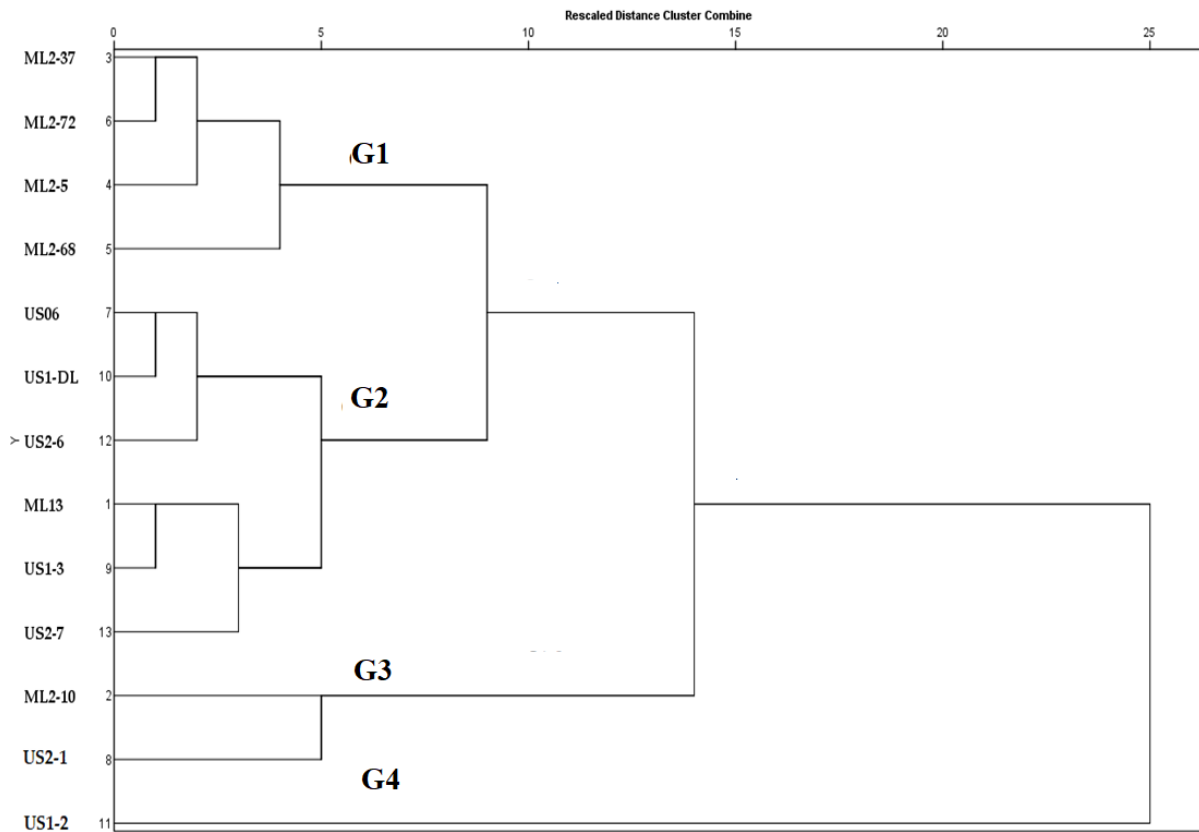
**Tableau 13 :** Matrice des coefficients de corrélation simple entre les traits physiologiques et les indices de tolérance/sensibilité à la sécheresse de 13 génotypes de sésame (13 observations).

	<b>Yp</b>	<b>Ys</b>	<b>SSI</b>	<b>GMP</b>	<b>MP</b>	<b>TOL</b>	<b>YSI</b>	<b>STI</b>	<b>CC</b>	<b>PRO</b>	<b>RWC</b>	<b>SR</b>
<b>Yp</b>	1											
<b>Ys</b>	-0,196	1										
<b>SSI</b>	0,768***	-0,442	1									
<b>GMP</b>	0,896***	0,249	0,603*	1								
<b>MP</b>	0,991***	-0,061	0,720**	0,946***	1							
<b>TOL</b>	0,992***	-0,320	0,800**	0,832***	0,965***	1						
<b>YSI</b>	-0,778***	0,692**	-0,886**	-0,489	-0,696**	-0,842***	1					
<b>STI</b>	0,903***	0,221	0,616*	0,991***	0,950***	0,844***	-0,499	1				
<b>CC</b>	-0,719**	0,526	-0,744**	-0,506	-0,659**	-0,764***	0,861***	-0,508	1			
<b>PRO</b>	-0,421	0,514	-0,787***	-0,252	-0,358	-0,474	0,756***	-0,251	0,798***	1		
<b>RWC</b>	-0,715**	0,533	-0,911***	-0,510	-0,654**	-0,761***	0,893***	-0,501	0,746**	0,749**	1	
<b>SR</b>	0,690**	-0,513	0,776***	0,470	0,632*	0,734**	-0,780***	0,458	-0,758**	-0,618*	-0,767***	1

**Yp** : rendement en graines/plante dans des conditions non stressantes ; **Ys** : rendement en graines dans des conditions stressantes ; **SSI** : indice de sensibilité au stress ; **GMP** : productivité moyenne géométrique; **MP** : productivité moyenne ; **TOL** : indice de tolérance au stress ; **YSI** : indice de stabilité du rendement ; **STI** : indice de tolérance au stress ; **CC** : teneur en chlorophylle; **PRO** : teneur en proline des feuilles ; **RWC** : teneur relative en eau des feuilles; **SR** : résistance stomatique. \*, \*\*, \*\*\*, significatifs à des niveaux de probabilité de 0,05 %, 0,01 % et 0,001, respectivement.

### III.4. Parenté génétique basée sur les traits physiologiques et indices de stress

La méthode des groupes de paires non pondérées avec moyenne arithmétique (UPGMA) a montré que quatre groupes de génotypes, sur la base du coefficient de distance euclidienne, ont été trouvés en réponse à la sécheresse (Figure 28). Le premier groupe (G1) est constitué de quatre génotypes, 'ML2-37', 'ML2-72', 'ML2-5' et 'ML2-68' dans lequel le stress hydrique a faiblement réduit le rendement en graines entre 45 et 58% et aux valeurs élevées de PRO, CC, RWC et SR faibles, suggérant leur grande tolérance à la sécheresse. Le deuxième groupe (G2) représenté par les six génotypes 'US06', 'US1-DL', 'US2-6', 'ML13', 'US1-3' et 'US2-7', moyennement tolérants à la sécheresse, dont le rendement en graines a diminué de plus de 60% en réponse à la sécheresse et qui ont montré une accumulation moyenne faible de PRO, CC, RWC et des valeurs SR élevées. Le troisième groupe (G3) contient deux génotypes 'ML2-10' et 'US2-1' ayant montré de fortes diminutions de rendement (entre 67 et 78%) et de légères variations des traits physiologiques suggérant leur forte sensibilité au manque d'eau. Le quatrième groupe (G4) comprend un seul génotype (US1-2) qui présente une très forte diminution (> 85%, résultat non présenté) du rendement en graines sous déficit hydrique, alors que ses traits physiologiques restent légèrement affectés.



**Figure 28** : Dendrogramme de génotypes de sésame basé sur les valeurs moyennes des traits physiologiques et des indices de stress en utilisant la distance euclidienne.

### III.5. Discussion

En milieu aride et semi-aride, l'objectif de premier ordre visé par les sélectionneurs est le rendement en graines (Boureima et al., 2016). Pour celui-ci, les mutants 'ML2-37' et 'ML2-72' ont montré les réductions les plus faibles (<50 %) dans les conditions RI. Cette tolérance peut être justifiée par leurs réponses physiologiques en interaction avec le déficit hydrique. Mieux encore, les mutants 'ML2-72' et 'ML2-37' sont les plus tolérants à la sécheresse, montrant des augmentations mineures de la résistance stomatique sous RI (environ 200%). Ces mutants gardent leurs stomates relativement ouverts même en cas de stress hydrique, ce qui maintient un échange gazeux minimal et donc des activités métaboliques élevées. Par conséquent, des réductions mineures de la teneur en chlorophylle (< -11%) sont affichées chez les deux mutants 'ML2-72' et 'ML2-37', justifiant leur productivité relativement élevée même en cas de déficit hydrique. Cette tolérance à la sécheresse est confirmée par le maintien d'une teneur relative en eau relativement élevée (RWC > 85%) par l'accumulation du double de la proline dans leurs feuilles en conditions RI

en comparaison avec les conditions FI. Cependant, les mutants 'US1-2' et 'ML2-10' sont les plus touchés par la sécheresse avec des réductions de rendement sévères de -85 et -78%, respectivement. À noter que les deux mutants 'ML2-37' et 'ML2-72' montrent un gain génétique de +20 % en rendement par rapport au cultivar marocain 'ML13' après une réduction de l'eau d'irrigation de 50%. Fait intéressant, par rapport aux autres génotypes étudiés, le mutant 'ML2-72' est plus promoteur en termes de productivité et de tolérance à la sécheresse, affichant un rendement moyen considérable et une réduction relativement faible. En revanche, sous irrigation complète, le mutant 'US1-2' est le plus productif avec un rendement moyen en graines de 1,67 t/ha suggérant son fort potentiel et fera un bon choix pour les producteurs de sésame dans des environnements sans stress ni restriction hydrique.

L'indice de sensibilité au stress (SSI) et l'indice de tolérance au stress (TOL) pourraient séparer entre les génotypes qui produisent des rendements élevés dans des conditions non stressantes de ceux qui produisent de faibles rendements dans des conditions stressantes. Des valeurs plus faibles de SSI et TOL indiquent que les génotypes sont plus tolérants à la sécheresse (Fischer & Maurer, 1978; Guttieri et al., 2001 ; Amani et al., 2012). Sur cette base, les deux mutants 'ML2-37' et 'ML2-72' sont les plus tolérants à la sécheresse et le génotype 'US1-2' est le plus sensible. Néanmoins, l'application de ces indices (SSI et TOL) seuls ne convient pas à une sélection efficace des génotypes tolérants à la sécheresse, car ils ne déterminent que ceux présentant de petites réductions dans des conditions de sécheresse par rapport à des conditions sans stress. Par conséquent, les génotypes à haut rendement dans les deux conditions ne peuvent pas être distingués avec ces indices (Fischer & Maurer, 1978 ; Mohammadi et al., 2011; Amani et al., 2012). Ainsi, plusieurs chercheurs recommandent d'autres indices tels que la productivité moyenne (MP), la productivité moyenne géométrique (GMP) et l'indice de tolérance au stress (STI) qui permettent la sélection de génotypes tolérants avec un potentiel de productivité élevé dans des conditions stressantes et non stressantes (Abdolshahi et al., 2013; Boureima et al., 2016; Gharib-Eshghi et al., 2016). Les résultats de cette étude ont montré que les génotypes 'US1-2', 'US2-7' et 'ML2-68' présentent les valeurs les plus élevées de MP, GMP et STI. Ces génotypes se sont bien comportés aussi bien sous irrigation déficitaire (conditions de stress) que sous irrigation complète. Cependant, 'ML2-5' et 'ML13' sont les moins promoteurs dans les deux régimes avec les valeurs les plus basses de MP, GMP et STI. D'autres rapports ont montré que l'indice de stabilité du rendement (YSI) est le meilleur indice pour déterminer la stabilité génotypique dans des conditions stressantes et non stressantes (Gholamhoseini, 2020). Les valeurs YSI moyennes les plus élevées

ont été trouvées dans ‘ML2-37’ et ‘ML2-72’, suggérant respectivement leur haute tolérance au déficit hydrique. Tandis que ‘US1-2’ est le plus sensible avec la valeur YSI la plus faible.

Ces résultats indiquent que différents indices peuvent donner des classements distincts, et même contradictoires, des géotypes comme c’est le cas de ‘US1-2’. Ceci est en accord avec les résultats de Boureima et al. (2016) et Gharib-Eshghi et al. (2016). Par conséquent, l’application de tous ces indices ensemble de manière synchrone peut fournir une estimation plus fiable que l’utilisation de chaque indice séparément. Dans ce sens, les mêmes auteurs ont suggéré que l’utilisation conjointe de traits physiologiques, agronomiques et d’indices de stress pourrait donner de meilleurs résultats pour sélectionner des ressources génétiques tolérantes à la sécheresse.

### **III.6. Conclusion**

Par référence aux résultats de ce travail, les géotypes ‘ML2-37’ et ‘ML2-72’ ont montré les meilleurs indices de stress et traits physiologiques et donc ils sont les plus tolérants au stress hydrique. Par conséquent, ils peuvent être pris comme un germoplasme élite pour le développement de cultivars adaptés aux régions arides et semi-arides où l’eau d’irrigation constitue un facteur limitant. Le mutant ‘US1-2’ est le plus sensible au stress hydrique, mais le plus productif dans les conditions hydriques non stressantes, et est donc recommandé pour la culture dans les zones dont d’irrigation ne constitue pas un facteur limitant. Les mutants ‘ML2-37’ et ‘ML2-72’, ayant montré une tolérance à la sécheresse pendant la germination et la floraison, nécessiteraient des analyses additionnelles sur le plan physiologique, biochimique, moléculaire et protéomique pour mieux comprendre les mécanismes de leur tolérance.



#### **IV. Exploration des mécanismes de tolérance à la sécheresse de certains mutants de sésame**

Les résultats de l'ANOVA (Tableau 14) ont montré des différences significatives entre les quatre génotypes (ML13, US1-2, ML2-72 et ML2-37) pour tous les traits étudiés. En effet, sous stress, tous les paramètres évalués varient significativement d'un génotype à l'autre excepté le rapport diamètre polaire/diamètre équatorial des stomates (PD/ED). D'autre part, un effet hautement significatif de l'interaction génotype (G) × traitement hydrique (TRT) sur tous les caractères a été révélé. Ces résultats indiquent que les quatre génotypes concernés sont génétiquement différents, et leurs réponses morphologiques, physiologiques et histologiques varient en fonction des conditions hydriques, suggérant la possibilité d'identifier certains mécanismes de tolérances à la sécheresse chez le sésame.

**Tableau 14 :** Analyse de la variance (carré moyen) des traits agromorphologiques, physiologiques et histologiques pour les quatre géotypes de sésames

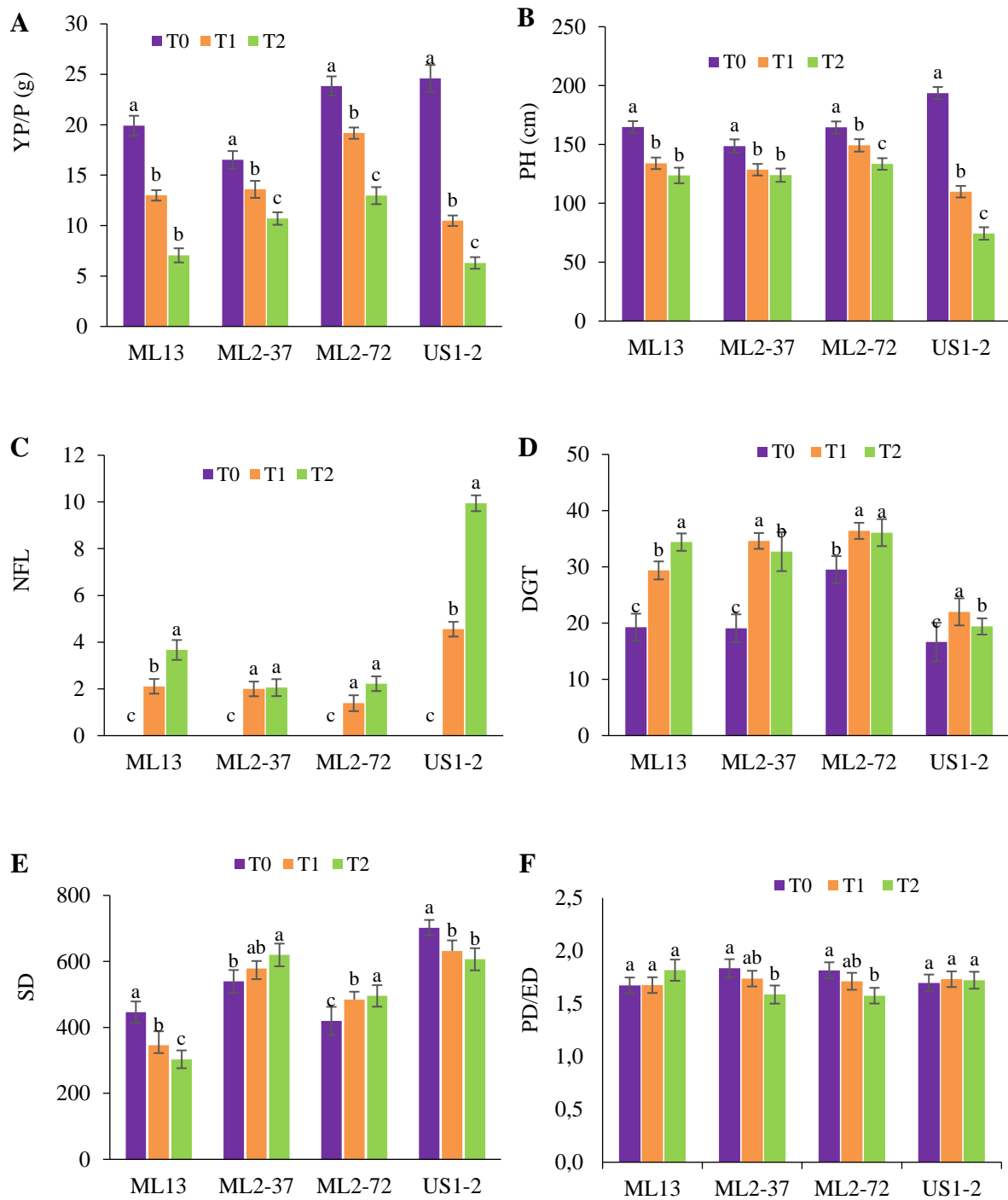
Source de variation	DF	PH	YP/P	XNB	XD	NFL	GS	RWC	CC	PRO	Glyβ	CW	DGT	SD	PD/ED
Géotype (G)	3	2399,30 ***	159,31 ***	374,20 ***	1527,36 ***	69,64 ***	7962,77 ***	2523,66 ***	289,42 ***	10,73 ***	1082,74 ***	2169,79 ***	907,94 ***	3886,40 ***	0,016 *
Block (B)	2	458,68	5,37	63,54	51,31	0,84	3178,34	41,99	6,50	0,05	5,17	4,53	0,94	750,52	0,010
Traitement hydrique (TRT)	2	2384,69 ***	173,74 ***	438,47 ***	824,52 ***	148,24 ***	3153,17 ***	1698,24 ***	3045,48 ***	193,14 ***	2952,57 ***	3286,83 ***	945,09 ***	3673,60* ***	0,02 **
G × B	6	455,49	2,51	52,46	63,55	0,34	491,06	43,45	8,19	0,22	114,97	5,36	1,48	508,06	0,04
G × TRT	6	3965,63 ***	66,68 ***	59,27 ***	2745,63 ***	27,51 ***	2042,72 ***	1357,52 ***	45,18 ***	1,97 ***	146,00 ***	286,87 ***	78,27 ***	2677,92 ***	0,05 **
Error	63	216,22	2,43	73,31	28,09	0,89	574,97	8,67	4,14	0,44	13,34	7,47	1,47	1419,10	0,04

**DF** : degré de liberté ; **PH** : Hauteur de la plante ; **YP/P** : rendement en graine/plante ; **XNB** : nombre de xylème ; **XD** : diamètre de xylème ; **NFL** : nombre de feuilles tombées ; **GS** : conductance stomatique ; **RWC** : teneur relative en eau dans les feuilles ; **CC** : teneur en chlorophylle ; **PRO** : teneur en proline ; **Glyβ** : teneur en glycine bêtaïne ; **CW** : cire cuticulaire ; **DGT** : densité des trichomes glandulaires ; **SD** : densité stomatique et **PD/ED** : rapport diamètre polaire/diamètre équatorial des stomates.

#### IV.1. Effet du stress sur les traits agromorphologiques

Les valeurs moyennes des paramètres agromorphologiques des quatre génotypes de sésame sous les différents régimes hydriques sont présentées dans la figure 29. Ces quatre génotypes ont été soumis à un déficit hydrique modéré (T1) et sévère (T2) qui a conduit à une chute significative du rendement en fonction de la sévérité de la sécheresse. Les deux mutants 'ML2-72' et 'ML2-37' tolèrent mieux la sécheresse et maintiennent les niveaux de rendement en graines les plus élevés, en comparaison aux autres génotypes (Figure 29A). Chez 'ML2-37', le rendement a chuté de 16,15 g (T0) à 13,59 g (T1) puis à 10,69 g (T2), soit une réduction respective de 15,85% et 33,80%. De même, 'ML2-72' a montré des rendements moyens de 23,84 g (T0), 19,16 g (T1) et 12,97 g (T2), soit une chute de l'ordre de 19,63% à T1 et 45,60% à T2. Cependant, des baisses hautement significatives de 57,38% (T1) et 74,42% (T2) ont été observées pour 'US1-2', suivi de 'ML13' avec 34,7% (T1) et 64,60% (T2). Comme attendu, la hauteur des plantes est significativement affectée par la sécheresse chez tous les génotypes (Figure 29B). Le PH de 'US1-2' est significativement réduit de 43,22% à T1 et 61,57% à T2, en allant de 193,55 cm (T0) à 109,88 cm (T1) et à 74,38 cm (T2). Néanmoins, les plus faibles réductions de PH (9,33% à T1 et 18,92% à T2) se présentent chez 'ML2-72', passant de 164,58 cm (T0) à 149,22 cm (T1) et à 133,44 cm (T2), suivi de 'ML2-37' avec une réduction de 13,52% à T1 et 16,66% à T2 (allant de 148,66 cm à 12,55 cm puis 123,88 cm). En l'absence du stress hydrique (T0), le nombre de feuilles tombées est presque nul dans tous les génotypes, alors qu'il augmente significativement dans les plantes stressées (Figure 29C). Le mutant sensible 'US1-2' montre une chute de feuilles de l'ordre de 4,55 à T1 et 9,94 à T2, avec distinction significative par rapport aux autres. Cependant, le nombre de feuilles chutées pour les deux mutants 'ML2-37' et 'ML2-72' n'a dépassé une paire ni pour le stress modéré (T1) ni pour le stress sévère (T2). Comme illustré dans la figure 29D, la densité de trichomes glandulaires a augmenté significativement pour les deux niveaux de stress (T1) et (T2) chez tous les génotypes. Les densités les plus élevées se présentent par 'ML2-72' (36,41/mm<sup>2</sup> à T1 et 36,09/mm<sup>2</sup> à T2) et 'ML2-37' (34,60 /mm<sup>2</sup> à T1 et 32,71/mm<sup>2</sup> à T2) au lieu de 29,49/mm<sup>2</sup> (ML2-72), 19,09/mm<sup>2</sup> (ML2-37) et 19,27 (ML13) à T0. Tandis que, les densités les plus faibles s'affectent à 'US1-2' (16,63 à T0, 22 à T1 et 19,40 à T2), étant significativement inférieures à celles des autres génotypes. Dans les plantes non stressées, il a été remarqué que la densité stomatique diffère significativement d'un génotype à l'autre, avec 702,16/mm<sup>2</sup> (US1-2), 539,35/mm<sup>2</sup> (ML2-37), 445,98/mm<sup>2</sup> (ML13) et 419,59/mm<sup>2</sup> (ML2-72) (Figure 29E). Ceci suggère que les quatre génotypes répondraient

différemment pour éviter le dessèchement une fois le stress survenu. Pendant les périodes de sécheresse respectives, T1 et T2, la densité stomatique est significativement réduite chez 'US1-2' de 702,16 à 631,17 puis à 606,48/mm<sup>2</sup> et chez 'ML13' de 445,98 à 345,67 et à 303,24/mm<sup>2</sup>. Cependant, elle augmente dans 'ML2-37' de 539,35 à 578,70 puis à 619,59/mm<sup>2</sup> et dans 'ML2-72' de 419,59/mm<sup>2</sup> à 484,56 puis à 495,37/mm<sup>2</sup>. Par rapport à T0, aucune différence significative n'est enregistrée pour la taille des stomates dans 'ML13' et 'US1-2', avec un rapport DP/DE d'environ 1,72 sous T1 et T2 (Figure 29F). Toutefois, des changements significatifs de la taille des stomates sont observés dans 'ML2-37' et 'ML2-72'. En effet, le rapport DP/DE diminue de 1,83 (T0) à 1,58 (T2) dans 'ML2-37' et de 1,81 (T0) à 1,57 (T2) dans 'ML2-72'.

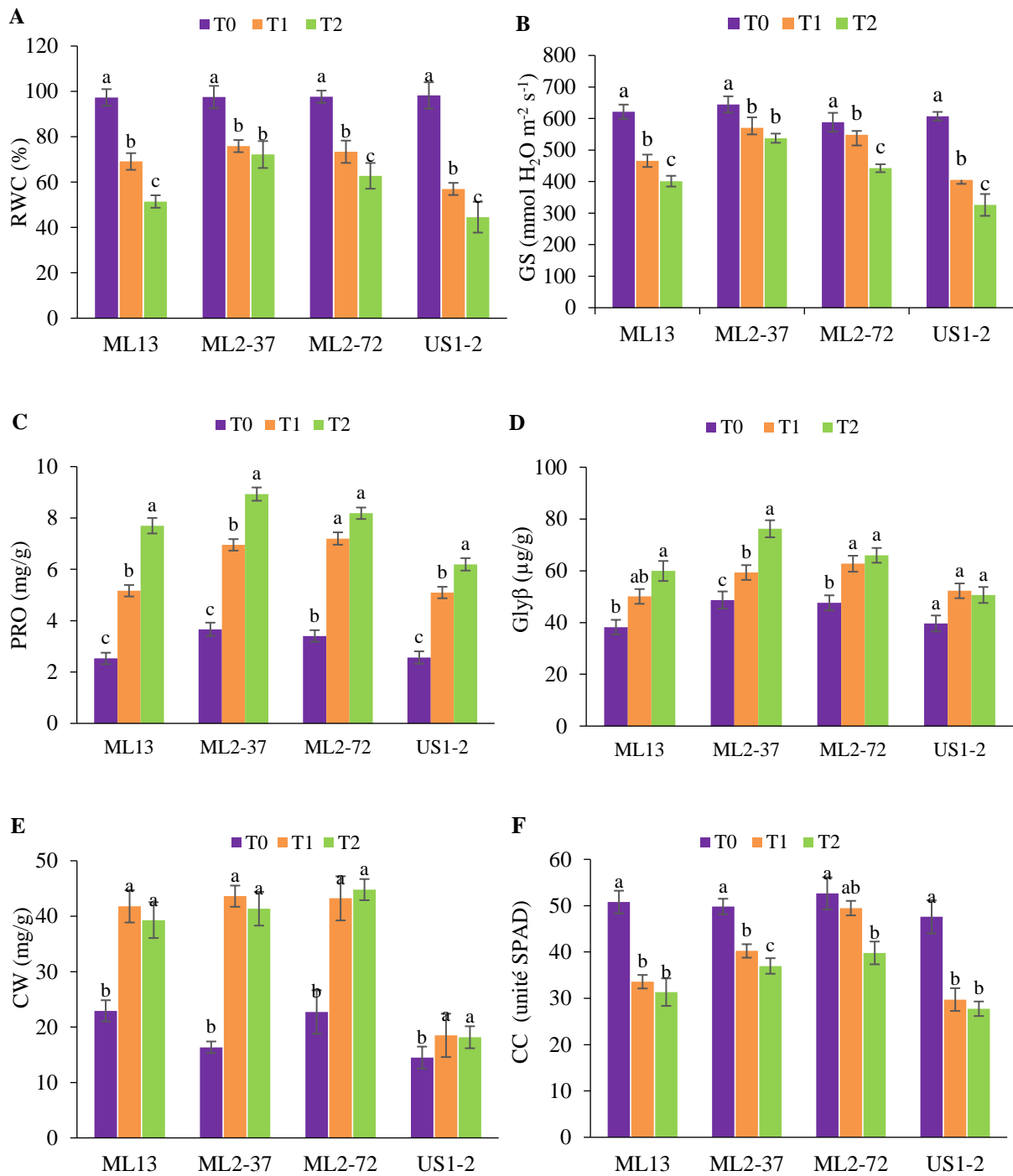


**Figure 29 :** Effet du stress hydrique sur les traits agromorphologiques de quatre génotypes de sésame après 30 jours de traitements T0, T1 et T2. (A) YP/P : rendement en graine/plante ; (B) PH : Hauteur de la plante ; (C) NFL : nombre de feuilles chutées ; (D) DGT : densité des trichomes glandulaires ; (E) SD : densité stomatique ; (F) PD/ED : rapport diamètre polaire/diamètre équatorial des stomates. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

## IV.2. Effet du stress sur les traits physiologiques

Dans les conditions de sécheresse, les valeurs de la teneur relative en eau (RWC) sont de plus en plus réduites à mesure que le stress hydrique devient plus intense (Figure 30A). La comparaison des moyennes de la RWC sous stress sévère au stade reproductif a montré la distinction des deux mutants 'ML2-72' et 'ML2-37' avec des valeurs RWC > 62%. Au cours des deux régimes hydriques T1 et T2, RWC de 'US1-2' est de 57% et 44,55%, respectivement, alors que RWC de 'ML13' est de 69,10% et 51,45%, respectivement. Ces valeurs sont significativement inférieures à celles enregistrées dans 'ML2-37' (75,88% et 72,16%, respectivement) et 'ML2-72' (73,38% et 62,77%, respectivement). Concernant la conductance stomatique (GS), elle diminue avec l'augmentation de l'intensité du stress hydrique dans tous les génotypes, mais d'une manière plus drastique dans le mutant 'US1-2', allant de 607,35 mmol.m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, en absence de stress (T0) à 405,36 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> en cas de stress modéré (T1) et à 326,05 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> en cas de stress sévère (T2). Dans le cultivar 'ML13', GS chute de 621,54 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> (T0) à 465,96 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> (T1) et à 401,28 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> (T2) (Figure 30B). Les plus faibles réductions de GS sont trouvées dans 'ML2-37' en diminuant de 644,88 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> (T0) à 570,17 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> (T1) puis à 537,60 mol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> (T2), et dans 'ML2-72' en passant de 588,18 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> (T0) à 548,10 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> (T1) et à 442,33 mmol.m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> (T2). D'autre part, les teneurs les plus élevées en proline (PRO), 3,66 et 3,40 mg/g, sont montrées par les deux mutants 'ML2-37' et 'ML2-72', respectivement en dehors du stress hydrique (Figure 30C). Sous stress hydrique et par rapport à T0, pour tous les génotypes, la teneur en proline a doublé pendant T1 et affiche un niveau 140% supérieur dans T2. Cependant, les plus fortes accumulations de PRO sont observées dans 'ML2-37' (6,95 mg/g à T1 et 8,92 mg/g à T2) et 'ML2-72' (7,19 mg/g à T1 et 8,18 mg/g à T2), et les plus faibles dans 'US1-2' (5,09 à T1 et 6,19 mg/g à T2) et 'ML13' (5,16 mg/g à T1 et 7,69 mg/g à T2). Comme la PRO, la teneur en glycine bêtaïne (Glyβ) augmente significativement avec la sécheresse chez tous les génotypes (Figure 30D). Cette augmentation est importante dans 'ML2-37' en allant de 48,71 μg/g pour T0 à 59,13 μg/g pour T1 et 76,22 μg/g pour T2, suivi de 'ML2-72' (47,60 μg/g à T0, 62,72 μg/g à T2 et 65,95 μg/g à T2). Néanmoins, la teneur en Glyβ augmente légèrement dans les feuilles de 'US1-2' en variant de 39,64 μg/g (T0) à 52,24 μg/g (T1) et à 50,65 μg/g (T2). Il est à noter que pour 'US1-2', il n'y a pas de différence significative pour la teneur en Glyβ entre T1 et T2. Également, on remarque qu'en absence du stress, Glyβ dans les feuilles de 'ML2-72' et 'ML2-37' est significativement élevé (48,71 et 47,60 μg/g, respectivement) par rapport à 'US1-2' (39,64 μg/g) et à 'ML13' (38,19 μg/g).

D'autre part, pour la teneur en cire cuticulaire (CW), dont les résultats sont illustrés dans la figure 30E, l'intensité de stress (en passant de T1 à T2), n'a globalement pas d'effet significatif pour les quatre génotypes. Pour les plantes non stressées (T0), il existe des différences significatives dans CW parmi les quatre génotypes. Les feuilles de 'ML13' et de 'ML2-72' contiennent au préalable des teneurs élevées en cire (22,93 et 22,71 mg/g, respectivement), ce qui est significativement plus élevé que les teneurs trouvées dans 'ML2-37' (16,34 mg/g) et 'US1-2' (14,48 mg/g). À l'exception du mutant 'US1-2', il est bien clair que CW a augmenté avec la sécheresse. La teneur en cire a augmenté respectivement pour T1 et T2, dans 'ML2-37' par 166% et 153%, dans 'ML2-72' par 90% et 97% et dans 'ML13' par 82% et 71%. Quant à la teneur en chlorophylle (CC), les résultats ont montré que la sécheresse a affecté négativement et significativement la teneur en chlorophylles des plantes (Figure 30F). Durant le stress, la teneur en chlorophylle a significativement diminué dans 'ML13' (34% à T1 et 38% à T2) et 'US1-2' (37% à T1 et 42% à T2). Cependant, les réductions les plus faibles ont été présentées par les deux mutants 'ML2-72' (6% à T1 et 24% à T2) et 'ML2-37' (25% à T1 et T2).

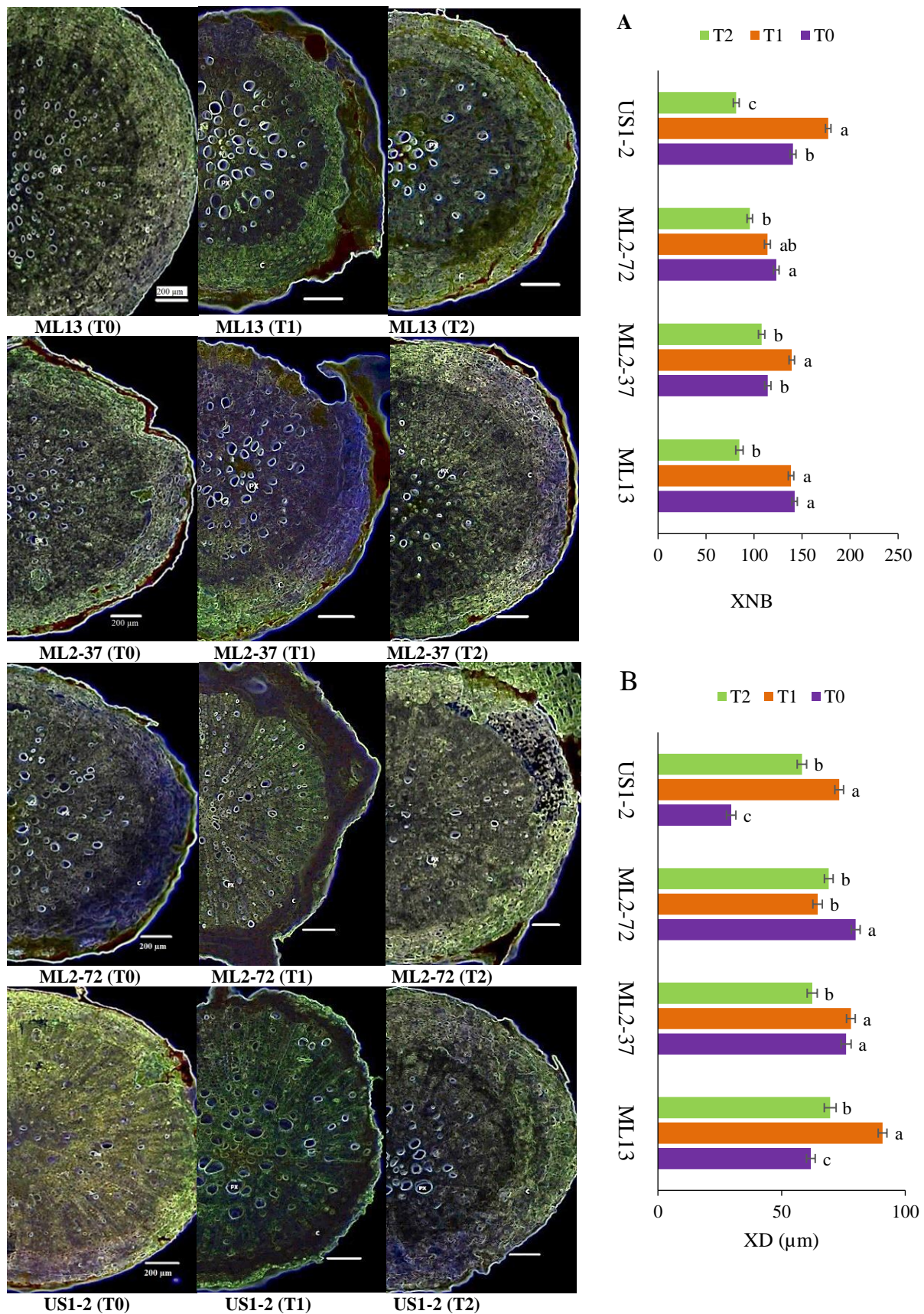


**Figure 30 :** Effet du stress hydrique sur les traits physio-biochimiques de quatre génotypes de sésame tolérant après 30 jours des traitements T0, T1 et T2. (A) **RWC** : teneur relative en eau; (B) **GS** : conductance stomatique ; (C) **PRO** : teneur en proline ; (D) **Glyβ** : glycine bêtaïne; (E) **CW** : cire cuticulaire; (F) **CC** : teneur en chlorophylle. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).



### IV.3. Effet du stress sur l'histologie des racines

Des échantillons de racines ont été collectés pour les différents traitements hydriques et analysés pour examiner l'impact de la sécheresse sur l'histologie de ces organes. À partir de la figure 31 présentant les coupes transversales des racines, le cortex, le cylindre vasculaire et les vaisseaux du xylème peuvent être observés. On peut en déduire que les racines de 'ML2-37' et 'ML2-72' ne sont pas, ou peu, affectées par la sécheresse, en présentant des structures histologiques relativement stables sous les différents traitements hydriques. Sans stress (T0), le nombre et le diamètre des vaisseaux du xylème diffèrent significativement d'un génotype à l'autre (Figure 31A et B). Les racines de 'ML13' sont les plus riches en xylème (142,22), suivies de celles de 'US1-2' (140,55), tandis que le nombre minimal a été enregistré par 'ML2-37' (114,27), suivi de 'ML2-72' (123,14). Néanmoins, les gros vaisseaux du xylème ont été rencontrés dans 'ML2-72' avec un diamètre moyen de 79,97  $\mu\text{m}$ , suivi par 'ML2-37' (76,8  $\mu\text{m}$ ) et 'ML13' (61,83  $\mu\text{m}$ ), tandis que le mutant 'US1-2' a présenté un diamètre moyen de 29,61  $\mu\text{m}$  seulement. Sous stress hydrique modéré (T1), le nombre de vaisseaux du xylème a diminué significativement de 40% dans 'ML13' (de 142,22 à 84,77) et de 42% dans 'US1-2' (de 140,55 à 81,44). Cependant, le nombre de xylème a été maintenu presque constant dans 'ML2-37' (5,6%, de 114,27 à 107,88) et dans 'ML2-72' (7,5%, de 123,14 à 113,88). Dans le cas du stress sévère (T2), le nombre des vaisseaux du xylème a diminué d'une manière remarquable (>40%) dans 'US1-2' (de 140,55 à 81,44) et dans 'ML13' (de 142,22 à 84,47). Néanmoins, cette diminution a été non significative (4,7%) dans 'ML2-37' (de 114,27 à 107,88) et significative (22%) dans 'ML2-72' (de 123,14 à 95,55). Concernant le diamètre du xylème, les plus faibles changements ont été trouvés dans 'ML2-37' et 'ML2-72' sous les trois régimes hydriques (Figure 31B). Sous stress, le diamètre moyen des vaisseaux du xylème n'a pas significativement changé dans 'ML2-37' en passant de 76,08  $\mu\text{m}$  (T0) à 72,38  $\mu\text{m}$  (T1), mais significativement diminué à T2 (62,38  $\mu\text{m}$ ). Pareil, de faibles réductions dans cet aspect ont été observées chez 'ML2-72', dont le diamètre de xylèmes devient plus étroit avec l'intensité du stress, en allant de 79,97  $\mu\text{m}$  (T0) à 64,55  $\mu\text{m}$  (T1) et à 69,08  $\mu\text{m}$  (T2). Pendant ce temps, les vaisseaux du xylème deviennent de plus en plus gros dans 'US1-2' en allant de 29,61  $\mu\text{m}$  (T0) à 73,30  $\mu\text{m}$  à T1 et à 58,22  $\mu\text{m}$  à T2. De même, dans 'ML13' le diamètre du xylème a augmenté de 61,83  $\mu\text{m}$  (T0) à 90,83  $\mu\text{m}$  (T1) et 69,66  $\mu\text{m}$  (T2).



**Figure 31 :** Coupes transversales des racines de plantes après 30 jours de stress. (A) nombre de xylèmes, **XNB** et (B) le diamètre de xylème, **XD**. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

#### IV.4. Corrélation entre les traits agromorphologiques, physiologiques et histologiques

Le tableau 15 montre les différentes liaisons qui existent entre les différents paramètres sous stress hydrique. Le rendement par plante a des fortes corrélations positives avec GS ( $r = 0,654^{**}$ ), DGT ( $r = 0,569^{**}$ ), CC ( $r = 0,547^{**}$ ), CW ( $r = 0,538^{**}$ ) et PH ( $r = 0,662^{**}$ ), tandis que des corrélations négatives significatives ont été trouvées avec NFL ( $r = -0,625^{**}$ ). La RWC a montré des corrélations positives et significatives avec Gly $\beta$  ( $r = 0,506^{**}$ ), SD ( $r = 0,472^{**}$ ), DGT ( $r = 0,472^{**}$ ), PRO ( $r = 0,444^{**}$ ) et négatives avec XD ( $r = -0,508^{**}$ ). D'autre part, une forte corrélation hautement significative et positive a été trouvée entre CW et DGT ( $r = 0,902^{***}$ ) et une autre négative entre CW et NFL ( $r = -0,734^{***}$ ). Dans cette étude, le maintien de la teneur en eau relative élevée par accumulation de la Glycine  $\beta$ , la proline et de la cire cuticulaire et en augmentant la densité des trichomes et la conductance stomatique, est significativement plus élevée sous stress. On en déduit que ces traits améliorent la tolérance à la sécheresse chez le sésame, à l'instar d'autres espèces végétales.

**Tableau 15** : Coefficient de corrélation de Pearson de tous les traits évalués (65 observations).

	<b>PH</b>	<b>XNB</b>	<b>XD</b>	<b>NFL</b>	<b>YP/P</b>	<b>RWC</b>	<b>CC</b>	<b>GS</b>	<b>PRO</b>	<b>Glyβ</b>	<b>CW</b>	<b>DGT</b>	<b>SD</b>	<b>PD/ED</b>
<b>PH</b>	1													
<b>XNB</b>	-0,211	1												
<b>XD</b>	-0,108	-0,064	1											
<b>NFL</b>	-0,725***	0,253*	0,031	1										
<b>YP/P</b>	0,662**	-0,288*	-0,330**	-0,625**	1									
<b>RWC</b>	0,227	0,121	-0,508**	-0,300*	0,346**	1								
<b>CC</b>	0,469**	-0,079	-0,128	-0,453**	0,547**	0,350**	1							
<b>GS</b>	0,495**	-0,343**	-0,060	-0,632**	0,654**	0,370**	0,525**	1						
<b>PRO</b>	0,318**	0,413**	-0,196	-0,306*	0,097	0,444**	0,182	0,142	1					
<b>Glyβ</b>	0,222	0,262*	-0,185	-0,331**	0,147	0,506**	0,524**	0,275*	0,564**	1				
<b>CW</b>	0,592**	0,184	-0,034	-0,734***	0,538**	0,260*	0,519**	0,578**	0,462**	0,416**	1			
<b>DGT</b>	0,675**	0,139	-0,205	-0,757***	0,596**	0,472**	0,519**	0,526**	0,546**	0,507**	0,902***	1		
<b>SD</b>	-0,382**	0,070	-0,190	0,327**	-0,131	0,472**	-0,088	0,086	0,006	0,104	-0,454**	-0,394**	1	
<b>PD/ED</b>	-0,075	-0,192	-0,072	0,158	-0,115	-0,011	-0,050	-0,118	0,025	-0,004	-0,159	-0,079	-0,027	1

**PH** : Hauteur de la plante ; **XNB** : nombre de xylème ; **NFL** : nombre de feuilles chutées ; **YP/P** : rendement en graine/plante ; **RWC** : teneur relative en eau dans les feuilles ; **CC** : teneur en chlorophylle ; **GS** : conductance stomatique ; **PRO** : teneur en proline ; **Glyβ** : teneur en glycine bêtaïne ; **CW** : cire cuticulaire ; **DGT** : densité des trichomes glandulaires ; **SD** : densité stomatique et **PD/ED** : rapport diamètre polaire/équatorial des stomates. \*, \*\*, \*\*\* différences significatives au niveau  $p \leq 0,05$ ,  $p \leq 0,01$  et  $p \leq 0,001$ , respectivement.

## IV.5. Discussion

Les résultats de cette étude permettent d'observer que le déficit hydrique a un effet négatif sur l'état hydrique des plantes. Les plus faibles réductions de RWC sont présentées par les deux mutants tolérants à la sécheresse 'ML2-72' et 'ML2-37', et dont l'explication pourrait être l'accumulation de la PRO et de la Gly $\beta$  dans leurs feuilles afin de résister au manque d'eau dans le sol. En effet, RWC est significativement et positivement corrélé avec la PRO ( $r = 0,444^{**}$ ) et la Gly $\beta$  ( $r = 0,506^{**}$ ). Ces constatations sont en accord avec celles de Dossa et al. (2017) qui ont rapporté que l'accumulation de la proline est significativement supérieure dans les plantes tolérantes par rapport aux plantes sensibles à la sécheresse. La proline est une molécule osmoprotectrice, qui maintient le statut hydrique des plantes et protège contre les dommages des radicaux libres (Anee et al., 2019; Barickman et al., 2019). D'autre part, Gly $\beta$  limite la dégradation de la chlorophylle en améliorant ainsi la photosynthèse pour rehausser la tolérance des plantes à la sécheresse (Zhang et al., 2019). La corrélation positive et significative entre l'accumulation de Gly $\beta$  et la teneur en chlorophylle ( $r = 0,524^{**}$ ) explique les faibles réductions de la teneur en chlorophylle par le stress hydrique dans 'ML2-72' et 'ML2-37'. Le RWC établit également une relation positive et avec la conductance stomatique ( $r = 0,370^{**}$ ) des plantes. Des recherches antérieures ont montré que la fermeture stomatique est l'un des principaux facteurs engendrant la diminution de la Gs dans les génotypes sensibles à la sécheresse. Les deux mutants 'ML2-72' et 'ML2-37' ont une conductance stomatique élevée sous un stress, indiquant des degrés réduits de fermeture stomatique, ce qui garantit un statut hydrique confortable dans ces deux génotypes. D'autres études ont montré que les plantes régulent les échanges hydriques en modifiant l'ouverture, la taille et la densité stomatique (Richardson et al., 2017). Les plantes sensibles ferment les stomates pour éviter une perte d'eau excessive, réduisant la conductance stomatique et l'apport en CO $_2$ , entraînant ainsi une diminution de photosynthèse et de rendement (Chaves et al., 2003; Mahajan & Tuteja, 2005). Les plantes peuvent tolérer la sécheresse par l'augmentation de la densité stomatique et de la réduction de la taille des stomates, ce qui permet l'ouverture des stomates dans un délai plus court, et par conséquent une absorption rapide et adéquate de CO $_2$ , empêchant ainsi une perte d'eau excessive et le maintien efficace de la photosynthèse (Batista et al., 2010; Hameed et al., 2010; McElwain et al., 2016). C'est le cas de 'ML2-37' et 'ML2-72' ayant montré une diminution de la taille des stomates et une augmentation de la densité stomatique sous la contrainte de stress. Cependant, cela n'a pas été observé pour les autres génotypes. D'autre part, la tolérance des plantes à la sécheresse

semble être liée à la teneur en cire cuticulaire. La cuticule a une nature lipidique qui peut empêcher une perte excessive d'eau par transpiration et par conséquent un mécanisme de tolérance au déficit hydrique chez les plantes (Kim et al., 2007 ; Castro et al., 2009). En outre, elle protège les plantes contre les températures élevées, les forts rayons UV, les agents pathogènes ainsi que les ravageurs (Domínguez et al., 2011; Lee & Suh, 2015). Sous stress hydrique, la quantité totale de cire a augmenté plus de deux fois chez les plantes 'ML2-72', 'ML2-37' et 'ML13' relativement au traitement témoin, tandis que celle des plantes 'US1-2' est restée constante. Comme illustré dans le Tableau 15, la teneur en cire est significativement corrélée ( $r = 0,902^{***}$ ) avec la densité des trichomes glandulaire dans le sésame. Les trichomes glandulaires sécrètent une multitude de métabolites secondaires osmotiquement actifs pouvant réduire la température foliaire et la perte d'eau par transpiration (Callow et al., 2000; Glenn et al., 1997 ; Bedigian, 2004). Langham (1945) et Sun et al. (2016) ont rapporté que les génotypes de sésame avec de nombreuses glandes sont plus tolérants à la sécheresse. De ces constatations, on peut dire que les trois génotypes 'ML2-72', 'ML2-37' et 'ML13' développent plus de trichomes glandulaires sur leurs feuilles pour maintenir un état hydrique élevé et tolèrent ainsi la sécheresse.

La capacité des plantes à absorber de la sève brute et de remplacer efficacement l'eau perdue par transpiration, est liée aux caractéristiques des racines comme le nombre et le diamètre des vaisseaux de xylème (Brodribb, 2009). Une meilleure tolérance des plantes à la sécheresse a été lié aux vaisseaux du xylème, plus étroit et plus abondant dans le sésame (Dossa et al., 2017) et dans d'autres espèces (Abd Allah et al., 2010 ; Purushothaman et al., 2013 ; Klein et al., 2020; Oyiga et al., 2020). Dans notre contexte, 'ML2-37' et 'ML2-72' ont maintenu une organisation de la structure racinaire sous différents traitements, présentant un nombre et un diamètre de xylème relativement constant. Cela suggère la forte tolérance de ces deux mutants à la sécheresse.

#### **IV.6. Conclusion**

Ce travail a mis en évidence certains mécanismes adoptés par les mutants de sésame les plus tolérants à la sécheresse 'ML2-72' et 'ML2-37'. Ils ont montré de nombreux petits stomates avec des faibles réductions de la teneur en eau, de la conductance stomatique et de la teneur en chlorophylle. De plus, les deux mutants ont accumulé plus de proline, de glycine et de cire cuticulaire avec une stabilité dans la structure histologique des racines. Ces résultats sont un bon départ pour d'autres études génomiques et protéomiques approfondis nécessaires pour comprendre les mécanismes adoptés par les plantes pour tolérer la sécheresse.

## **Chapitre II : Amélioration des propriétés nutritionnelles et de l'activité antioxydante dans de nouvelles lignées mutantes de sésame par rapport à leurs parents sources**

### **II.1. Variabilité génétique parmi les génotypes étudiés**

À partir du tableau 16, il y'a des différences hautement significatives ( $p < 0,01$ ) ont été observées entre les lignées en termes d'activité antioxydante (AA), teneur en lignanes, teneur en flavonoïdes totaux (TFC), teneur en phénols totaux (TPC) et teneur totale en anthocyanes TAC, tandis que des différences significatives ( $p < 0,05$ ) ont été trouvées pour les teneurs en glucides, fibres brutes et protéines, indiquant l'existence d'une diversité génétique parmi les mutants obtenus et leurs parents. Cependant, aucune différence significative n'a été décelée pour la teneur en cendres.

Les résultats de l'analyse de contraste planifiée par ANOVA ont montré des différences significatives entre les parents et leurs mutants respectifs (le parent ML13 contre les mutants ML et le parent US06 contre les mutants US), et entre le groupe des génotypes ML et le groupe US-génotypes (type ML vs type US) (Tableau 16). En effet, le groupe ML-mutants diffère significativement du parent sauvage ML13 pour tous les traits étudiés. De plus, des différences significatives ont été observées entre le parent US06 et le groupe US-mutants pour tous les paramètres étudiés. De même, il y a des différences significatives entre le type ML et le type US pour tous les paramètres. La teneur en cendres est exclue de l'analyse de contraste puisque l'ANOVA n'a montré aucun effet génotypique pour ce paramètre.

**Tableau 16 :** Résultats de l'analyse de variance pour 15 géotypes de sésame (13 lignées mutantes et leurs 2 parents) évalués pour différents traits de qualité (carré moyen, valeur de contraste et niveau de signification de la différence).

Source de Variation	DF	Sucre	Protéine	Cendre	Fibre	TFC	TPC	TAC	Lignans	AA
<b>Carrés moyen</b>										
Géotype	14	56,504 **	36,186 **	0,290	1,044 **	35,749 ***	1,753 ***	0,143 **	1,762 ***	440,997 ***
<b>Valeur de Contraste</b>										
ML13 <sub>parent</sub> vs. ML <sub>mutants</sub>	1	3,91 **	2,25 **	-	0,14 **	9,08 ***	0,93 **	2,15 ***	2,3 *	66,38 ***
US06 <sub>parent</sub> vs. US <sub>mutants</sub>	1	64,58 ***	1,91 **	-	7,83 ***	34,01 ***	9,76 ***	4,05 ***	7,31 ***	95,25 ***
US <sub>genotypes</sub> vs. ML <sub>genotypes</sub>	1	21,52 ***	14,50 **	-	3,21 ***	3,86 ***	11,46 ***	1,89 ***	9,13 ***	52,46 ***

**DF** : degré de liberté ; **TFC**: teneur en flavonoïdes totaux; **TPC**: teneur en phénols totaux; **TAC**: teneur totale en anthocyane; **AA** : activité antioxydante. \*, \*\* et \*\*\* : différences significatives aux niveaux de probabilité de 5 %, 1 % et 1 %, respectivement.

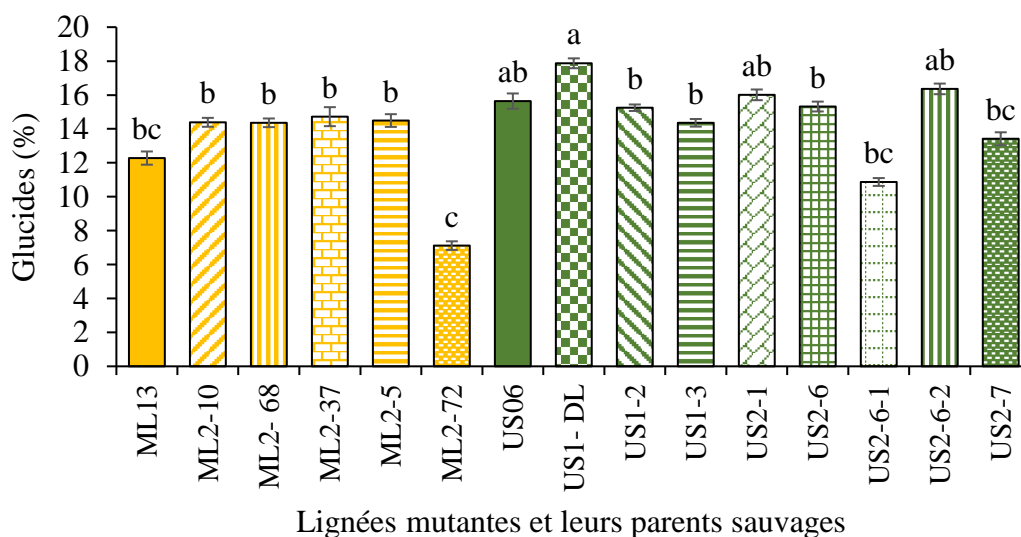


### II.1.1. Teneur en cendres

La teneur globale en cendres est de 4,42%, avec une variation non significative de 4,15 à 5,1%, indiquant que toutes les lignées mutantes et parents sont comparables pour ce paramètre.

### II.1.2. Teneur en glucides

La teneur en glucides des graines étudiées varie de 7,12 à 17,87%, avec une valeur moyenne de 14,16% (Figure 32). Les graines blanches du mutant 'US1-DL' contiennent la plus grande quantité de glucides, 17,87%, soit 2,23% de plus que le type sauvage US06 (15,64 %). Cependant, les graines brunes du mutant 'ML2-72' renferment la plus faible teneur en glucides (7,12%) par rapport à celle du parent sauvage 'ML13' qui est de 12,28%. Dans l'ensemble, la teneur en glucides des graines foncées (US2-6, ML2-72 et ML2-37) est inférieure à celle des graines blanches (US1-DL, US2-6-2 et US2-1).

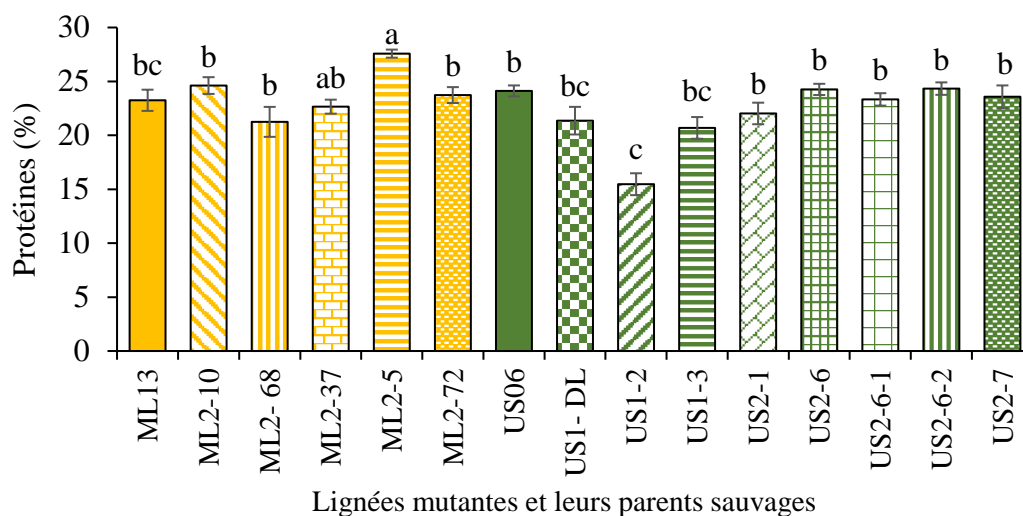


**Figure 32 :** Comparaison de la teneur en glucides entre 13 mutants de sésame M<sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### II.1.3. Teneur en protéines

La teneur en protéines diffère significativement ( $p < 0,05$ ) dans les 15 génotypes, allant de 15,47 à 27,58% (Figure 33). La teneur en protéines la plus élevée (27,58%) est enregistrée chez le mutant 'ML2-5' et qui est 4,33% supérieure à celle du type sauvage 'ML13' (23,25%). De plus, le mutant 'ML2-10' renferme 1,36% de protéines de plus que le parent 'ML13', ayant une teneur moyenne de 24,61%. En revanche, il y a une réduction drastique pour le mutant 'US1-2', présentant moins de 15,50%, bien en deçà du parent ou

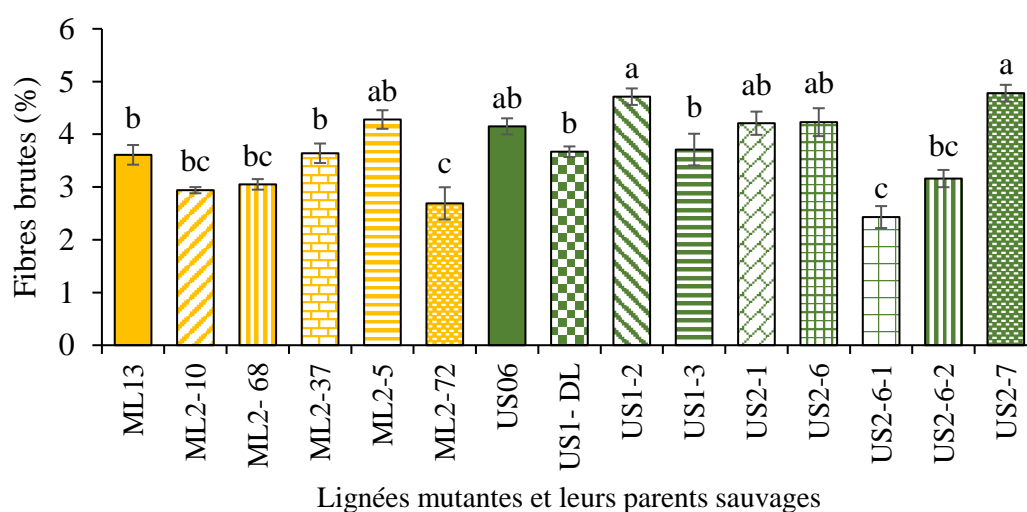
type sauvage ‘US06’ contenant plus de 24%. Pour les autres lignées mutantes, les teneurs en protéines sont similaires à celles des parents de type sauvage.



**Figure 33 :** Comparaison de la teneur en protéines entre 13 mutants de sésame M<sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

#### II.1.4. Teneur en fibres brutes

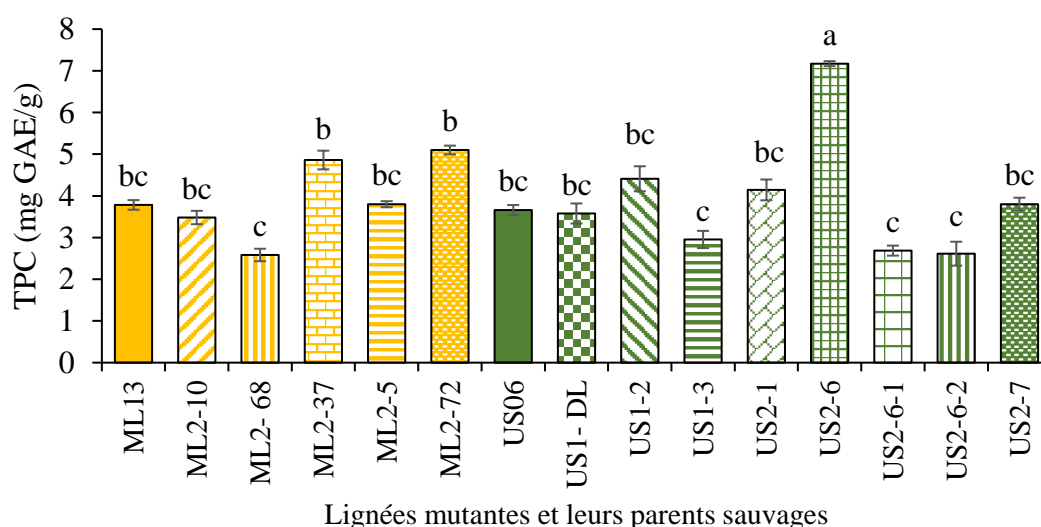
La teneur en fibres brutes varie significativement ( $p < 0,05$ ) de 2,43 à 4,78% dans les lignées mutantes ‘US2-6-1’ et ‘US2-7’, respectivement (Figure 34). Le parent de type sauvage ‘US06’ renferme 4,15% de cette fibre brute. L'autre parent ‘ML13’ en détient un pourcentage de 3,61%, tandis que la meilleure lignée mutante, ‘ML2-5’, présente une teneur de 4,28 %.



**Figure 34 :** Comparaison de la teneur en fibres brutes entre 13 mutants de sésame M<sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### II.1.5. Teneur totale en phénol

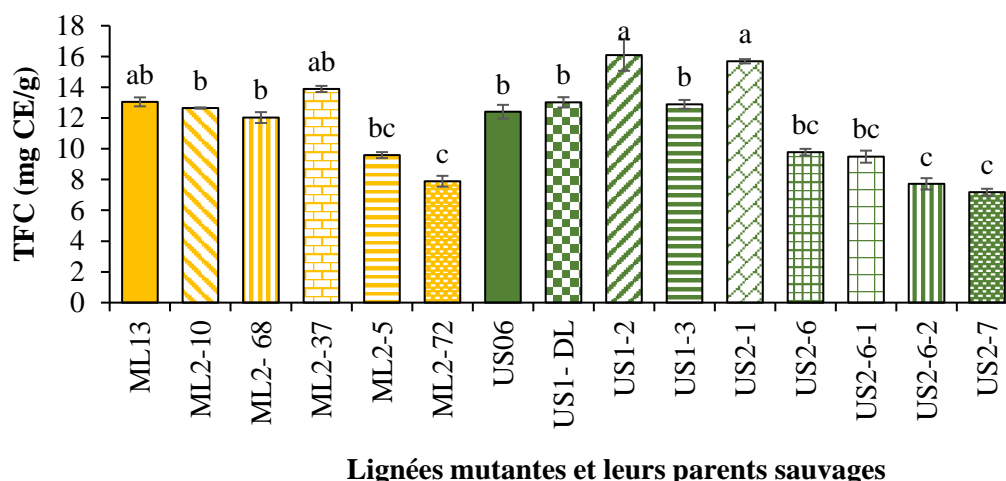
Les valeurs moyennes de la teneur en phénols totaux (TPC) dans les différents génotypes sont présentées à la figure 35. La TPC dans les graines de sésame testées varie de 2,58 à 7,17 mg GAE/g. La valeur de TPC la plus élevée est observée dans les graines noires du mutant 'US2-6' (7,17 mg GAE/g), représentant presque le double de celle des graines blanches du parent sauvage 'US06' (3,66 mg GAE/g). De même, par rapport au parent sauvage 'ML13' (3,78 mg GAE/g), les graines brunes des mutants 'ML2-72' et 'ML2-37' contiennent plus de phénols, avec respectivement 5,1 et 4,86 mg EAG/g. La valeur la plus faible (2,58 mg GAE/g) est obtenue dans les graines du mutant 'ML2-68'.



**Figure 35 :** Comparaison de la teneur en phénols totaux (TPC) entre 13 mutants de sésame M<sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### II.1.6. Teneur totale en flavonoïdes

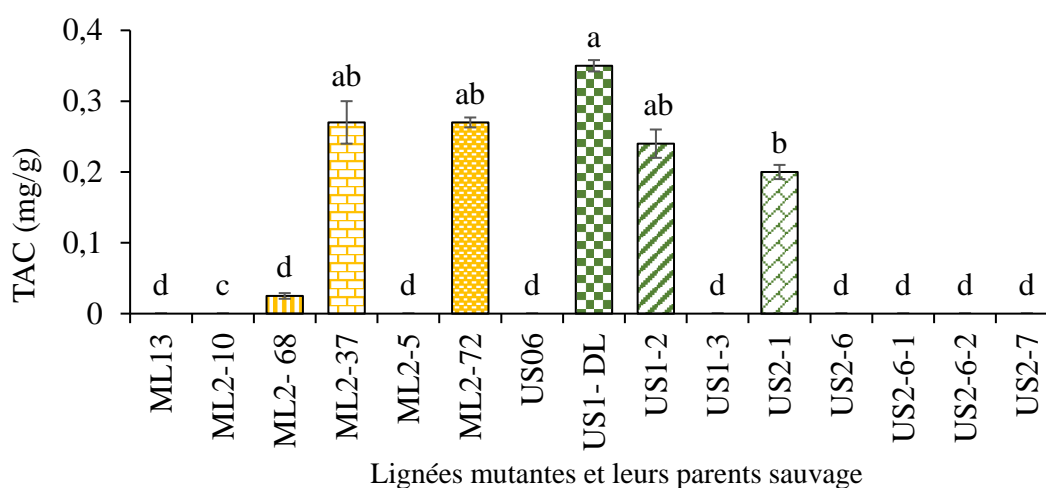
La teneur en flavonoïdes totaux (TFC) est significativement affectée par le génotype (Tableau 36), allant de 7,18 à 16,09 mg CE/g chez les mutants 'US2-7' et 'US1-2', respectivement. Le parent de type sauvage 'US06' ne contient que 12,41 mg CE/g, révélant que la TFC a augmenté de 3,68 mg CE/g dans les graines de la lignée mutante 'US1-2'. La TFC la plus basse (7,18 mg CE/g) est attribuée au mutant 'US2-7', soit 5,23 mg CE/g de moins que celui du parent US06. Fait intéressant, seules les graines des mutants 'US1-2' et 'US2-1' sont plus riches en flavonoïdes que celles du parent, avec des teneurs moyennes de 16,09 et 15,59 mg EC/g, respectivement. Pour le reste des mutants, la TFC est soit maintenue, soit réduite, par rapport aux parents sauvages.



**Figure 36 :** Comparaison de la teneur en flavonoïdes totaux (TFC) entre 13 mutants de sésame  $M_3$  et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### II.1.7. Teneur totale en anthocyanes

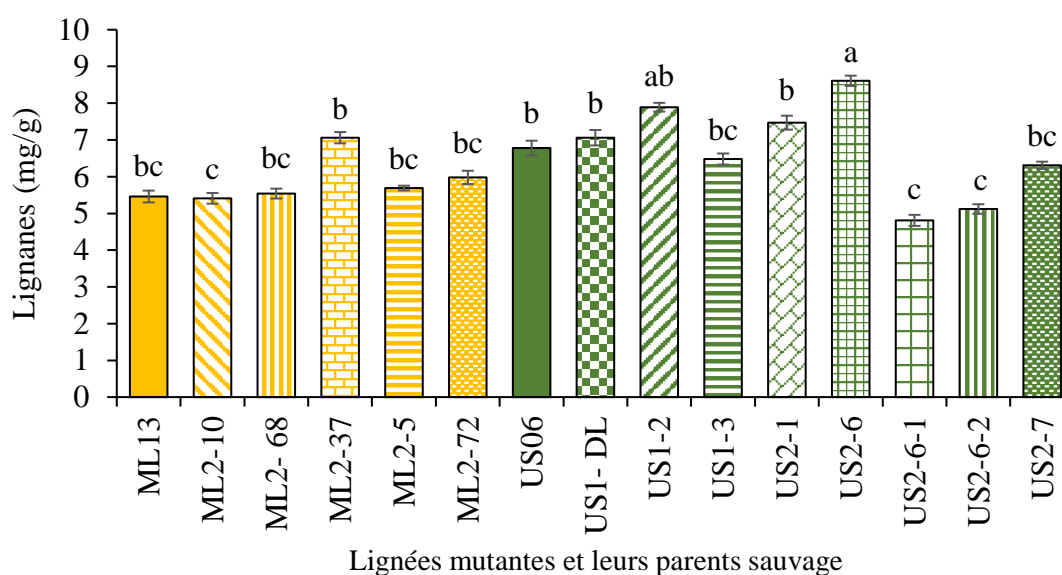
Comme le montre la figure 37, les anthocyanes ne sont présents que dans les graines de sésame pigmentées. La valeur de la teneur totale en anthocyanes (TAC) la plus élevée, 0,35 mg  $EC_3G/g$ , est observée dans les graines noires du mutant 'US2-6', suivie de 0,27 mg  $EC_3G/g$  dans les graines grises du mutant 'ML2-68', ainsi que dans les graines brunes du mutant 'ML2-37'. D'autres mutants, à savoir 'ML2-5', 'ML2-37' et 'ML2-10' ont montré une teneur moyenne de 0,24, 0,2 et 0,025 mg  $EC_3G/g$ , respectivement. Cependant, aucune trace n'est détectée dans les graines blanches et beiges du reste des génotypes étudiés, y compris les deux parents de type sauvage.



**Figure 37 :** Comparaison de la teneur totale en anthocyanes (TAC) entre 13 mutants de sésame  $M_3$  et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### II.1.8. Teneur totale en lignanes

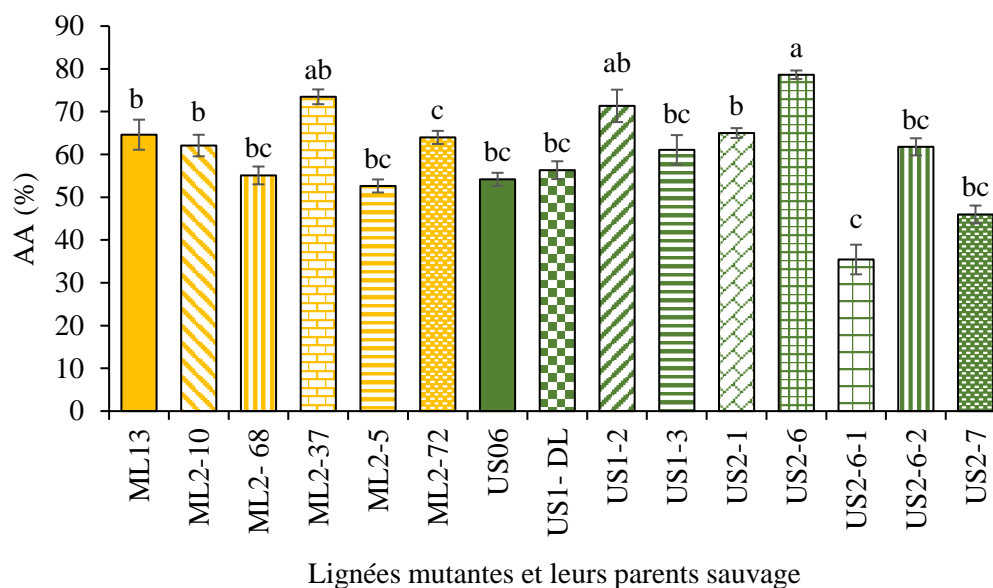
La teneur totale en lignanes dans les graines des 15 génotypes est présentée dans la figure 38. La teneur en lignanes est détectée, avec une variation significative de 4,81 à 8,61 mg/g chez les mutants 'US2-6-1' et 'US2-6', respectivement, tandis que le parent de type sauvage 'US06' en contient 6,78 mg/g. De même, comparé à l'autre parent sauvage 'ML13' contenant 5,46 mg/g de lignane totale, le mutant 'ML2-37' montre une concentration plus élevée, avec une valeur moyenne de 7,06 mg/g.



**Figure 38 :** Comparaison de la teneur en lignanes entre 13 mutants de sésame M<sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### II.1.9. Activité antioxydante

Les résultats de l'activité antioxydante (AA) sont exprimés en pourcentage d'inhibition et résumés dans la figure 39. Une variation significative est observée parmi les génotypes étudiés pour ce paramètre. Le pourcentage d'activité antioxydante varie de 35,44 à 78,62%. C'est le mutant 'US2-6' qui détient le pourcentage d'inhibition le plus élevé (78,62%), suivi de 'ML2-37' (73,47%) et 'US1-2' (71,35%), alors que les parents de type sauvage 'US06' et 'ML13' ont respectivement les moyennes de 54,18 et 64,61 %.



**Figure 39 :** Comparaison d'activité antioxydante (AA) entre 13 mutants de sésame M<sub>3</sub> et leurs parents sauvages. Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

## II.2. Corrélation entre les attributs biochimiques

Le tableau 17 illustre les coefficients de corrélation de Pearson entre les différents traits étudiés. AA a une forte corrélation, positive et hautement significative avec TPC ( $r = 0,850^{***}$ ), TAC ( $r = 0,712^{***}$ ) et TFC ( $r = 0,656^{**}$ ). De plus, et dans une moindre mesure, le TPC est positivement et significativement associé au TAC ( $r = 0,479^{**}$ ), au TFC ( $r = 0,398^{**}$ ) et à la teneur totale en lignanes ( $r = 0,398^{**}$ ). Ces corrélations sont attendues puisque l'augmentation du TPC, du TAC et du TFC est généralement associée à une activité antioxydante élevée. Ces résultats montrent que la capacité antioxydante des graines de sésame est généralement due à de niveaux élevés de TPC, TAC et TFC.

**Tableau 17 :** Coefficients de corrélation entre les caractères biochimiques étudiés chez 13 mutants de sésame M<sub>3</sub> et leurs parents de type sauvage.

	TFC	TPC	TAC	Lignans	AA
TFC	1	0,398 **	0,278	0,254	0,656 **
TPC		1	0,479 **	0,398 **	0,850 ***
TAC			1	0,303 *	0,712 ***
Lignans				1	0,312 *
AA					1

**TFC :** teneur en flavonoïdes totaux ; **TPC :** teneur en phénols totaux ; **TAC :** teneur totale en anthocyanes ; **AA :** activité antioxydante. \*, \*\*, \*\*\* différences significatives au niveau de probabilité de 5 %, 1 % et 1 %, respectivement.

### II.3. Discussion

Dans la présente étude, les différences significatives observées entre les parents (types sauvages) et leurs mutants respectifs indiquent l'efficacité de la mutagenèse EMS dans l'élargissement de la variabilité génétique et l'amélioration des paramètres biochimiques étudiés. De plus, la variation significative trouvée entre le type ML et le type US démontre l'utilité de la mutagenèse des graines des deux cultivars 'ML13' et 'US06' pour améliorer et développer de nouveaux germoplasmes de sésame avec des propriétés nutritionnelles améliorées. Dans l'ensemble, un gain génétique a été trouvé dans la plupart des lignées mutantes, par rapport au type parental sauvage, pour tous les caractères étudiés hormis la teneur en cendres. Pour la teneur en glucides, la plage de variation observée (7,12–17,87%) est supérieure à celle rapportée par El Khier et al. (2008) (1,05–2,88%), Yaseen et al. (2021) (7,7–12,6%) et Zebib et al. (2015) (8,3–11,69%). La teneur la plus élevée est enregistrée chez le mutant 'US1-DL' (17,87%), indiquant une supériorité significative de 2,23% sur le parent de type sauvage 'US06' (15,64%). Ce mutant est également caractérisé par des graines blanches, confirmant ainsi que les glucides y sont plus élevés que les graines noires (Gandhi & Srivastava, 2007 ; Gadade et al., 2017). Par conséquent, les graines de cette lignée mutante pourraient être utilisées comme une bonne source de nourriture pour l'apport quotidien en glucides.

En ce qui concerne la teneur en protéines, il y a eu également une amélioration grâce à la sélection par mutagenèse. Pour les mutants 'ML2-5' (27,58%) et 'ML2-10' (24,61%), elle a augmenté de 4,33 et 1,36%, respectivement, par rapport au parent 'ML13' (23,25 %). Ce gain génétique a permis d'atteindre des teneurs en protéines supérieures à celles trouvées par Gharby et al. (2017) (22%), Hassan (2012) (18%), Moazzami & Kamal-Eldin (2009) et Ünal & Yalçın (2008) (21%). En revanche, ces valeurs sont inférieures à celles rapportées par Nzikou et al. (2009) et Ogbonna & Ukaan (2013) (27,90–34,4%). Outre leur qualité nutritionnelle améliorée, ces lignées mutantes (ML2-5 et ML2-10) se caractérisent par leur tolérance à la sécheresse sévère lors de la germination et de la croissance précoce des jeunes plantules, comme on a pu montrer dans un chapitre antérieur. Ainsi, ces deux génotypes accumulant des traits bénéfiques à la fois de qualité et de tolérance à la sécheresse, peuvent constituer des ressources pertinentes et intéressantes pour un programme de sélection de sésame visant à améliorer les propriétés agronomiques, nutritionnelles et médicinales de cette culture dans le contexte de changement actuel.

Pour la teneur en fibres brutes, les mutants 'US2-7' (4,78%) et 'US1-2' (4,71%) ont montré les valeurs les plus élevées, dépassant de 0,63 et 0,55% leur parent 'US06' (4,15%). Bien que cette teneur améliorée soit supérieure à celle rapportée par El Khier et al. (2008) (3,3–4,67%), elle reste inférieure à celle trouvée par Obiajunwa et al. (2005) (3,2–10,0%) et Abbas et al. (2020) (3,62–8,77%). En outre, le mutants 'US1-2' est également intéressant compte tenu de sa richesse en TFC, comme il sera montré ci-dessous, suggérant que leurs graines pourraient être un aliment de choix pour améliorer la santé humaine. Par conséquent, ils peuvent être considérés comme un germoplasme pertinent pour la sélection et le développement de cultivars présentant plus d'un caractère intéressant d'un point de vue nutritionnel et médicinal.

Le contenu phénolique total (TPC) varie significativement de 2,58 à 7,17 mg GAE/g parmi les lignées étudiées. Cette variation est plus large que la gamme trouvée par Khan et al. (2019) (1,64–3,32 mg EAG/g), Kurt (2018) (1,99–6,81 mg EAG/g) et Rizki et al. (2015) (3,75–3,92 mg EAG/g). En revanche, ces valeurs sont plus ou moins similaires à celles de Zhou et al. (2016) (4,54–7,32 mg GAE/g) et Dossa et al. (2017) (3,7 à 7,8 mg de GAE/g). On a pu remarquer que la TPC chez le mutant 'US2-6' (7,17 mg GAE/g), caractérisé par des graines noires, est presque le double de celui du parent aux graines blanches 'US06' (3,66 mg GAE/g). De même, par rapport au parent 'ML13' (graines jaunes), les graines brunes des mutants 'ML2-72' et 'ML2-37' contiennent plus de polyphénols totaux, avec plus de 1,3 et 0,24 mg de GAE/g, respectivement. Ces résultats corroborent les découvertes précédentes qui ont démontré que les polyphénols sont abondants dans les téguments foncés (Shahidi et al., 2006; Singh et al., 2015 ; Dossa et al., 2017). Il est également important de noter que, pour la teneur en lignanes, les lignées mutantes 'US2-6' (8,61 mg/g) et 'ML2-37' (7,06 mg/g) ont montré 1,83 et 1,6 mg/g de plus que les parents respectifs, 'US06' (6,78 mg/g) et 'ML13' (5,46 mg/g). Dans des travaux antérieurs sur le sésame, il a été rapporté que la teneur en lignanes varie de 4,05 à 11,78 mg/g (Moazzami et al., 2007) et de 2,52 à 12,76 mg/g (Shi et al., 2017). La richesse en TPC et en lignane est significativement corrélée à la forte activité antioxydante des graines de ces deux mutants. Ces résultats montrent l'importance du gain génétique obtenu chez les mutants 'US2-6' et 'ML2-37' pour la teneur en TPC et en lignanes, ce qui montre l'utilité de ces deux lignées comme source prometteuse de bons nutriments.

À l'égard de la TFC, une fluctuation de 7,18 à 16,09 mg CE/g a été observée, ce qui est supérieur aux variations rapportées par Lin et al. (2017) 7,14–13,54 mg CE/g) et Zhou et al. (2016) (5,8–8,04 mg CE/g). Cependant, ces valeurs restent inférieures à celles trouvées par



Reshma et al. (2013) (17,54–20,57 mg EC/g) et par Samuel & Genevieve (2017) (18 mg CE/g). Les graines blanches des lignées mutantes ‘US1-2’ (16,09 mg EC/g) et ‘US2-1’ (15,69 mg EC/g) ont montré un gain génétique de 3,7 et 3,2 mg EC/g en TFC, par rapport au parent ‘US06’ (12,41 mg EC/g). Par ailleurs, le mutant ‘US1-2’ a également enregistré un gain génétique de 0,55% en fibres brutes et de 1,11 mg en lignanes, par rapport au parent ‘US06’. Cela démontre que la sélection par mutagenèse a réuni plus d'un trait qualitatif dans un même génotype (US1-2), ce qui profite clairement au processus de sélection variétale. Il suggère la possibilité d'utiliser ce génotype ‘US1-2’ comme germoplasme pertinent pour développer des variétés porteuses d'un ensemble de caractères désirables.

L'activité antioxydante (AA) varie de 35,44 à 78,62%, ce qui est plus large que la variation enregistrée dans des cultivars de sésame marocains collectés dans différentes zones de culture (59,67–64,17%) (Rizki et al., 2015). Les extraits des graines noires du mutant ‘US2-6’ (78,62%) et des graines brunes du mutant ‘ML2-37’ (73,47%) ont montré la plus grande capacité à stabiliser les radicaux DPPH via le mécanisme du donneur d'électrons. Ceci est en accord avec des études antérieures qui ont montré que l'activité antioxydante des graines de sésame noires est supérieure à celle des graines blanches (Kuo et al., 2011; Botelho et al., 2014; Das & Bhattacharjee, 2015; Kurt et al., 2020). Des études récentes ont montré que les graines noires de sésame peuvent être une bonne source de phyto-nutriments pouvant avoir un impact positif sur la santé humaine (Sun et al., 2016 ; Saisum et al., 2020). La forte capacité antioxydante de ces mutants peut s'expliquer par leur richesse en polyphénols, anthocyanes et flavonoïdes, comme le montre la corrélation forte et positive entre AA et TPC ( $r = 0,850^{***}$ ), AA et TAC ( $r = 0,712^{***}$ ), et AA et TFC ( $r = 0,656^{**}$ ). Ceci est en parfait accord avec des études antérieures qui ont montré que les quantités élevées de composés phénoliques, d'anthocyanes et de flavonoïdes dans la graine de sésame sont responsables de sa capacité antioxydante élevée (Lee et al., 2016; Zhou et al., 2016; Hussain et al., 2018 ; Dravie et al., 2020). Cependant, il existe des rapports dans la littérature qui montrent que les activités antioxydantes du sésame peuvent également être liées à la présence de certains peptides dans ses graines (Shao et al., 2020). Par conséquent, il serait intéressant d'analyser davantage les graines noires du mutant ‘US2-6’ et les graines brunes du mutant ‘ML2-37’ pour leur teneur en peptides antioxydants. Quoiqu'il en soit, nos résultats suggèrent que les graines des deux lignées mutantes peuvent être des sources pertinentes et précieuses pour piéger les radicaux libres.

Enfin, la teneur en anthocyanes totales (TAC) dans les graines mutantes de sésame a été étudiée pour la première fois dans la présente étude. Nos résultats montrent que l'anthocyanine n'existe que dans les graines de sésame pigmentées, enregistrant les niveaux les plus élevés chez les mutants 'US2-6' (graines noires), 'ML2-68' (graines grises) et 'ML2-37' (graines brunes). Ceci est en accord avec des travaux antérieurs sur le soja, indiquant que les anthocyanes sont concentrées dans la palissade épidermique des graines noires et contribuent à leur pigmentation (Todd & Vodkin, 1993 ; Dixit et al., 2010; Kristantini & Wiranti, 2017). Par rapport aux génotypes non pigmentés, les mutants 'US2-6', 'ML2-68' et 'ML2-37' sont les plus riches en anthocyanes, avec respectivement 0,35, 0,27 et 0,27 mg/g, ce qui suggère leur considération comme lignées prometteuses aux propriétés antioxydantes élevées et à valeur médicinale certain. Dans un précédent travail, une TAC beaucoup plus faible de 0,0126 mg/g a été rapporté dans la graine crue de sésame (Rababah et al., 2016), confirmant ainsi la pertinence et l'intérêt particulier de ces trois mutants de sésame. Cependant, une exploration plus approfondie est nécessaire pour analyser les métabolites totaux des anthocyanes et leur stabilité dans ces lignées mutantes.

L'un des principaux objectifs de l'amélioration et la sélection des plantes, réside dans le rassemblement d'un maximum de traits ou de caractéristiques bénéfiques dans une même variété. Cependant, les techniques de sélection conventionnelle ne permettent pas d'atteindre facilement cet objectif, car des efforts supplémentaires de recombinaison de caractères par croisement sont généralement nécessaires. C'est pourquoi le présent travail est très intéressant, puisque la sélection par mutagenèse, utilisant l'agent chimique EMS, a conduit à l'amélioration d'un ensemble de caractères biochimiques dans une même lignée. C'est le cas des mutants 'US2-6' et 'ML2-37', qui ont montré un gain génétique en TPC, TAC, lignanes et AA, les rendant riches en substances et activité antioxydantes. Ce gain génétique est plus intéressant que ce qui a été majoritairement rapporté dans la littérature internationale. En particulier, par rapport aux performances des cultivars marocains existants (Rizki et al., 2015 ; Gharby et al., 2017), ces résultats mettent en évidence le progrès génétique intéressant réalisé pour certains caractères de qualité du sésame au pays. Quelques études antérieures ailleurs ont rapporté des performances similaires ou même meilleures dans certains germoplasme, mais seulement pour certains traits particuliers et individuels. De plus, l'accès aux ressources génétiques naturelles et étrangères est de plus en plus compliqué en raison des échanges restreints et de la concurrence accrue entre les centres ou institutions de recherche internationale. Par conséquent, la sélection par mutagenèse est considérée comme une bonne

stratégie efficace pour élargir la variabilité génétique existante, améliorer le patrimoine génétique national et accélérer la sélection et la diffusion des variétés.

#### **II.4. Conclusion**

Ce volet a ciblé certains attributs chimiques et biochimiques pour évaluer le progrès génétique réalisé, par rapport au parent source 'ML13' et 'US06', dans 13 lignées mutantes de sésame à la génération M<sub>3</sub>. Parmi eux, la teneur en anthocyanes des graines a été approchée pour la première fois. Globalement, les résultats ont révélé une forte variation génétique parmi les mutants étudiés pour la plupart des caractères étudiés, suggérant l'efficacité de la sélection par mutagenèse pour améliorer la qualité des graines et les attributs nutritionnels chez le sésame. Plus intéressant encore, certains mutants, ont montré un gain génétique pour plus d'un trait, ce qui est bénéfique pour la sélection du sésame en tant que plante médicinale et oléagineuse. Ces lignées mutantes originales seront utilisées comme ressources génétiques précieuses pour le développement et la diffusion de nouvelles variétés dotées de qualités nutritionnelles et de propriétés médicinales à même de donner une valeur ajoutée à la filière sésame dans notre pays.

## **Chapitre III : Évaluation de la nouvelle diversité génétique induite par mutagenèse et estimation des paramètres génétiques dans les lignées M<sub>4</sub>**

### **III.1. Effets du génotype, de l'environnement et de leur interaction**

L'analyse de la variance (Tableau 18), a montré un effet hautement significatif du génotype ( $p < 0,001$ ) pour tous les traits étudiés. L'effet de l'environnement est très significatif pour tous les caractères sauf pour le poids de 1000 graines. L'ANOVA combinée (les deux sites) a également révélé un effet significatif de l'interaction génotype  $\times$  environnement ( $G \times E$ ) sur tous les traits hormis le nombre de graines par capsule.

Les carrés moyens ont prouvé une variation significative entre les mutants et les deux cultivars témoins. L'analyse des contrastes planifiée par ANOVA a montré des différences significatives entre le parent US06 et ses mutants pour chacun des dix traits mesurés/calculés (parent US06 vs mutants US) (Tableau 19). De même, les mutants ML diffèrent significativement de leur parent témoin ML13 (parent ML13 vs mutants ML) pour tous les traits sauf NDF. Des différences significatives entre le groupe des génotypes ML et le groupe des génotypes US pour tous les paramètres ont été observées. Dans l'ensemble, une grande variabilité génétique a été induite par la mutagenèse pour différents traits, phénologiques, morphologiques et agronomiques.

**Tableau 18** : Résultats de l'analyse de variance individuelle et combinée (carrés moyens) de 13 géotypes de sésame évalués dans deux environnements.

Source de variation	DF	NDF	NDM	HFC	PH	FZL	NBP	NCP	NSC	PMG	YP
<b>Afourer (AFR)</b>											
<b>Block</b>	2	30,11*	18,02	14,64	40,38*	20,84	0,10	69,46*	4,38	0,02	9,25
<b>Génotype</b>	12	2609,70***	1854,62***	2656,01***	2282,14***	2317,41***	228,64***	62916,86***	189,58***	0,21***	1998,83***
<b>Erreur</b>	24	29,86	30,41	39,32	31,41	41,32	2,08	234,77	8,10	0,01	19,42
<b>Taoujdate (ATJ)</b>											
<b>Block</b>	2	39,93*	14,18*	11,47	61,34*	23,27	1,45	67,41*	5,671	0,03	11,13*
<b>Génotype</b>	12	191,70***	1162,15***	2952,30***	5318,92***	7854,32***	146,87***	24026,92***	258,41***	0,29***	853,95***
<b>Erreur</b>	24	23,56	100,63	47,09	18,28	77,53	5,40	349,30	8,42	0,09	33,62
<b>Combiné</b>											
<b>Environnement (E)</b>	1	490,43***	10674,17***	347,343***	2829,14***	20129,17**	74,818***	49025,88***	64,77***	0,09	20,12***
<b>Block</b>	4	35,02	16,10	13,05	50,86	22,05	0,77	68,43	5,026	0,025	19,19
<b>Génotype (G)</b>	12	267,5***	1463,3***	6064,5***	2312,8***	3175,6***	197,7***	24878,6***	233,4***	0,282***	1330,6***
<b>G x E</b>	12	48,3*	422,3***	2063,60***	2063,60***	2043,10***	30,90***	17198,10***	11,90	0,062***	18,8***
<b>Erreur</b>	48	26,71	65,52	43,205	24,845	59,425	3,74	292,035	8,26	0,05	26,52

**DF** : degré de liberté ; **NDF** : nombre de jours avant la floraison (j); **NDM** : nombre de jours jusqu'à la maturité (j); **HFC** : hauteur de la première capsule (cm); **PH** : hauteur de la plante (cm); **FZL** : longueur de la zone de fructification (cm); **NBP** : nombre de branches primaires par usine; **NCP** : nombre de capsules par plante; **NSC** : nombre de graines par capsule, **PMG** : poids de 1000 graines (g) ; **YP** : rendement en graine par plante (g).. \* et \*\*\* : différences significatives aux niveaux de probabilité de 5 % et 1 %, respectivement.

**Tableau 19** : Résultats de l'analyse de contraste des lignées mutantes de sésame vis-à-vis de leurs parents évalués pour différents traits (carré moyen, valeur de contraste et niveau de significativité de la différence).

Source de variation	DF	NDF	NDM	HFC	PH	FZL	NBP	NCP	NSC	PMG	YP
<b>Carré moyen</b>											
<b>Génotype</b>	12	2609,70 ***	1854,62 ***	2656,01 ***	2282,14 ***	2317,41 ***	228,64 ***	62916,86 ***	189,58 ***	0,21 ***	198,83 ***
<b>Valeur de contraste</b>											
<b>ParentML13 vs MutantsML</b>	1	0,90	10,30 *	46,02 **	23,20 **	77,70 **	10,54 **	302,26 ***	76,80 **	1,50 ***	1,23 *
<b>ParentUS06 vs MutantsUS</b>	1	27,10 *	34,40 *	33,30 **	9,22 *	27,70 *	18,40 ***	130,40 **	24,90 *	0,95 ***	2,40 **
<b>GénotypesUS vs GénotypesML</b>	1	73,80 **	118,60 ***	161,02 ***	17,47 **	125,70 ***	41,45 ***	306,66 ***	34,10 *	0,59 ***	3,43 ***

**DF** : degré de liberté ; **NDF** : nombre de jours avant la floraison (j); **NDM** : nombre de jours jusqu'à la maturité (j); **HFC** : hauteur de la première capsule (cm); **PH** : hauteur de la plante (cm); **FZL** : longueur de la zone de fructification (cm); **NBP** : nombre de branches primaires par usine; **NCP** : nombre de capsules par plante; **NSC** : nombre de graines par capsule ; **PMG** : poids de 1000 graines (g) ; **YP** : rendement en graine par plante (g). \*, \*\* et \*\*\* : différences significatives aux niveaux de probabilité de 5 %, 1 % et 1 %, respectivement.

### III.2. Paramètres génétiques et performances moyennes des génotypes

Les paramètres génétiques sont illustrés dans le tableau 20, alors que les performances moyennes phénologiques et agromorphologiques des 13 génotypes sont illustrées dans les figures ci-dessous.

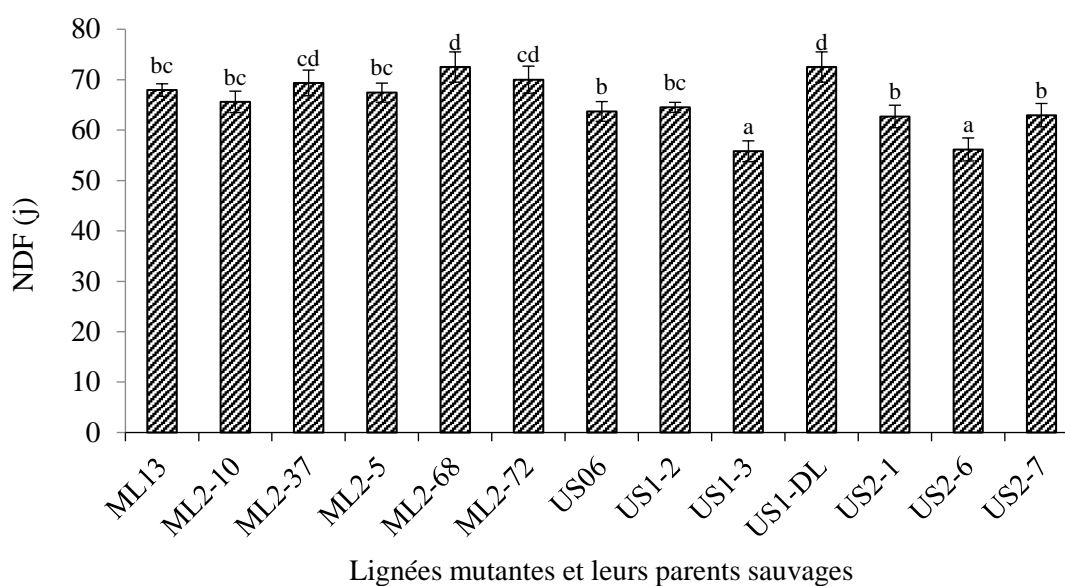
**Tableau 20**: Estimation des paramètres génétiques (variance génétique, variance phénotypique, héritabilité et progrès génétique) chez 13 génotypes de sésame pour divers traits phénologiques et agromorphologiques.

Traits	Moyenne	Composantes de la variance			Variabilité génétique			Progrès génétique	
		Vg	Vp	Ve	PCV	GCV	H <sup>2</sup> b.s	GA	GAM
<b>NDF</b>	65,46	40,13	66,84	26,71	12,50	9,68	60,04	13,05	19,95
<b>NDM</b>	145,81	232,97	298,49	65,52	11,85	10,47	78,05	31,44	21,56
<b>HFC</b>	47,21	1003,56	1046,76	43,21	68,53	67,10	95,87	65,26	138,23
<b>PH</b>	154,43	381,34	406,18	24,85	13,05	12,65	93,88	40,23	26,05
<b>FZL</b>	110,05	519,37	578,80	59,43	21,70	20,55	89,73	46,95	42,34
<b>NBP</b>	7,94	32,34	36,08	3,74	74,62	70,65	89,63	11,72	145,53
<b>NCP</b>	248,08	4097,77	4389,80	292,04	27,20	26,28	93,35	131,87	54,13
<b>NSC</b>	62,96	37,53	45,79	8,26	10,72	9,70	81,96	12,62	19,99
<b>PMG</b>	3,25	0,04	0,09	0,05	9,19	6,07	43,61	0,41	12,50
<b>YP</b>	1052	217,35	243,87	26,52	196,19	185,21	89,13	30,37	381,54

**Vg** : Variance génétique ; **Vp** : Variance phénotypique ; **Ve** : Variance environnementale ; **PCV** : Coefficients de variation phénotypique ; **GCV** : Coefficients de variation génotypique ; **H<sup>2</sup>b.s** : Héritabilité au sens large ; **GA** : Avance génétique ; **GAM** : Avance génétique sur la moyenne ; **NDF** : Nombre de jours avant la floraison ; **NDM** : Nombre de jours jusqu'à la maturité ; **HFC** : Hauteur de la première capsule ; **PH** : Hauteur de la plante ; **FZL** : Longueur de la zone de fructification ; **NBP** : Nombre de branches primaires par plante ; **NCP** : Nombre de capsules par plante ; **NSC** : Nombre de graines par capsule ; **PMG** : poids de 1000 graines et **YP** : Rendement en graines.

#### III.2.1. Nombre de jours avant la floraison

Les résultats ont révélé la présence d'une grande variabilité génétique pour le nombre de jours avant la floraison (NDF) (Tableaux 18 et 19), principalement entre le groupe ML et le groupe US ( $p < 0,01$ ) et entre le témoin US06 et ses mutants dérivés ( $p < 0,05$ ). La valeur GCV (9,68) est légèrement inférieure à la valeur PCV (12,50). Ce trait a une H<sup>2</sup> b.s élevée (60,04 %) couplée à une GA modérée (13,05) (Tableau 20). Les valeurs moyennes de NDF varient entre 55,80 et 72,5 jours avec une moyenne de 65,46 jours. Les deux mutants 'ML2-68' et 'US1-DL', avec un NDF moyen de 72,5 jours, sont les plus tardifs, alors que le mutant 'US1-3', avec un NDF de 55,80 jours, est le plus précoce, suivi du mutant 'US2-6' (56,15 jours (Figure 40).

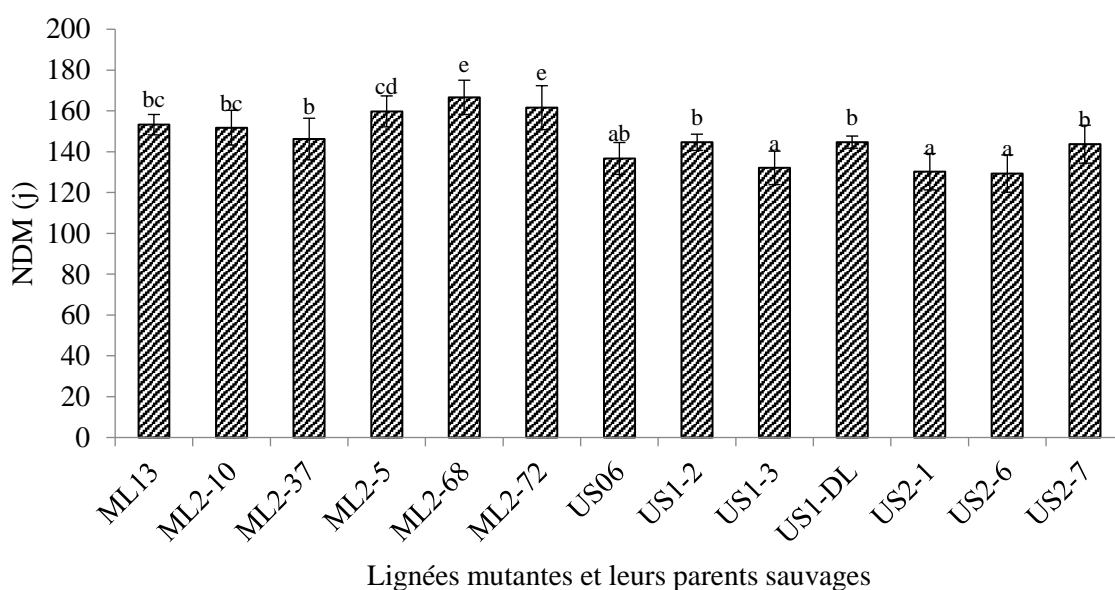


**Figure 40 :** Nombre de jours avant la floraison (NDF) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.2.2. Nombre de jours à la maturité

Une variabilité génétique (232,97) et phénotypique (298,49) considérable a été remarquée pour le nombre de jours à la maturité (NDM) (Tableau 20). Les valeurs d'analyse des contrastes montrent que la variance globale a été principalement obtenue entre les génotypes US et les génotypes ML ( $p < 0,001$ ), suivis du parent contrôle 'US06' et des mutants US ( $p < 0,05$ ), puis entre le parent contrôle ML et ces mutants ML ( $p < 0,05$ ) (Tableau 19). La durée de maturité des plantes varie de 129,08 à 166,63 jours avec une moyenne globale de 145,81 jours. Les mutants 'ML2-68' et 'ML2-72' ont mûri tardivement après 166,63 et 161,60 jours, respectivement, tandis que les deux mutants 'US2-6' et 'US2-1' ont mûri tôt à 129,30 et 130,20 jours, respectivement (Figure 41). Des valeurs modérées de PCV (11,85), légèrement supérieures à GCV (10,47), avec une  $H^2$  b.s élevée (78,05 %), couplée à une GA élevée (31,44) (Tableau 20).

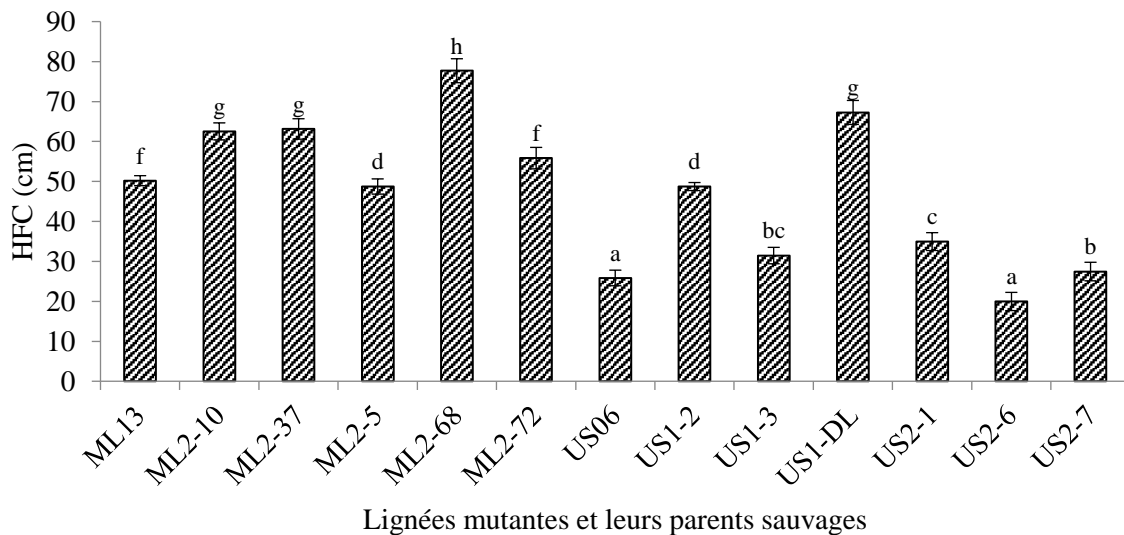




**Figure 41 :** Nombre de jours à la maturité (NDM) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.2.3. Hauteur de la première capsule

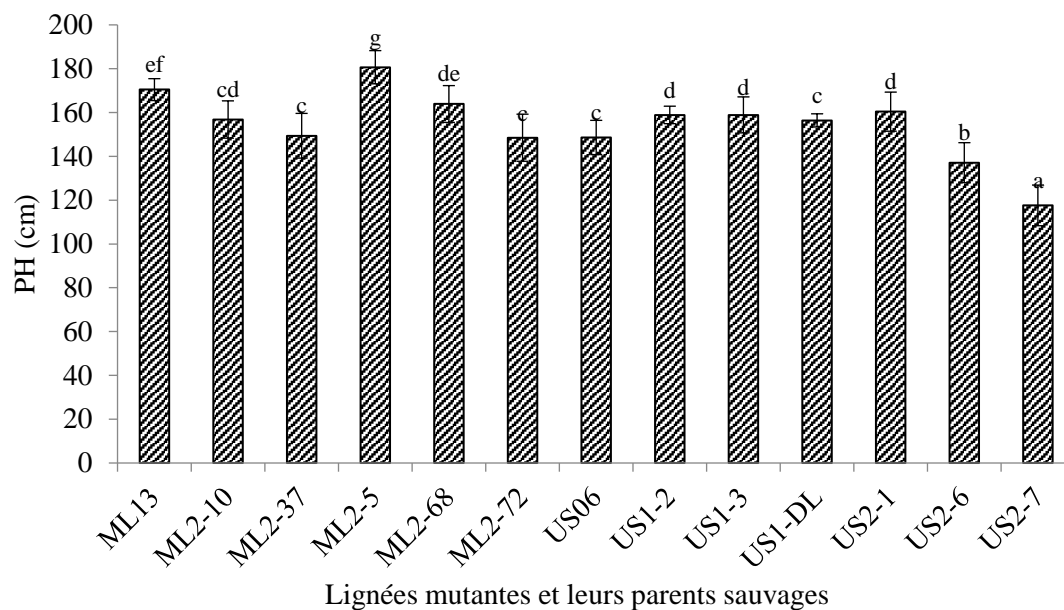
Des variances génotypiques (1003,56) et phénotypiques (1046,76) très élevées ont été observées pour la hauteur de la première capsule (HFC) (Tableau 20). Les différences les plus importantes ( $p < 0,001$ ) existent entre les génotypes US et les génotypes ML, suivies de celles entre le parent ML et les mutants ML ( $p < 0,01$ ) et puis entre le parent US et les mutants US ( $p < 0,05$ ) (Tableau 19). Ceci souligne la présence d'une grande variabilité génétique induite par mutagenèse pour ce caractère. Les valeurs de PCV et GCV sont respectivement, 68,53 et 67,10 (Tableau 20). De plus, une  $H^2$  b.s élevée (95,87%) couplée à une GA élevée (65,26) ont été trouvés pour ce trait. La valeur moyenne de HFC est de 47,21 cm, et varie de 19,96 à 77,70 cm (Figure 42). Le mutant 'US2-6' a montré la valeur HFC la plus basse de 19,96 cm, suivi du cultivar témoin 'US06' (25,85 cm), le mutant 'US2-7' (27,45 cm), le mutant 'US1-3' (31,45 cm) et le mutant 'US2-1' (34,95 cm). Cependant, la valeur la plus élevée (77,70 cm) a été enregistrée chez le mutant 'ML2-68'. Le cultivar marocain 'ML13' a enregistré une HFC moyenne (50,19 cm).



**Figure 42:** Hauteur de la première capsule (HFC) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.2.4. Hauteur de la plante

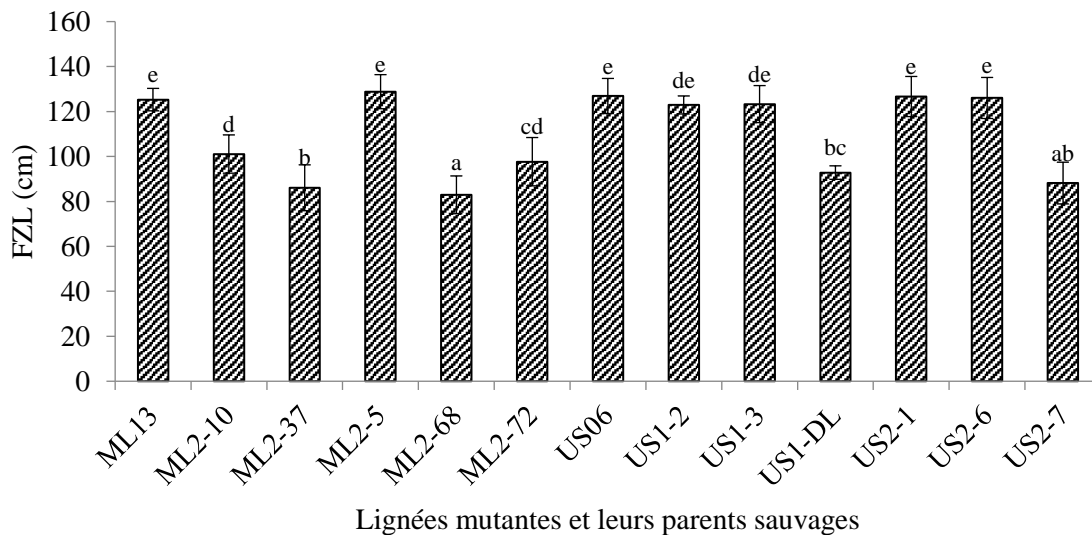
La hauteur de plante (PH) diffère nettement entre les génotypes évalués. Des différences significatives ont été observées entre le parent 'ML13' et ses mutants ML ( $p < 0,05$ ), entre ces derniers et les génotypes US ( $p < 0,05$ ) et entre le parent 'US06' et ses mutants US ( $p < 0,05$ ) (Tableau 19). Les variances phénotypiques et génotypiques de PH sont respectivement de 406,18 et 381,34 (Tableau 20). Des coefficients GCV et PCV modérés (12,65 et 13,05, respectivement) ont été enregistrés pour ce trait. PH a présenté une  $H^2$  b.s très élevée (93,88 %) avec une GA attendue de 40,23. La hauteur des plantes varie de 117,60 à 180,67 cm avec une moyenne globale de 154,43 cm. Le mutant 'US2-7' est le plus court avec une PH de 117,60 cm, suivi du mutant 'US2-6' (137,10 cm). En revanche, le mutant 'ML2-5' est le plus haut avec une PH de 180,67 cm, alors que le témoin 'ML13' a une PH moyenne de 170,45 cm (Figure 43).



**Figure 43 :** Hauteur de la plante (PH) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.2.5. Longueur de la zone de fructification

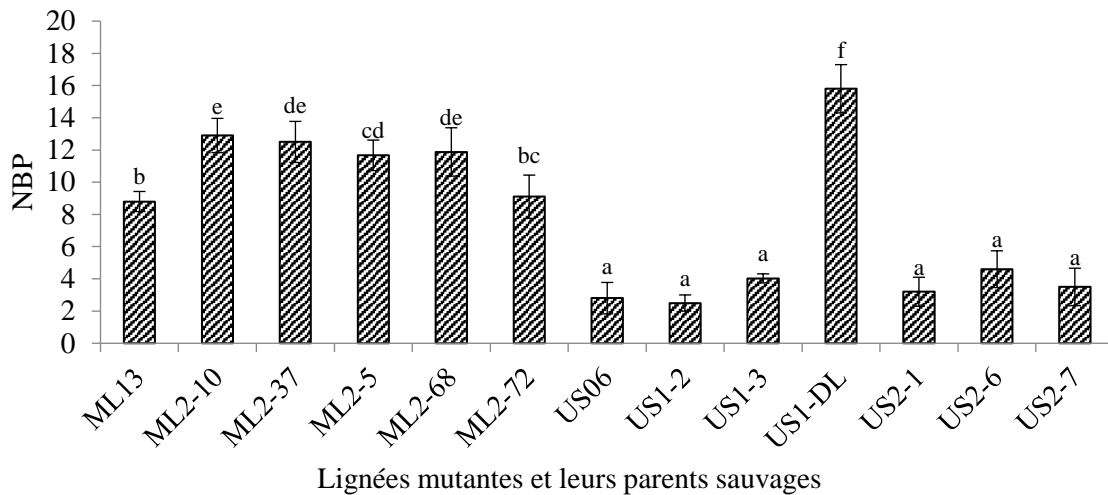
Les résultats ont montré une variation génotypique hautement significative pour la longueur de la zone de fructification (FZL). Les différences les plus élevées ( $p < 0,001$ ) ont été trouvées entre les génotypes US et les génotypes ML, suivies des différences entre le parent 'ML13' et ses mutants ML ( $p < 0,01$ ) et entre le parent US et les mutants US ( $p < 0,05$ ) (Tableau 19). Un PCV et un GCV élevés (respectivement 21,70 et 20,55) avec une  $H^2$  b.s très élevée (89,73 %) ainsi qu'une GA élevée (46,95) (Tableau 20) font la preuve d'une large variation génétique induite, en termes de FZL, qui pourrait être exploitée dans les programmes de sélection de sésame. La FZL varie de 82,92 à 128,81 cm, avec une moyenne globale de 110,05 cm (Tableau 20). Les valeurs FZL les plus courtes ont été trouvées chez les mutants 'ML2-68' (82,92 cm), 'ML2-37' (86,06 cm), 'US1-DL' (92,82 cm) et 'ML2-72' (97,67 cm), tandis que les plus élevées ont été enregistrées chez les mutants 'ML2-5' (128,81 cm), 'US2-1' (126,66 cm) et 'US2-6' (126,02 cm) et le cultivar 'US06' (126,90 cm) (Figure 44).



**Figure 44:** Longueur de la zone de fructification (FZL) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.2.6. Nombre de branches primaires par plante

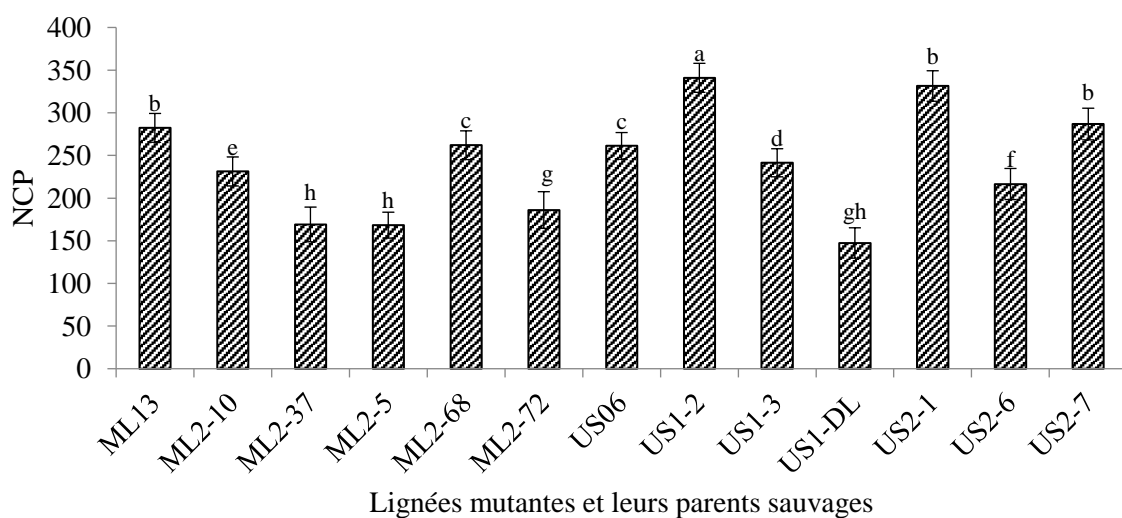
L'analyse de la variance a mis en évidence des différences significatives pour le nombre de branches primaires par plante (NBP) entre les génotypes US et les génotypes ML ( $p < 0,001$ ), entre le parent 'US06' et les mutants US ( $p < 0,001$ ), et entre le parent 'ML13' et le ML mutants ( $p < 0,01$ ) (Tableau 19). Ce caractère a une variance génotypique de 32,34 et une variance phénotypique de 36,08, suggérant la présence d'un polymorphisme génétique précieux dans le NBP (Tableau 20). Le NBP varie de 2,5 à 15,8 avec une moyenne globale de 7,94. Les valeurs de PCV et GCV sont proches pour ce trait, 74,62 et 70,65, respectivement. Le trait NBP a enregistré une  $H^2$  b.s élevée (89,63 %), avec une GA modérée (11,72) (Tableau 20). Les génotypes les moins ramifiés sont le mutant 'US1-2' (2,5), le témoin 'US06' (2,8), le mutant 'US2-1' (3,2) et le mutant 'US2-7' (3,5). En revanche, le mutant 'US1-DL' (15,80) suivi du mutant 'ML2-10' (12,90) et du mutant 'ML2-37' (12,50) forment le type à ramification abondante (Figure 45).



**Figure 45 :** Nombre de branches primaires par plante (NBP) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.2.7. Nombre de capsules par plante

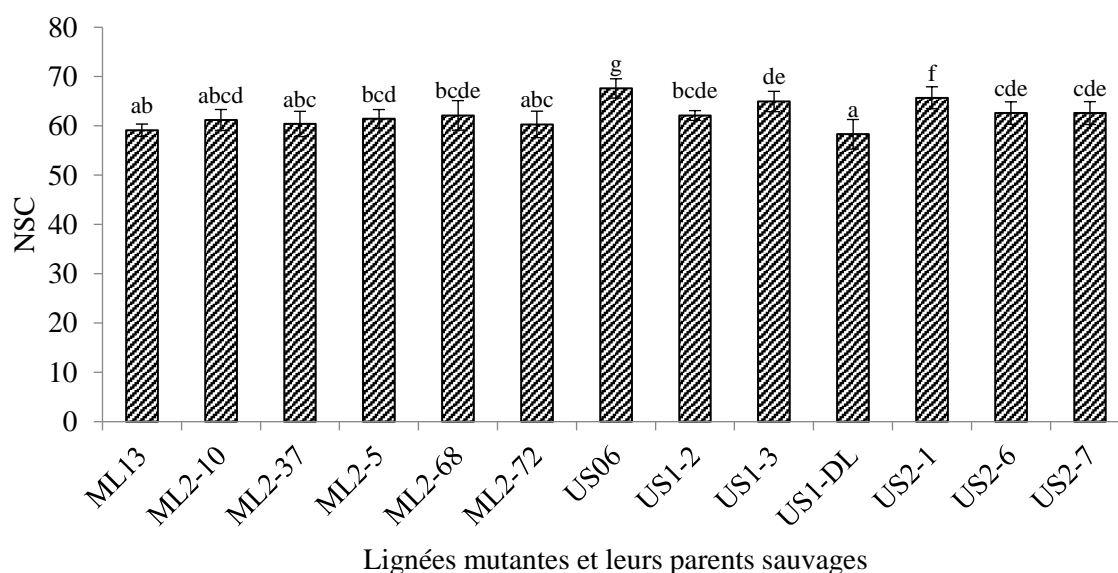
Pour le nombre de capsules par plante (NCP), la mutagenèse a induit un écart génétique précieux entre le parent ML et les mutants ML ( $p < 0,001$ ), d’une part, et entre le parent américain et ces mutants ( $p < 0,01$ ), d’autre part (Tableau 19). Ce trait a enregistré un PCV et un GCV élevés (27,20 et 26,28, respectivement), avec une  $H^2$  b.s élevée (93,35%), en plus d’une GA élevée (131,87) (Tableau 20). Les valeurs du NCP varient de 169,10 à 341,00, avec une moyenne globale de 248,08 capsules par plante. Le mutant ‘US1-2’ a produit le NCP le plus élevé (341), suivi de près par le mutant ‘US2-1’ (331,40), tandis que le cultivar témoin ‘US06’ n’a produit que 261,20 capsules par plante (Figure 46).



**Figure 46 :** Nombre de capsules par plante (NCP) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.2.8. Nombre de graines par capsule

À l'instar des autres caractères, le nombre de graines par capsule (NSC) diffère significativement entre le parent 'ML13' et ces mutants ML ( $P < 0,01$ ), le parent 'US06' et ces mutants US ( $P < 0,05$ ) et entre les génotypes ML et les génotypes US ( $P < 0,05$ ) (Tableau 19). Le PCV et le GCV de ce trait sont modérés et affichent de valeurs respectives de 10,72 et 9,70 (Tableau 20). Ce trait a enregistré une héritabilité élevée (81,96%) associée à un progrès génétique modéré (12,62). Les valeurs du NSC varient de 58,30 à 67,60 graines/capsule avec une moyenne de 62,96. Le NSC maximal a été observé dans le cultivar témoin 'US06' (67,60), tandis que le minimum l'a été dans le mutant 'US1-DL' (58,30), suivi du cultivar marocain 'ML13', avec une valeur moyenne de 59,13 (Figure 47).

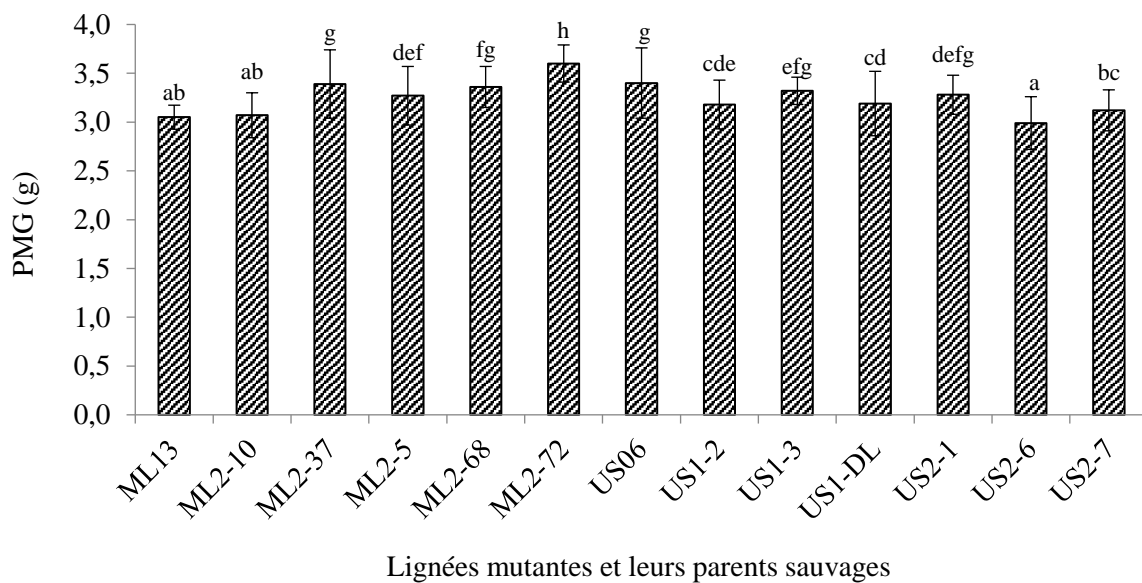


**Figure 47 :** Nombre de graines par capsule (NSC) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.2.9. Poids de mille de graines

Le poids de mille graines (PMG) varie considérablement parmi les génotypes de sésame. Des différences très significatives ( $p < 0,001$ ) ont été observées entre le parent 'ML13' et ses mutants ML, le parent 'US06' et ses dérivés ( $p < 0,001$ ) et entre les génotypes américains et les génotypes ML ( $p < 0,001$ ) (Tableau 19). Le GCV (6,07) est faible et inférieur au PCV (9,19), avec une héritabilité modérée au sens large (43,61%) et un progrès génétique faible (0,41) pour le PMG, par rapport au reste des paramètres étudiés (Tableau 20). Le PMG moyen est de 3,25 g, avec des valeurs oscillant de 2,99 à 3,60 g. Le mutant 'US2-6' (2,99 g)

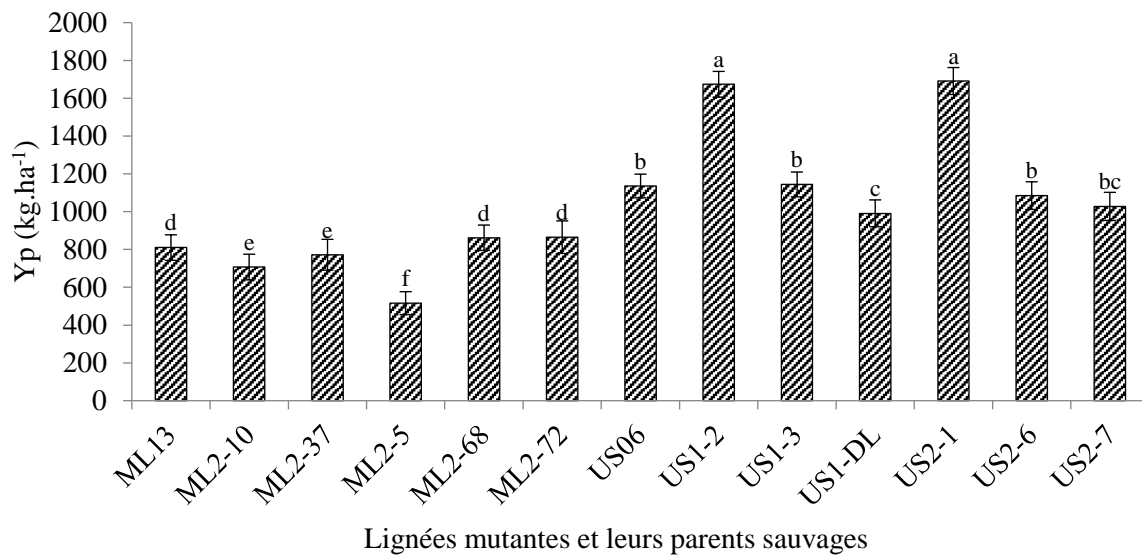
et le cultivar marocain ‘ML13’ (3,05 g) détiennent les graines les plus petites (PMG le plus léger), tandis que la lignée mutante ‘ML2-72’ s’accapare les plus grosses (3,60 g) (Figure 48).



**Figure 48 :** Poids de mille graines (PMG) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.2.10. Rendement en graines

Les résultats ont révélé que les génotypes de sésame étudiés présentent une grande variabilité génétique en raison des différences significatives entre les génotypes ML et les génotypes américains ( $P < 0,001$ ) et entre les mutants et leurs parents de type sauvage respectifs ( $P < 0,05$ ) (Tableau 19). Le rendement en graines a un PCV et un GCV élevés (196,19 et 185,21, respectivement), associés à une  $H^2$  b.s élevée (89,13%) et GA élevée (30,37) (Tableau 20). Ce rendement a montré une grande variation allant de 516 à 1691  $\text{kg ha}^{-1}$ , avec une moyenne globale de 1052  $\text{kg ha}^{-1}$ . Les deux mutants ‘ML2-5’ et ‘ML2-10’ sont les moins productifs avec un rendement en graines de 516 et 707  $\text{kg ha}^{-1}$ , respectivement (Figure 49). Cependant, les mutants ‘US2-1’ et ‘US1-2’ ont produit le rendement en graines le plus élevé de 1691 et 1674  $\text{kg ha}^{-1}$ , qui sont statistiquement supérieurs aux cultivars parentaux (ML13 et US06).



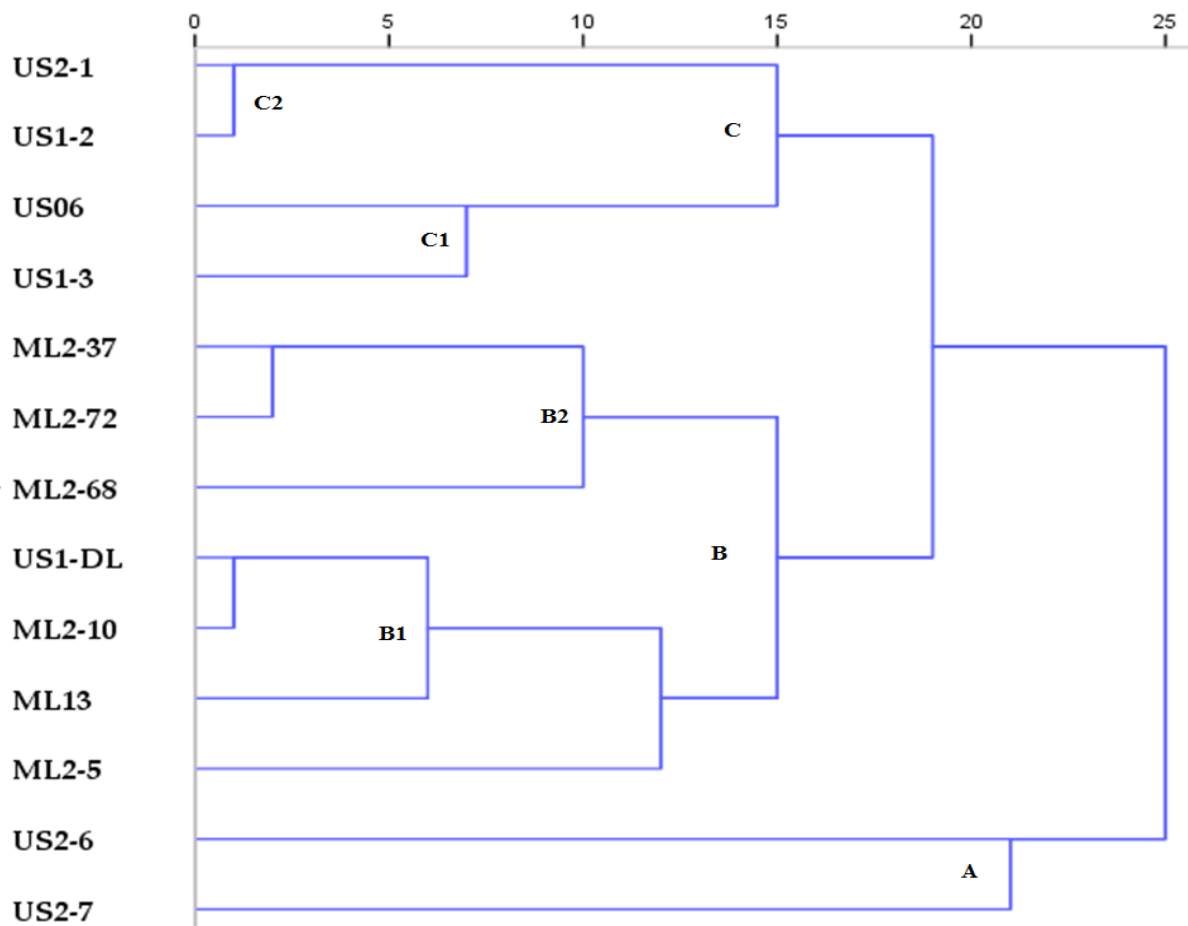
**Figure 49 :** Rendement en graines (Yp) de 11 lignées mutantes de sésame et leurs deux types sauvages (US06 et ML13). Les lettres sur les barres des histogrammes représentent les groupes selon le test de Duncan ( $P \leq 0,05$ ).

### III.3. Parenté génétique sur la base des traits agromorphologiques et phénologiques

Treize génotypes ont été rassemblés par regroupement hiérarchique ascendant en trois groupes (A, B et C) en fonction de la distance euclidienne (Figure 50). Le groupe A comprend deux génotypes : ‘US2-6’ et ‘US2-7’ qui se caractérisent par une floraison et une maturité précoce, une FZL longue, une faible ramification, et des niveaux moyens de NCP, NSC, PMG et rendement en graines/ha, et sont en plus courts en termes de HFC et de PH. Le groupe B est subdivisé en deux sous-groupes (B1 et B2). Il renferme les génotypes ‘ML2-5’, ‘ML13’, ‘ML2-10’, ‘US1-DL’, ‘ML2-68’, ‘ML2-72’ et ‘ML2-37’. En général, les génotypes du groupe B sont caractérisés par des floraisons et maturités tardives, une FZL moyenne, une ramification élevée, de faibles NCP, NSC, PMG et rendement en graines, mais des HFC et PH élevées. Le groupe C comprend quatre génotypes, à savoir ‘US2-1’, ‘US1-2’, ‘US06’ et ‘US1-3’, subdivisés en deux sous-groupes (C1 et C2). Ces quatre mutants ont en commun une floraison et une maturité précoce, une FZL longue, une faible ramification, un NCP élevé, un NSC, un PMG et un rendement en graines élevés. Ils se caractérisent en plus par une HFC courte et une PH moyenne. Les mutants ‘US2-1’ et ‘US1-2’ du sous-groupe (C2) sont génétiquement proches, très probablement parce qu’ils expriment tous deux une précocité à la floraison et la maturité, des HFC et des PH moyennes, des FZL élevées, une faible ramification, un NCP très élevé, un NSC élevé, un PMG moyen et un rendement très élevé en



graines. Dans l'ensemble, les génotypes présentent des similitudes qui correspondent également à leur ressemblance agromorphologique et à leur origine (Maroc et Mexique).



**Figure 50** : Dendrogramme basé sur l'UPGMA décrivant les relations génétiques entre 13 génotypes de sésame basées sur estimation de la dissimilarité euclidienne pour dix traits agromorphologiques.

### III.4. Discussion

Dans la sélection du sésame, une floraison précoce est souhaitable car elle serait traduite par plus de capsules et, par conséquent, un rendement en graines meilleur (Zahran et al., 2020). Les deux mutants 'ML2-68' et 'US1-DL' sont les plus tardifs avec un NDF moyen de 72,5 jours, alors que les mutants 'US1-3' et 'US2-6' atteignent la floraison environ 12 jours avant le cultivar marocain (ML13) qui a commencé à fleurir à 67,93 jours. Ce trait a une  $H^2$  b.s élevée (60,04 %) couplée à une GA modérée (13,05) permettrait de sélectionner et donc de développer de nouvelles variétés à floraison précoce, plus adaptées à l'environnement local et au changement climatique. En examinant la phénologie de la floraison, les mutants ainsi générés s'avèrent plus précoces que ceux rapportés par Laghari et al. (2022) ayant un NDF de 57,33, une  $H^2$  b.s de 97,32 % et une GA de 8,41, mais légèrement plus tardifs que les mutants trouvés par Aliyu et al. (2017) qui ont fleuri à 42,25 jours après semis et avec une  $H^2$  b.s de

89,73 %. Les deux autres mutants 'ML2-68' et 'ML2-72' quant à eux, seront utiles pour le développement de variétés tardives. Les mutants susmentionnés mûrissent plus tard que ceux décrits par Bhuiyan et al. (2019) (NDM de 83 j après semis,  $H^2$  b.s de 62,51 % couplée à une faible GA de 5,89). Cependant, la maturité tardive des plants de sésame est positivement corrélée avec un NCP et un rendement en graines élevés (Akbar et al., 2011). Le mutant 'US2-6' (NDM de 129,30 jours,  $H^2$  b.s 78,05% couplée à une GA élevée, 31,44) est légèrement plus précoce que celui trouvé par Laghari et al. (2022) (NDM de 131,30 jours,  $H^2$  b.s 99,27 %, et faible GA, 12,30). Ces résultats révèlent que la phénologie de la plante de sésame peut être efficacement modifiée par mutagenèse. Ainsi, la maturité, précoce et tardive, est importante pour les programmes de sélection qui tentent d'adapter la culture de sésame à des régions écologiques diverses et particulières.

Concernant la hauteur de la première capsule (HFC), les mutant 'US2-6', 'US2-7', 'US1-3' et 'US2-1' ont montrés une HFC inférieure à 35 cm. Cela signifie que le traitement mutagène à modifié significativement la HFC dans ces mutants. D'autres études sur le sésame ont rapporté la possibilité de réduire la HFC à 42,50 cm (Aristya et al., 2019) et 30,4 cm (Hoballah, 2001) qui demeurent bien supérieurs à ces génotypes. La hauteur de la première capsule est une caractéristique importante pour la récolte mécanique du sésame. Il a été rapporté qu'une HFC entre 15 et 40 cm est souhaitable pour ce mode de récolte pour le sésame (Van Zanten, 2001; Langham et Wiemers, 2002). Par conséquent, les génotypes 'US2-6', 'US2-7', 'US1-3' et 'US2-1' pourraient être exploités dans un programme de sélection de matériel génétique répondant à cet objectif.

Le mutant 'US2-7' est le plus court avec une PH de 117,60 cm, suivi du mutant 'US2-6' (137,10 cm). En revanche, le mutant 'ML2-5' est le plus haut avec une PH de 180,67 cm, alors que le témoin 'ML13' a une PH moyenne de 170,45 cm. Cette gamme de variation de PH est supérieure à celle de Bhuiyan et al. (2019) qui ont rapporté, sur des mutants de sésame, une PH comprise entre 119 et 136 cm, une  $H^2$  b.s élevée (96,81 %) et une GA modérée (14,74), et celui de Divya et al. (2018) qui ont trouvé des mutants de sésame avec une PH de 47,20 à 132,70 cm et une  $H^2$  b.s de 86,20 % couplée à une GA de 32,24. Nos résultats dépassent également ceux rapportés par Laghari et al. (2022) ayant développé des mutants avec une PH située entre 128,90 et 161,93 cm, une  $H^2$  b.s élevée de 96,77 % et une GA de 24,62 et ceux rapportés par Imran et al. (2018) (PH entre 25,60 et 141,80 cm,  $H^2$  b.s de 92,97 % et GA de 42,73). Chez le sésame, la hauteur de la plante est souvent positivement corrélée au rendement en graines en raison de sa croissance indéterminée. Cependant, sous l'effet de

vents violents ou d'ouragans, les plantes hautes sont susceptibles à verser. Pour améliorer la résistance à la verse et assurer un rendement en graines relativement élevé, les sélectionneurs se fixent habituellement la réduction de la hauteur comme objectif de sélection chez l'espèce (Zhang et al., 2019). Les deux mutants 'US2-7' et 'US2-6' sont les plus courts avec un rendement en graines moyen (environ 1000 kg ha<sup>-1</sup>), et ainsi pourraient être de bonnes sources génétiques pour le développement de variétés compétitives capables de résister à la verse.

Les valeurs FZL les plus courtes (<100 cm) ont été trouvées chez les mutants 'ML2-68', 'ML2-37', 'US1-DL' et 'ML2-72', tandis que les plus élevées (>125 cm) ont été enregistrées chez les génotypes 'ML2-5', 'US2-1' et 'US2-6'. Ces valeurs de FZL des mutants sont supérieures à celles rapportées par Hoballah (2001) (123,4 cm). Malgré l'importance du trait FZL dans les stratégies de sélection en raison de son impact direct sur le rendement en graines de sésame (Ragab, 1982), le nombre de capsules par plante reste le caractère à forte contribution à ce rendement. Les mutants à haut rendement, à savoir 'US2-1' et 'US1-2' (1691 et 1674 kg ha<sup>-1</sup>, respectivement), dont la PH est moyenne (160,40 et 158,90 cm, respectivement), ont enregistré une FZL et un NCP élevés, respectivement de 126,66 cm et 341,40 pour 'US2-1' et 122,90 cm et 331 pour 'US1-2'. À notre connaissance, la valeur moyenne observée de 15,80 dans la lignée mutante 'US1-DL' est le NBP le plus élevé jamais enregistrée à ce jour. Des variétés ramifiées ont été recommandées pour pallier au problème de la coupe des tiges épaisses des lignées non ramifiées (Beech & Imrie, 2001). Ces variétés utilisent l'espace supplémentaire pour ombrager le sol et donc éviter les mauvaises herbes (Miao et al., 2021). Les deux mutants 'US1-2' et 'US2-1', les premiers en termes de NCP, sont beaucoup plus intéressants que ceux de Divya et al. (2018) (61 capsules/plante, H<sup>2</sup>b.s de 89,2% avec une GA de 98,7), ceux d'Imran et al. (2018) (85 capsules/plante avec une H<sup>2</sup> b.s de 98,42 et une GA de 33,95), ceux de Bhuiyan et al. (2019) (87 capsules/plante, H<sup>2</sup> b.s de 78,78%, et une GA de 56,2), ceux de Laghari et al. (2022) (166,5 capsules/plante, avec une H<sup>2</sup>h.s de 93,21%, et GA de 35,73), et ceux de Begum & Dasgupta (2015) (265,77 capsules/plante avec une H<sup>2</sup> b.s de 87,12% couplée à une GA de 89,78). Autant qu'on sache, il s'agit jusqu'à l'heure du premier travail ayant conduit à un nombre de capsules aussi élevé dans le sésame. Ce nombre est l'un des traits les plus importants dans le développement du type idéal de sésame à haut rendement en graines (Baydar, 2005). Par conséquent, les deux mutants (US1-2 et US2-1) sont de bonnes ressources génétiques pour développer des variétés de sésame très productives. Contrairement au nombre de capsules par plante, aucun mutant n'a dépassé le cultivar parent 'US06' en termes de nombre de graines par capsule. Cependant,

des études antérieures ont montré la possibilité d'améliorer ce trait en utilisant la mutagenèse (Begum & Dasgupta, 2015; Imran et al., 2018; Bhuiyan et al., 2019). Le gain génétique enregistré chez nos mutants est supérieur à celui de Divya et al. (2018) (3,23 g), Begum & Dasgupta (2015) (3,39 g), mais inférieur à ceux d'Imran et al. (2018) (3,90 g) et Laghari et al. (2022) (3,93 g). Nos résultats ont indiqué une faible avancée génétique dans le PMG par mutagenèse. En plus de leur NCP le plus élevé, ces deux mutants (US2-1 et US1-2) sont les plus productifs en termes de rendement en graines, comparés à tous les génotypes de sésame rapportés dans la littérature jusqu'à présent. Ces performances sont supérieures à celles des mutants rapportés par Bhuiyan et al. (2019) (1500 kg ha<sup>-1</sup>, H<sup>2</sup>b.s de 61,5 %, et GA de 69,5) et mutants obtenus par Laghari et al. (2022) (1507,50 kg ha<sup>-1</sup> avec une H<sup>2</sup>b.s de 78,25 et une GA de 1,574). Nos données suggèrent un apport significatif de la mutagenèse dans l'amélioration du rendement en graines chez le sésame. Cet effet positif de la mutagenèse sur le rendement en graines de sésame, a également été rapporté dans des études antérieures (Bhuiyan et al., 2019; Laghari et al., 2022).

### III.5. Conclusion

Cette étude vise à caractériser et comparer 11 lignées mutantes de sésame M<sub>4</sub> et leurs deux cultivars sauvages dans deux environnements différents. Une grande variabilité génétique a été observée parmi les mutants étudiés et entre les mutants et leurs parents respectifs, indiquant un gain génétique pour la plupart des traits. Les mutants 'US2-6' et 'US2-1' ont mûri tôt, environ 24 jours avant le cultivar témoin marocain (ML13) et une semaine avant le cultivar américain (US06). De plus, les mutants 'US2-1' et 'US1-2' ont le rendement en graines le plus élevé jamais rapporté, étant respectivement 50% et 32% plus productif que le cultivar marocain et le cultivar américain 'US06'. Par rapport à ces témoins, les mutants 'US1-3' et 'US2-6' ont été plus précoces à la floraison (environ 12 jours), suggérant leur utilisation dans les régions sèches pour réduire les besoins en eau. De plus, les niveaux élevés d'héritabilité estimée au sens large, obtenus pour la plupart des caractères, facilitent leur amélioration génétique par sélection classique. Par conséquent, ces mutants prometteurs (US-2-1, US1-2, US1-3 et US2-6) méritent d'être pris en compte dans les programmes de croisements pour développer des cultivars compétitifs afin de répondre à la demande croissante d'huile et de graines de sésame dans le contexte actuel du changement climatique.

---

# Conclusions et perspectives

---

Le présent travail a confirmé que la technique d'induction des mutations par EMS est capable d'étendre la diversité génétique du sésame. En effet, elle a permis de développer divers mutants avec des traits agromorphologiques, nutritionnels et physiologiques améliorés. Sur le plan agromorphologique, une grande variabilité génétique avec des différences significatives entre les mutants et leurs parents sauvages, a été observée. Ainsi, un gain génétique pour la précocité, la ramification et pour le rendement en graines, a été enregistré. Les mutants 'US2-6' et 'US2-1' ont mûri tôt, environ 24 jours avant le cultivar marocain témoin (ML13) et une semaine avant l'américain (US06). Les mutants 'US1-3' et 'US2-6' plus précoces à la floraison d'environ 12 jours, pourraient être utilisés dans les régions sèches pour réduire les besoins en eau. De plus, les mutants 'US2-1' et 'US1-2' ont affiché le rendement en graines élevé jamais rapporté dans la littérature, étant 50% plus productifs que le cultivar marocain 'ML13' et 32% que le cultivar américain 'US06'. Il est intéressant de signaler que les modifications et les caractéristiques distinctives de ces mutants sont enregistrées au niveau des plantes M<sub>4</sub>, et maintenues dans deux environnements différents. De plus, les niveaux élevés d'héritabilité estimée au sens large, obtenus sur la plupart des caractères, facilitent leur amélioration génétique par sélection traditionnelle. Par conséquent, ces mutants (US-2-1, US1-2, US1-3 et US2-6) sont prometteurs et méritent d'être pris en compte dans les programmes de croisement pour développer des cultivars compétitifs afin de répondre à la demande croissante d'huile et de graines de sésame dans le contexte actuel du changement climatique.

Selon les résultats relatifs à l'évaluation des réponses des mutants prometteurs sélectionnés au stress hydrique appliqué aux stades germination et floraison, une grande variabilité a été mise en évidence. Au stade germination, les génotypes 'ML2-5', 'ML2-10', 'ML2-37' et 'ML2-72' sont les plus tolérants à un stress sévère aux deux générations successives M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>. Voulant confirmer cette tolérance en conditions réelles, les mêmes génotypes ont été évalués à la génération M<sub>3</sub>, en pots, sous une irrigation restreinte durant la floraison, puis au champ à la génération M<sub>4</sub> avec une irrigation déficitaire depuis le stade végétatif jusqu'à la maturité dans deux environnements différents. Les deux mutants 'ML2-37' et 'ML2-72' ont confirmé leur tolérance à la sécheresse dans toutes ces conditions. En milieu contrôlé, sous serre, il a été constaté que ces deux mutants tolèrent la sécheresse en mobilisant des paramètres physiologiques et morphologiques et en adaptant des structures histologiques des racines plus appropriés. Ces résultats suggèrent que 'ML2-37' et 'ML2-72'

seraient de bonnes ressources génétiques pour le développement des variétés de sésame adaptées aux conditions de sécheresse.

Le progrès génétique a été examiné en ciblant également certains attributs nutritionnels dans 13 lignées mutantes de sésame à la génération M<sub>3</sub>. Les résultats ont montré des activités de piégeage des radicaux libres, des teneurs totales élevées en phénols, en anthocyanes et lignanes dans le mutant 'US2-6', par rapport au parent 'US06'. De plus, les graines du mutant 'US1-DL' sont riches en cendres et en sucres, alors que celles des mutants 'ML2-5' et 'US2-7' sont riches en protéines et en fibres, respectivement. Il est à signaler que la composition biochimique des huiles de ces mutants est en cours d'évaluation. Toutefois, avant de les suggérer comme matériels génétiques appropriés pour le développement de variétés de sésame plus performantes sur le plan biochimique, la stabilité dans différents environnements de ces caractères améliorés par mutation devrait être évaluée davantage.

Globalement, les mutants générés et caractérisés dans ce travail, vont certes enrichir la variabilité génétique du sésame marocain et ouvrir donc des perspectives de sélection et inscription de nouvelles variétés productives, adaptées et de bonne qualité nutritionnelle dans un contexte marqué par un changement accru des conditions climatiques. Ces variétés escomptées joueront, sans doute, un rôle très important dans la relance, le développement et la promotion de la filière du sésame au Maroc.

La présente thèse a pu donc générer plusieurs résultats scientifiques et surtout des ressources génétiques précieuses à même de contribuer à l'avancement de la recherche scientifique et l'amélioration de la chaîne de valeur du sésame, non seulement au Maroc mais dans d'autres régions de production de cette culture dans le monde. Toutefois, seul un nombre limité de géotypes ou lignées mutantes aux traits facilement observables, a pu être examiné dans la population générée par mutagenèse. En perspective, l'analyse et l'exploration approfondies de la diversité génétique seront à extrapoler à toute, ou partie, de la population des mutants non caractérisée jusqu'à lors. L'accent sera mis, plus particulièrement, sur le comportement et le niveau d'adaptation des différents géotypes aux nouvelles conditions environnementales liées au changement climatique. L'enjeu étant de repérer des lignées qui peuvent tolérer de grandes restrictions en eau d'irrigation dans les conditions de culture conventionnelles (en dérobé après récolte des céréales). Ensuite, le grand défi serait de transformer le sésame, d'une culture d'été en dérobé, à une culture principale de printemps avec l'espoir de bénéficier des précipitations et réduire au minimum la quantité d'eau apportée par irrigation. Il y aurait donc lieu d'identifier des lignées mutantes susceptibles de

montrer une élasticité aux douces températures du début de printemps. Apart l'approche agrophysiologique et biochimique utilisée, les outils moléculaires seront aussi de mise pour caractériser et analyser la tolérance du sésame aussi bien à la sécheresse qu'aux basses températures.



---

# Références bibliographiques

---

- A.O.A.C. Association of Official Analytical Chemists. (1994). Official Methods of Analysis (16th ed.), Virginia, U.S.A. Consulté 6 juin 2021, à l'adresse <https://docplayer.net/49774982-A-o-a-c-1994-official-methods-of-analysis-16th-ed-association-of-official-analytical-chemists-virginia-u-s-a.html>.
- Abbas, S., Sharif, M. K., Butt, M. S., & Shahid, M. (2020). Screening of Pakistani sesame cultivars for nutritive value and bioactive components. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 57(3).
- Abbas, S., Sharif, M. K., Sibte-Abbas, M., Fikre Teferra, T., Sultan, M. T., & Anwar, M. J. (2022). Nutritional and Therapeutic Potential of Sesame Seeds. *Journal of Food Quality*, 2022.
- Abd Allah, A. A., Badawy, S. A., Zayed, B. A., & El-Gohary, A. A. (2010). The role of root system traits in the drought tolerance of rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Production*, 1(4), 621-631.
- Abdalla, M. A. J., & Supervisor, Amani Hamad Eltayeb Hamad. (2017). Genetic variability, Correlation and path analysis among some sesame (*Sesamum indicum*) Genotypes under irrigation system. Thèse. Sudan University of Science and Technology. <http://repository.sustech.edu/handle/123456789/18769>.
- Abdelmajid, S., Mukhtar, A., Baig, M. B., & Reed, M. R. (2021). Climate change, agricultural policy and food security in Morocco. In *Emerging challenges to food production and security in Asia, Middle East, and Africa* (pp. 171-196). Springer, Cham.
- Abdolshahi, R., Safarian, A., Nazari, M., Pourseyedi, S., & Mohamadi-Nejad, G. (2013). Screening drought-tolerant genotypes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using different multivariate methods. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 59(5), 685-704.
- Adatia, A., Clarke, A. E., Yanishevsky, Y., & Ben-Shoshan, M. (2017). Sesame allergy : Current perspectives. *Journal of Asthma and Allergy*, 10, 141-151. <https://doi.org/10.2147/JAA.S113612>.
- Adebisi, M. A., Ajala, M. O., & Kehinde, T. O. (2011). Seed production environment and potential seed longevity of rain-fed sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes. *Research Journal of seed science*, 4(3), 166-173.
- Adegunwa, M. O., Adebowale, A. A., & Solano, E. O. (2012). Effect of thermal processing on the biochemical composition, anti-nutritional factors and functional properties of beniseed (*Sesamum indicum*) flour. *American Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2(3), 175-182.
- Adeyemi, J., Fagbenro, O., & Adeparusi, E. (2011). Effect of processing on some minerals, anti-nutrients and nutritional composition of sesame (*Sesamum indicum*) seed meals. *Electronic Journal of Environmental, Agricultural and Food Chemistry*, 10, 1858-1864.
- AgriMaroc.ma. 2019. La filière oléagineuse : Un vecteur de l'agriculture au Maroc. Consulté le 23 décembre 2022. Disponible à <https://www.agrimaroc.ma/filiere-oleagineuse-agriculture-maroc/>.
- Ahmad, M., Khan, M. A., Zafar, M., & Sultana, S. (2009). Environment-friendly renewable energy from sesame biodiesel. *Energy Sources, Part A: Recovery, Utilization, and Environmental Effects*, 32(2), 189-196.
- Ahmad, Z., Waraich, E. A., Akhtar, S., Anjum, S., Ahmad, T., Mahboob, W., Hafeez, O. B. A., Taper, T., Labuschagne, M., & Rizwan, M. (2018). Physiological responses of wheat to drought stress and its mitigation approaches. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(4), 1-13.
- Akbar, F., Rabbani, M. A., Shinwari, Z. K., & Khan, S. J. (2011). Genetic divergence in sesame (*Sesamum indicum* L.) landraces based on qualitative and quantitative traits. *Pak. J. Bot*, 43(6), 2737-2744.
- Alegbejo, M. D., Iwo, G. A., Abo, M. E., & Idowu, A. A. (2003). Sesame : A potential industrial and export oilseed crop in Nigeria. *Journal of Sustainable Agriculture*, 23(1), 59-76.
- Aliyu, R. E., Aliyu, A., & Adamu, A. K. (2017). Inducing phenotypic variants in sesame (*Sesamum indicum* L.) with fast neutron irradiation. *Journal of Research in Forestry, Wildlife and Environment*, 9(1), 52-60.
- Allakhverdiev, S. I., Sakamoto, A., Nishiyama, Y., & Murata, N. (2000). Inactivation of photosystems I and II in response to osmotic stress in *Synechococcus*. Contribution of water channels. *Plant Physiology*, 122(4), 1201-1208.
- Almas, D. E., Bagherikia, S., & Mashaki, K. M. (2013). Effects of Salt and Water Stresses on Germination and Seedling Growth of *Artemisia vulgaris* L. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, 6(11), 762.
- Amani, M., Golkar, P., & Mohammadi-Nejad, G. (2012). Evaluation of drought tolerance in different genotypes of sesame (*Sesamum indicum* L.). *International Journal of Recent Scientific Research*, 3(4), 226-230.
- Anastasi, U., Sortino, O., Tuttobene, R., Gresta, F., Giuffrè, A. M., & Santonoceto, C. (2017). Agronomic performance and grain quality of sesame (*Sesamum indicum* L.) landraces and improved varieties grown in a Mediterranean environment. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 64(1), 127-137. <https://doi.org/10.1007/s10722-015-0338-z>.
- Andrade, P. B. de, Freitas, B. M., Rocha, E. E. de M., Lima, J. A. de, & Rufino, L. L. (2014). Floral Biology and pollination requirements of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Acta Scientiarum. Animal Sciences*, 36(1), 93. <https://doi.org/10.4025/actascianimsci.v36i1.21838>.

- Anee, T. I., Nahar, K., Rahman, A., Mahmud, J. A., Bhuiyan, T. F., Alam, M. U., Fujita, M., & Hasanuzzaman, M. (2019). Oxidative damage and antioxidant defense in *Sesamum indicum* after different waterlogging durations. *Plants*, 8(7), 196.
- Anilakumar, K. R., Pal, A., Khanum, F., & Bawa, A. S. (2010). Nutritional, medicinal and industrial uses of sesame (*Sesamum indicum* L.) seeds-an overview. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 75(4), 159-168.
- Ardestani, G. H., & Rad, A. H. S. (2012). Impact of regulated deficit irrigation on the physiological characteristics of two rapeseed varieties as affected by different potassium rates. *African Journal of Biotechnology*, 11(24), 6510-6519.
- Aristya, V. E., Taryono, T., & Wulandari, R. A. (2019). Yield Components of Some Sesame Mutant Populations Induced by Gamma Irradiation. *Buletin Tanaman Tembakau, Serat & Minyak Industri*, 10(2), 64. <https://doi.org/10.21082/btsm.v10n2.2018.64-71>.
- Arslan, Ç., Uzun, B., Ülger, S., & İlhan Çağrgan, M. (2007). Determination of oil content and fatty acid composition of sesame mutants suited for intensive management conditions. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 84(10), 917-920.
- Arslan, H., Ekin, Z., & Hatipoglu, H. (2018). Performances of sesame genotypes (*Sesamum indicum* L.) with different seed shell colors in semi-arid climate conditions. *Fresenius Environmental Bulletin*, 27.
- Ashri, A. (1981). Increased genetic variability for sesame improvement by hybridization and induced mutations. *FAO Plant Production and Protection Papers (FAO)*. N., 29.
- Ashri, A. (1994). Modification and adaptation of the induced determinate sesame mutant by cross breeding and its evaluation. *Mutation breeding of oil seed crops. IAEATEC DOC-781*. pp, 111-114.
- Ashri, A. (1998). Sesame breeding. *Plant breeding reviews*, 16, 179-228.
- Ashri, A. (2007). Genetics Resources, Chromosome Engineering and Crop Improvement. *Journal of Plant Breeding Revolution*, 4, 231-289.
- Ashri, A., & Singh, R. J. (2006). Sesame (*Sesamum indicum* L.). *Genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement: oilseed crops*, 4, 231-289.
- Aslam, F., Iqbal, S., Nasir, M., & Anjum, A. A. (2019). White sesame seed oil mitigates blood glucose level, reduces oxidative stress, and improves biomarkers of hepatic and renal function in participants with type 2 diabetes mellitus. *Journal of the American College of Nutrition*, 38(3), 235-246.
- Azeez, M. A., Olowookere, M. B., Animasaun, D. A., & Bello, B. O. (2017). Utility of some floral characters in the assessment of genetic diversity in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Acta Agriculturae Slovenica*, 109(1), 61. <https://doi.org/10.14720/aas.2017.109.1.06>.
- Bajwa AA, Anjum SA, Nafees W, Tanveer M, Saeed HS. (2014). Impact of fertilizer use on weed management in conservation agriculture—a review. *Pak J Agric Res* 27: 1.
- Bakhshandeh, E., Jamali, M., Afshoon, E., & Gholamhossieni, M. (2017). Using hydrothermal time concept to describe sesame (*Sesamum indicum* L.) seed germination response to temperature and water potential. *Acta Physiologiae Plantarum*, 39(11), 1-9.
- Bao, A., Burritt, D. J., Chen, H., Zhou, X., Cao, D., & Tran, L.-S. P. (2019). The CRISPR/Cas9 system and its applications in crop genome editing. *Critical Reviews in Biotechnology*, 39(3), 321-336.
- Barel, A. O., Paye, M., & Maibach, H. I. (2014). *Handbook of cosmetic science and technology*. CRC press.
- Barickman, T. C., Simpson, C. R., & Sams, C. E. (2019). Waterlogging causes early modification in the physiological performance, carotenoids, chlorophylls, proline, and soluble sugars of cucumber plants. *Plants*, 8(6), 160.
- Basak, M., Uzun, B., & Yol, E. (2019). Genetic diversity and population structure of the Mediterranean sesame core collection with use of genome-wide SNPs developed by double digest RAD-Seq. *PLOS ONE*, 14(10), e0223757. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223757>.
- Bassogog, C. B., Bakepeck, P., Nyobe, C., Panyo'o, E., Okella, E., & Edoun, F. (2020). Chemical Composition, Antioxidant, Alpha-Amylase Inhibitory and Functional Properties of Cucumeropsis Mannii Seeds Protein Concentrate. *J Food Process Technol*, 11, 826.
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-207.
- Batista, L. A., Guimarães, R. J., Pereira, F. J., Carvalho, G. R., & Castro, E. M. de. (2010). Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. *Revista Ciência Agrônômica*, 41, 475-481.
- Baydar, H. (2005). Breeding for the improvement of the ideal plant type of sesame. *Plant Breeding*, 124(3), 263-267.
- Bedigian, D. (2004). Slimy leaves and oily seeds : Distribution and use of wild relatives of sesame in Africa. *Economic Botany*, 58(1), S3-S33.
- Bedigian, D. (2010). Cultivated sesame and wild relatives in the genus *Sesamum* L. Sesame: The Genus *Sesamum*. *Medicinal and Aromatic Plants-Industrial Profiles; Bedigian, D., Ed*, 33-77.

- Beech, D. F., & Imrie, B. C. (2001). *Breeding for mechanised sesame production in Australia*. In: Van Zanten L (ed) Sesame improvements by induced mutations. Proceeding final FAO/IAEA co-ord. research Mtg, IAEA, TECDOC-1195, pp 63–70. Vienna, Austria.
- Begum, T., & Dasgupta, T. (2010). A comparison of the effects of physical and chemical mutagens in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Genetics and Molecular Biology*, 33(4), 761-766. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572010005000090>.
- Begum, T., & Dasgupta, T. (2015). Amelioration of seed yield, oil content and oil quality through induced mutagenesis in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Bangladesh Journal of Botany*, 44(1), 15-22.
- Belhaj, K., Chaparro-Garcia, A., Kamoun, S., Patron, N. J., & Nekrasov, V. (2015). Editing plant genomes with CRISPR/Cas9. *Current opinion in biotechnology*, 32, 76-84.
- Berhe, M., Dossa, K., You, J., Mboup, P. A., Diallo, I. N., Diouf, D., Zhang, X., & Wang, L. (2021). Genome-wide association study and its applications in the non-model crop *Sesamum indicum*. *BMC Plant Biology*, 21(1), 283. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03046-x>.
- Berhe, M., Terefe, G., Wakjira, A., & Tadese, H. (2012). *Sesame production manual*. Ethiopian Institute of Agricultural Research Embassy of the Kingdom of the Netherlands, pp 49. EIAR, Ethiopia.
- Berkat, O., & Briske, D. D. (1982). Water Potential Evaluation of Three Germination Substrates Utilizing Polyethylene Glycol 20,000. *Agronomy journal*, 74(3), 518-521.
- Bhattacharyya, J., Chakraborty, A., Mitra, J., Chakraborty, S., Pradhan, S., Manna, A., Sikdar, N., & Sen, S. K. (2015). Genetic transformation of cultivated sesame (*Sesamum indicum* L. cv Rama) through particle bombardment using 5-day-old apical, meristematic tissues of germinating seedlings. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 123(3), 455-466.
- Bhoi, A., Yadu, B., Chandra, J., & Keshavkant, S. (2022). Mutagenesis : A coherent technique to develop biotic stress resistant plants. *Plant Stress*, 3, 100053. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2021.100053>.
- Bhuiyan, M. S. H., Malek, M. A., Sarkar, M. M. A., Islam, M., & Akram, M. W. (2019). Genetic variance and performance of sesame mutants for yield contributing characters. *Malaysian Journal of Sustainable Agriculture*, 3(2), 27-30.
- Bhuyan, J., & Sarma, M. K. (2003). Identification of heterotic crosses involving cytoplasmic-genic male sterile lines in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Sesame and Safflower Newsletter*, 18, 7-11.
- Bhuyan, J., Ramalingm, R. S., & Sree-Rangaswamy, S. R. (1997). Development of cytoplasmic-genic male sterile lines in sesame (*Sesamum indicum* L.) through genome substitution. *Bull Pure Appl Sci B*, 16, 17-20.
- Bisht, I. S., Bhat, K. V., Lakhanpaul, S., Biswas, B. K., Pandiyan, M., & Hanchinal, R. R. (2004). Broadening the genetic base of sesame (*Sesamum indicum* L.) through germplasm enhancement. *Plant Genetic Resources*, 2(3), 143-151.
- Biswas, G. C., Kabir, S. M. H., & Das, G. P. (2001). Insect pests of sesame, *Sesamum indicum* Linn. in Bangladesh : Their succession and natural Enemies. *Indian Journal of Entomology*, 63(2), 117-124.
- Bor, M., Seckin, B., Ozgur, R., Yilmaz, O., Ozdemir, F., & Turkan, I. (2009). Comparative effects of drought, salt, heavy metal and heat stresses on gamma-aminobutyric acid levels of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(3), 655-659. <https://doi.org/10.1007/s11738-008-0255-2>.
- Borchani, C., Besbes, S., Blecker, C. H., & Attia, H. (2010). Chemical characteristics and oxidative stability of sesame seed, sesame paste, and olive oils. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 12(5), 585-596.
- Botelho, J. R. S., Medeiros, N. G., Rodrigues, A. M., Araujo, M. E., Machado, N. T., Santos, A. G., Santos, I. R., Gomes-Leal, W., & Junior, R. N. C. (2014). Black sesame (*Sesamum indicum* L.) seeds extracts by CO<sub>2</sub> supercritical fluid extraction: Isotherms of global yield, kinetics data, total fatty acids, phytosterols and neuroprotective effects. *The Journal of Supercritical Fluids*, 93, 49-55.
- Botía, P., Carvajal, M., Cerdá, A., & Martínez, V. (1998). Response of eight Cucumis melo cultivars to salinity during germination and early vegetative growth. *Agronomie*, 18(8-9), 503-513.
- Boureima, S., Diouf, S., Amoukou, M., & Van Damme, P. (2016). Screening for sources of tolerance to drought in sesame induced mutants : Assessment of indirect selection criteria for seed yield. *International Journal of Pure and Applied Bioscience*, 4(1), 45-60.
- Boureima, S., Eyletters, M., Diouf, M., Diop, T. A., & Van Damme, P. (2011). Sensitivity of Seed Germination and Seedling Radicle Growth to Drought Stress in Sesame *Sesamum indicum* L. *Research Journal of Environmental Sciences*, 5(6), 557.
- Boureima, S., Oukarroum, A., Diouf, M., Cisse, N., & Van Damme, P. (2012). Screening for drought tolerance in mutant germplasm of sesame (*Sesamum indicum*) probing by chlorophyll a fluorescence. *Environmental and experimental botany*, 81, 37-43.
- Bousslama, M., & Schapaugh Jr, W. T. (1984). Stress tolerance in soybeans. I. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance 1. *Crop science*, 24(5), 933-937.

- Bouyoucos, C. (1983). Les propriétés physiques du sol dépendent de sa texture et de sa structure. *Les bases de la production végétale*, 1, 67-87.
- Brodribb, T. J. (2009). Xylem hydraulic physiology : The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science*, 177(4), 245-251.
- Broertjes, C. (2012). Application of Mutation Breeding Methods in the Improvement of vegetatively propagated crops V2 (Vol. 2). Elsevier, Amsterdam.
- Buriro M, Nadeem A, Ahmed N, Saeed Z, Mohammad F, Ahmed S. (2015). Response of various sesame varieties under the influence of nitrogen and phosphorus doses. *Am J Plant Sci* 6: 405.
- Cagirgan, M. I. (2001). Mutation techniques in sesame (*Sesamum indicum* L.) for intensive management: confirmed mutants. In: Sesame improvement by induced mutations, IAEA-TECDOC-1195 (pp 31–40). Vienna, Austria.
- Çağırğan, M. İ. (2006). Selection and morphological characterization of induced determinate mutants in sesame. *Field Crops Research*, 96(1), 19-24. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.06.010>.
- Callow, J. A., Hallahan, D. L., & Gray, J. C. (2000). *Plant trichomes* (Academic Press ,Vol. 31). Elsevier, San Diego, CA, USA.
- Carlsson, A. S., Chanana, N. P., Gudu, S., Suh, M. C., & Were, B. A. (2009). Sesame. *Compendium of Transgenic Crop Plants*, 227-246.
- Carvalho, P. G. B. de, Borghetti, F., Buckeridge, M. S., Morhy, L., & Ferreira Filho, E. X. (2001). Temperature-dependent germination and endo-beta-mannanase activity in sesame seeds. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13, 139-148.
- Castro, E. de, Pereira, F. J., & Paiva, R. (2009). Histologia vegetal : Estrutura e função de órgãos vegetativos. *Lavras: UFLA*, 9(4).
- Channaoui, S., El Idrissi, I. S., Mazouz, H., & Nabloussi, A. (2019). Reaction of some rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes to different drought stress levels during germination and seedling growth stages. *OCL*, 26, 23.
- Channaoui, S., El Kahkahi, R., Charafi, J., Mazouz, H., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2017). Germination and seedling growth of a set of rapeseed (*Brassica napus*) varieties under drought stress conditions. *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*, 2(1).
- Chattopadhyaya, B., Banerjee, J., Basu, A., Sen, S. K., & Maiti, M. K. (2010). Shoot induction and regeneration using internodal transverse thin cell layer culture in *Sesamum indicum* L. *Plant Biotechnology Reports*, 4(2), 173-178. <https://doi.org/10.1007/s11816-010-0133-4>.
- Chaudhary, J., Deshmukh, R., & Sonah, H. (2019). Mutagenesis approaches and their role in crop improvement. In *Plants* (8.), 11, p. 467.
- Chavana, J., Singh, S., Vazquez, A., Christoffersen, B., Racelis, A., & Kariyat, R. R. (2021). Local adaptation to continuous mowing makes the noxious weed *Solanum elaeagnifolium* a superweed candidate by improving fitness and defense traits. *Scientific reports*, 11(1), 1-15.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought—From genes to the whole plant. *Functional plant biology*, 30(3), 239-264.
- Cheema ZA, Farooq M, Khaliq A. (2013). Application of allelopathy in crop production: Success story from Pakistan. In: *Allelopathy*. Springer, pp. 113–143. Berlin, Heidelberg.
- Chellamuthu, M., Subramanian, S., & Swaminathan, M. (2020). Genetic Potential and Possible Improvement of *Sesamum indicum* L. In *Nuts and Nut Products in Human Health and Nutrition*. IntechOpen 11, 1–18.
- Chemists, A. of O. A., & Horwitz, W. (1975). *Official methods of analysis* (Vol. 222). Association of Official Analytical Chemists Washington, DC.
- Chen, Z. K., Zhi, Y. B., Yi, M. L., Wang, J. L., Liang, X. Y., Tu, L. C., Fu, R. Z., Cao, G. C., Shi, Y. H., & Sun, Y. R. (1996). Transformation of engineered male sterile gene and establishment of transgenic plants in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Acta Agri Bor-Sin* 11(4):33–38.
- Chowdhury, S., Basu, A., & Kundu, S. (2014). A new high-frequency Agrobacterium-mediated transformation technique for *Sesamum indicum* L. using de-embryonated cotyledon as explant. *Protoplasma*, 251(5), 1175-1190.
- Chowdhury, S., Basu, A., & Kundu, S. (2017). Overexpression of a new osmotin-like protein gene (SindOLP) confers tolerance against biotic and abiotic stresses in sesame. *Frontiers in plant science*, 8, 410.
- Chu, G., Chen, T., Wang, Z., Yang, J., & Zhang, J. (2014). Reprint of “Morphological and physiological traits of roots and their relationships with water productivity in water-saving and drought-resistant rice”. *Field Crops Research*, 165, 36-48. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.06.026>.
- Chung, C.-H. (2004). Molecular strategy for development of value-added sesame variety. *Proceedings of the EASDL Conference*, 13-30.

- Chyan, C.-L., Lee, T. T., Liu, C.-P., Yang, Y.-C., Tzen, J. T., & Chou, W.-M. (2005). Cloning and expression of a seed-specific metallothionein-like protein from sesame. *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*, 69(12), 2319-2325.
- Cohen, A., Goldberg, M., Levy, B., Leshno, M., & Katz, Y. (2007). Sesame food allergy and sensitization in children: The natural history and long-term follow-up. *Pediatric Allergy and Immunology*, 18(3), 217-223. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3038.2006.00506.x>.
- Couch, A., Gloaguen, R. M., Langham, D. R., Hochmuth, G. J., Bennett, J. M., & Rowland, D. L. (2017). Non-dehiscent sesame (*Sesamum indicum* L.): Its unique production potential and expansion into the southeastern USA. *Journal of Crop Improvement*, 31(2), 101-172.
- Das, A., Ray, R., Mandal, N., & Chakrabarti, K. (2016). An analysis of transcripts and enzyme profiles in drought stressed jute (*Corchorus capsularis*) and rice (*Oryza sativa*) seedlings treated with CaCl<sub>2</sub>, hydroxyapatite nano-particle and  $\beta$ -amino butyric acid. *Plant Growth Regulation*, 79(3), 401-412.
- Das, R., & Bhattacharjee, C. (2015). Processing Sesame Seeds and Bioactive Fractions. *Processing and impact on active components in food*, 385-394.
- Day, J. S. (2000). Development and maturation of sesame seeds and capsules. *Field Crops Research*, 9.
- de Oliveira, A. B., Alencar, N. L. M., & Gomes-Filho, E. (2013). Comparison between the water and salt stress effects on plant growth and development. *Responses of organisms to water stress*, 67.
- Deme, T., Haki, G. D., Retta, N., Woldegiorgis, A., & Geleta, M. (2017). Mineral and Anti-Nutritional Contents of Niger Seed (*Guizotia abyssinica* (L) Cass., Linseed (*Linum usitatissimum* L.) and Sesame (*Sesamum indicum* L.) Varieties Grown in Ethiopia. *Foods*, 6(4), 27.
- Deshmukh, S. N., Basu, M. S., & Reddy, P. S. (1986). Genetic variability, character association and path coefficients of quantitative traits in Virginia bunch varieties of groundnut. *Indian Journal of Agricultural Sciences*.
- Dhaliwal, A. K., Mohan, A., Sidhu, G., Maqbool, R., & Gill, K. S. (2015). An ethylmethane sulfonate mutant resource in pre-green revolution hexaploid wheat. *PLoS one*, 10(12), e0145227.
- Dhanda, S. S., Sethi, G. S., & Behl, R. K. (2004). Indices of Drought Tolerance in Wheat Genotypes at Early Stages of Plant Growth. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190(1), 6-12. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2004.00592.x>.
- Dissanayake, I., Ranwala, S. M. W., & Perera, S. S. N. (2020). Germination and seedling growth responses of Sri Lankan grown Sesame/Thala (*Sesamum indicum* L.) for simulated drought conditions. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka*, 47(4).
- Divya, K., Rani, T. S., Babu, T. K., & Padmaja, D. (2018). Assessment of genetic variability, heritability and genetic gain in advanced mutant breeding lines of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci*, 7(6), 1565-1574.
- Dixit, A. K., Bhatnagar, D., Kumar, V., Rani, A., Manjaya, J. G., & Bhatnagar, D. (2010). Gamma irradiation induced enhancement in isoflavones, total phenol, anthocyanin and antioxidant properties of varying seed coat colored soybean. *Journal of agricultural and food chemistry*, 58(7), 4298-4302.
- Domínguez, E., Heredia-Guerrero, J. A., & Heredia, A. (2011). The biophysical design of plant cuticles: An overview. *New phytologist*, 189(4), 938-949.
- Dossa, K., Wei, X., Zhang, Y., Fonceka, D., Yang, W., Diouf, D., Liao, B., Cissé, N., & Zhang, X. (2016). Analysis of Genetic Diversity and Population Structure of Sesame Accessions from Africa and Asia as Major Centers of Its Cultivation. *Genes*, 7(4), 14. <https://doi.org/10.3390/genes7040014>
- Dossa, K., Yehouessi, L., Likeng-Li-Ngue, B., Diouf, D., Liao, B., Zhang, X., Cissé, N., & Bell, J. (2017). Comprehensive Screening of Some West and Central African Sesame Genotypes for Drought Resistance Probing by Agromorphological, Physiological, Biochemical and Seed Quality Traits. *Agronomy*, 7(4), 83. <https://doi.org/10.3390/agronomy7040083>
- Dossa, K., You, J., Wang, L., Zhang, Y., Li, D., Zhou, R., Yu, J., Wei, X., Zhu, X., Jiang, S., Gao, Y., Mmadi, M. A., & Zhang, X. (2019). Transcriptomic profiling of sesame during waterlogging and recovery. *Scientific Data*, 6(1), 204. <https://doi.org/10.1038/s41597-019-0226-z>
- Dravie, E. E., Kortei, N. K., Essuman, E. K., Tettey, C. O., Boakye, A. A., & Hunkpe, G. (2020). Antioxidant, phytochemical and physicochemical properties of sesame seed (*Sesamum indicum* L.). *Scientific African*, e00349. <https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2020.e00349>.
- Ebrahimian, E., Seyyedi, S. M., Bybordi, A., & Damalas, C. A. (2019). Seed yield and oil quality of sunflower, safflower, and sesame under different levels of irrigation water availability. *Agricultural Water Management*, 218, 149-157.
- Egonyu JP, Kyamanywa S, Anyanga W, Ssekabembe CK. (2005). Review of pests and diseases of sesame in Uganda. *Afr Crop Sci Conf Proc* 7: 1411–1416.
- El Harfi, M. (2016). Analyse de la diversité Agromorphologique, Biochimique et Moléculaire d'une collection d'accessions de sésame (*Sesamum indicum* L.) Marocain (not published). Thesis, Université Sultan Moulay Slimane, Faculté des Sciences et Techniques de Béni-Mellal.

- El Harfi, M., Charafi, J., Houmanat, K., Hanine, H., & Nabloussi, A. (2021). Assessment of genetic diversity in Moroccan sesame (*Sesamum indicum*) using ISSR molecular markers. *OCL*, 28, 3.
- El Harfi, M., Hanine, H., Rizki, H., Latrache, H., & Nabloussi, A. (2016). Effect of Drought and Salt Stresses on Germination and Early Seedling Growth of Different Color-seeds of Sesame (*Sesamum indicum*). *International Journal of Agriculture & Biology*, 18(6).
- El Harfi, M., Jbilou, M., Hanine, H., Rizki, H., Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2018). Genetic Diversity Assessment of Moroccan Sesame (*Sesamum indicum* L.) Populations Using Agro-morphological Traits. *Journal of Agricultural Science and Technology A*, 8, 296-305.
- El Khier, M. K. S., Ishag, K. E. A., & Yagoub, A. A. (2008). Chemical composition and oil characteristics of sesame seed cultivars grown in Sudan. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 4(6), 761-766.
- El Mahdi, A. R. A., El-Amin, S. E. M., & Ahmed, F. G. (2007). Effect of sowing date on the performance of sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes under irrigation conditions in northern Sudan. *African Crop Sciences Conference Proceedings*, 8, 1943-1946.
- El-Bramawy, M. A. S. (2010). Inheritance of resistance to Fusarium wilt in some sesame crosses under field conditions. *Plant Protection Science*, 42(No. 3), 99-105. <https://doi.org/10.17221/2755-PPS>.
- El-Hamid Sayid El-Bramawy, M., El-Hendawy, S., & Amin Shaban, W. (2008). Assessing the Suitability of Morphological and Phenological Traits to Screen Sesame Genotypes for Fusarium Wilt and Charcoal Rot Disease Resistance. *Journal of Plant Protection Research*, 48(4). <https://doi.org/10.2478/v10045-008-0049-y>.
- Elleuch, M., Bedigian, D., & Zitoun, A. (2011). Sesame (*Sesamum indicum* L.) Seeds in Food, Nutrition, and Health. In *Nuts and Seeds in Health and Disease Prevention* (p. 1029-1036). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-375688-6.10122-7>
- Elleuch, M., Besbes, S., Roiseux, O., Blecker, C., & Attia, H. (2007). Quality characteristics of sesame seeds and by-products. *Food Chemistry*, 103(2), 641-650. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.09.008>.
- El-Sawy, A. A., Soliman, M. M., & Fadel, H. M. (1988). Identification of volatile flavour components of roasted red sesame seeds. *Grasas y Aceites (Spain)*. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=ES8900141>.
- Energy, F. F. (2003). Methods of Analysis and Conversion Factors. Report of a Technical Workshop. *Food Nutrition*, 77, 1-93.
- Fang, Q., Zhu, Y., Wang, Q., Song, M., Gao, G., & Zhou, Z. (2019). Suppression of cyclooxygenase 2 increases chemosensitivity to sesamin through the Akt-PI3K signaling pathway in lung cancer cells. *International Journal of Molecular Medicine*, 43(1), 507-516.
- FAOSTAT. (2022). Consulté 10 décembre 2022, à l'adresse <http://www.fao.org/faostat/fr/#data/QC>
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. In *Sustainable agriculture* (p. 153-188). Springer, Dordrecht.
- Fasuan, T. O., Gbadamosi, S. O., & Omobuwajo, T. O. (2018). Characterization of protein isolate from *Sesamum indicum* seed : In vitro protein digestibility, amino acid profile, and some functional properties. *Food Science & Nutrition*, 6(6), 1715-1723. <https://doi.org/10.1002/fsn3.743>.
- Fazeli, F., Ghorbanli, M., & Niknam, V. (2007). Effect of drought on biomass, protein content, lipid peroxidation and antioxidant enzymes in two sesame cultivars. *Biologia Plantarum*, 51(1), 98-103. <https://doi.org/10.1007/s10535-007-0020-1>.
- Fernandez, G. C. (1992). Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. *Proceeding of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and other Food Crops in Temperature and Water Stress, Aug. 13-16*. Shanhua, Taiwan, 1992, 257-270.
- Fertimap : Carte de fertilité des sols cultivés au Maroc | Fertimap. (2022). Consulté 7 avril 2021. Disponible à l'adresse <http://www.fertimap.ma/>
- Fischer, R. A., & Maurer, R. (1978). Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research*, 29(5), 897-912.
- Francis, G., Makkar, H. P., & Becker, K. (2001). Antinutritional factors present in plant-derived alternate fish feed ingredients and their effects in fish. *Aquaculture*, 199(3-4), 197-227.
- Fraser, T. E., Silk, W. K., & Rost, T. L. (1990). Effects of Low Water Potential on Cortical Cell Length in Growing Regions of Maize Roots. *Plant Physiology*, 93(2), 648-651. <https://doi.org/10.1104/pp.93.2.648>
- Fremont, S., Zitouni, N., Kanny, G., Veneri, V., Metche, M., Moneret-Vautrin, D. A., & Nicolas, J. P. (2002). Allergenicity of some isoforms of white sesame proteins. *Clinical & Experimental Allergy*, 32(8), 1211-1215. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.01468.x>
- Gaafar, I., Moursy, M. A., AbouKheira, A., & Kareem, N. A. (2014). Impact of deficit irrigation on yield of sesame in sandy soil. *Egypt. J. Appl. Sci*, 29(10), 1026-1041.

- Gadade, B. V., Kachare, D. P., Satbhai, R. D., & Naik, R. M. (2017). Nutritional Composition and Oil Quality Parameters of Sesame (*Sesamum indicum*) genotypes. *International Research Journal Multidisciplinary Studies*, 3(7), 13.
- Gandhi, A. P., & Srivastava, J. (2007). Studies on the production of protein isolates from defatted sesame seed (*Sesamum indicum*) flour and their nutritional profile. *ASEAN Food Journal*, 14(3), 175.
- Gao, T., Wei, S., Chen, J., Wu, Y., Li, F., Wei, L., Li, C., Zeng, Y., Tian, Y., Wang, D., & Zhang, H. (2018). *Cytologic, Genetic, and Proteomic Analysis of a Yellow Leaf Mutant of Sesame ( Sesamum indicum L.)*, Siyl-1 [Preprint]. Genetics. <https://doi.org/10.1101/449967>
- Gebregergis, Z., Assefa, D., & Fitwy, I. (2018). Sesame sowing date and insecticide application frequency to control sesame webworm *Antigastra catalaunalis* (Duponchel) in Humera, Northern Ethiopia. *Agriculture & Food Security*, 7(1), 1-9.
- Gebrelibanos G. (2015). Growth, yield and yield component of sesame (*Sesamum indicum* L.) as affected by timing of nitrogen application. *J Biol Agric Healthc* 5: 165–169.
- George, L., Bapat, V. A., & Rao, P. S. (1987). In vitro multiplication of sesame (*Sesamum indicum*) through tissue culture. *Annals of Botany*, 60(1), 17-21.
- Gharby, S., Harhar, H., Bouzoubaa, Z., Asdadi, A., El Yadini, A., & Charrouf, Z. (2017). Chemical characterization and oxidative stability of seeds and oil of sesame grown in Morocco. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 16(2), 105-111.
- Gharby, S., Harhar, H., Guillaume, D., Haddad, A., Matthäus, B., & Charrouf, Z. (2011). Oxidative stability of edible argan oil : A two-year study. *LWT-Food Science and Technology*, 44(1), 1-8.
- Gharib-Eshghi, A., Mozafari, J., & Azizov, I. (2016). Genetic diversity among sesame genotypes under drought stress condition by drought implementation. *Agricultural Communications*, 4(2), 1-6.
- Gholamhoseini, M. (2020). Evaluation of sesame genotypes for agronomic traits and stress indices grown under different irrigation treatments. *Agronomy Journal*, 112(3), 1794-1804. <https://doi.org/10.1002/agj2.20167>
- Gianessi L. P. (2009). Solving Africa's weed problem : Increasing crop production & improving the lives of women. *Asp Appl Biol* 96: 9–23.
- Gill, P. K., Sharma, A. D., Singh, P., & Bhullar, S. S. (2003). Changes in germination, growth and soluble sugar contents of *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds under various abiotic stresses. *Plant growth regulation*, 40(2), 157-162.
- Glenn, E. P., Brown, J. J., & Khan, M. J. (1997). Mechanisms of salt tolerance in higher plants. *Mechanisms of environmental stress resistance in plants*, 83-110.
- Golestani, M., & Pakniyat, H. (2015). Evaluation of Traits Related to Drought Stress in Sesame (*Sesamum indicum* L.) Genotypes. *Journal of Asian Scientific Research*, 5(9), 465-472. <https://doi.org/10.18488/journal.2/2015.5.9/2.9.465.472>
- González, L., & González-Vilar, M. (2001). Determination of relative water content. In *Handbook of plant ecophysiology techniques* (p. 207-212). Springer, Dordrecht.
- Gordin, C. R. B., Scalon, S. de P. Q., & Masetto, T. E. (2015). Disponibilidade hídrica do substrato e teor de água da semente na germinação de niger. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 45(3), 312-318.
- Gormley, I. C., Bedigian, D., & Olmstead, R. G. (2015). Phylogeny of Pedaliaceae and Martyniaceae and the Placement of Pediaceae in Plantaginaceae s. L. *Systematic Botany*, 40(1), 259-268. <https://doi.org/10.1600/036364415X686558>
- Grattan, S. R., & Grieve, C. M. (1998). Salinity–mineral nutrient relations in horticultural crops. *Scientia horticultrae*, 78(1-4), 127-157.
- Grieve, C. M., Grattan, S. R., & Maas, E. V. (2012). Wallender WW, Tanji KK. Plant salt tolerance. *Agricultural Salinity Assessment and Management. ASCE manual and reports on engineering practice*, 71, 405-459.
- Guo, L. P., Kang, H. J., Ouyang, Z., Zhuang, W., & Yu, Q. (2015). Photosynthetic parameter estimations by considering interactive effects of light, temperature and CO<sub>2</sub> concentration. *International Journal of Plant Production*, 9(3), 321-346.
- Gupta, K., Naik, K., & Bisen, R. (2018). Status of sesame diseases and their integrated management using indigenous practices. *International Journal of Chemical Studies*, 6(2), 1945-1952.
- Guttieri, M. J., Stark, J. C., O'Brien, K., & Souza, E. (2001). Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. *Crop Science*, 41(2), 327-335.
- Hahm, T.-S., Park, S.-J., & Lo, Y. M. (2009). Effects of germination on chemical composition and functional properties of sesame (*Sesamum indicum* L.) seeds. *Bioresource Technology*, 100(4), 1643-1647.
- Hameed, M., Ashraf, M., Naz, N., & Al-Qurainy, F. (2010). Anatomical adaptations of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. From the Salt Range Pakistan to salinity stress. I. Root and stem anatomy. *Pak. J. Bot*, 42(1), 279-289.



- Haouari, C. C., Nasraoui, A. H., Carrayol, E., & Gouia, H. (2013). Variations in  $\alpha$ -amylase and-glycosidase activities in two genotypes of wheat under NaCl salinity stress. *African Journal of Agricultural Research*, 8(18), 2038-2043.
- Haruna I. M. (2011). Dry matter partitioning and grain yield potential in sesame (*Sesamum indicum* L.) as influenced by poultry manure, nitrogen and phosphorus at Samaru, Nigeria. *J Agric Technol* 7: 1571–1577.
- Hassan, A., & Wawata, I. G. (2019). Physicochemical analyses of sesame (*Sesamum indicum* L.) seed oil and soap produced from the oil. *Equity Journal of Science and Technology*, 5(1), 162-162.
- Hassan, M. A. (2012). Studies on Egyptian sesame seeds (*Sesamum indicum* L.) and its products 1- physicochemical analysis and phenolic acids of roasted Egyptian sesame seeds (*Sesamum indicum* L.). *World Journal of Dairy & Food Sciences*, 7(2), 195-201.
- Hassanzadeh, M., Asghari, A., Jamaati-e-Somarin, S. H., Saeidi, M., Zabihi-e-Mahmoodabad, R., & Hokmalipour, S. (2009). Effects of water deficit on drought tolerance indices of sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes in Moghan region. *Research Journal of Environmental Sciences*, 3(1), 116-121.
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M. N., Wani, A. S., Pichtel, J., & Ahmad, A. (2012). Role of proline under changing environments : A review. *Plant signaling & behavior*, 7(11), 1456-1466.
- Hegde, D. M. (2012). 23—Sesame. In K. V. Peter (Éd.), *Handbook of Herbs and Spices (Second Edition)* (p. 449-486). Woodhead Publishing. <https://doi.org/10.1533/9780857095688.449>
- Hemalatha, S. (2004). Lignans and tocopherols in Indian sesame cultivars. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 81(5), 467-470.
- Hoballah, A. A. (2001). Selection and agronomic evaluation of induced mutant lines of sesame. In: *Sesame Improvement by Induced Mutations, IAEA-TECDOC-1195*, pp. 137–150. IAEA, Vienna.
- Hossain, A. B. S., Sears, R. G., Cox, T. S., & Paulsen, G. M. (1990). Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. *Crop Science*, 30(3), 622-627.
- Hsiao, E. S. L., Lin, L.-J., Li, F.-Y., Wang, M. M. C., Liao, M.-Y., & Tzen, J. T. C. (2006). Gene Families Encoding Isoforms of Two Major Sesame Seed Storage Proteins, 11S Globulin and 2S Albumin. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(25), 9544-9550. <https://doi.org/10.1021/jf061505x>
- Hussain, S. A., Hameed, A., Ajmal, I., Nosheen, S., Suleria, H. A. R., & Song, Y. (2018). Effects of sesame seed extract as a natural antioxidant on the oxidative stability of sunflower oil. *Journal of food science and technology*, 55(10), 4099-4110.
- IAEA. 2022. *Mutant Varieties Database*. <https://www.iaea.org/resources/databases/mutant-varieties-database>.
- Ibrahim, S., & Khidir, M. (2012). Genotypic correlation and path coefficient analysis of yield and some yield components in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Int. J. AgriSci.*, 2, 664-670.
- Ijlal Z, Tanveer A, Safdar ME, et al. (2011). Effects of weed crop competition period on weeds and yield and yield components of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Pak J Weed Sci Res* 17(1).
- Imaduwa Arachchige, J. K. D. (2017). The Impact of Water Deficit on the Growth and Yield Performance of Sesame (*Sesamum Indicum* L.): Analysis Through Mathematical Modelling. Thèse. Queensland University of Technology. <https://doi.org/10.5204/thesis.eprints.112360>
- Imran, M., Dash, M., Das, T. R., & Kabi, M. (2018). Analysis of induced genetic variability for morphological and floral characters with male sterility in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding*, 9(3), 801. <https://doi.org/10.5958/0975-928X.2018.00100.X>
- Islam, M. K., Khanam M. S., Maniruzzaman M., Alam I., Huh M. R. (2014). Effect of seed rate and manual weeding on weed infestation and subsequent crop performance of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Aust J Crop Sci* 8: 1065.
- Islam, F., Gill, R. A., Ali, B., Farooq, M. A., Xu, L., Najeeb, U., & Zhou, W. (2016). Chapter 6—Sesame. In S. K. Gupta (Éd.), *Breeding Oilseed Crops for Sustainable Production* (p. 135-147). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801309-0.00006-9>
- Janeczko, A., Gruszka, D., Pocięcha, E., Dziurka, M., Filek, M., Jurczyk, B., Kalaji, H. M., Kocurek, M., & Waligórski, P. (2016). Physiological and biochemical characterisation of watered and drought-stressed barley mutants in the HvDWARF gene encoding C6-oxidase involved in brassinosteroid biosynthesis. *Plant Physiology and Biochemistry*, 99, 126-141. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.12.003>
- Jeya Mary, R., & Jayabalan, N. (1997). Influence of growth regulators on somatic embryogenesis in sesame. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 49(1), 67-70.
- Jia, X., Zhou, Q., Wang, J., Liu, C., Huang, F., & Huang, Y. (2019). Identification of key aroma-active compounds in sesame oil from microwaved seeds using E-nose and HS-SPME-GC-TOF/MS. *Journal of Food Biochemistry*, 43(10), e12786.

- Jin, U.-H., Lee, J.-W., Chung, Y.-S., Lee, J.-H., Yi, Y.-B., Kim, Y.-K., Hyung, N.-I., Pyee, J.-H., & Chung, C.-H. (2001). Characterization and temporal expression of a omega-6 fatty acid desaturase cDNA from sesame (*Sesamum indicum* L.) seeds. *Plant science*, *161*(5), 935-941.
- Johnson, H. W., Robinson, H. F., & Comstock, R. E. (1955). Estimates of genetic and environmental variability in soybeans I. *Agronomy journal*, *47*(7), 314-318.
- Joshi, A. B., Narayanan, E. S., & Vasudeva, R. S. (1961). *Sesamum*. A Monograph. Hyderabad: Indian Central Oilseed Committee. Examiners Press.
- Kadkhodaie, A., Razmjoo, J., Zahedi, M., & Pessarakli, M. (2014). Selecting sesame genotypes for drought tolerance based on some physiochemical traits. *Agronomy Journal*, *106*(1), 111-118.
- Kanu, P. J. (2011). Biochemical analysis of black and white sesame seeds from China. *Am J Biochem Mol Biol*, *1*(2), 145-157.
- Kapadia, G. J., Azuine, M. A., Tokuda, H., Takasaki, M., Mukainaka, T., Konoshima, T., & Nishino, H. (2002). Chemopreventive effect of resveratrol, sesamol, sesame oil and sunflower oil in the Epstein-Barr virus early antigen activation assay and the mouse skin two-stage carcinogenesis. *Pharmacological Research*, *45*(6), 499-505.
- Kápolna, E., Gergely, V., Dernovics, M., Illés, A., & Fodor, P. (2007). Fate of selenium species in sesame seeds during simulated bakery process. *Journal of Food Engineering*, *79*(2), 494-501. <https://doi.org/10.1016/j.jfoodeng.2006.01.075>
- Karimzadeh Soureshjani, H., Bahador, M., Tadayon, M., & Ghorbani Dehkordi, A. (2019). Modelling seed germination and seedling emergence of flax and sesame as affected by temperature, soil bulk density, and sowing depth. *Industrial Crops and Products*, *141*, 111770. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111770>
- Karuppaiyah, V., & Nadarajan, L. (2013). Host plant resistance against sesame leaf webber and capsule borer, *Antigastra catalaunalis* Duponchel (*Pyraustidae: Lepidoptera*). *Afr J Agric Res* *8*: 4674-4680.
- Ke, C., Guan, W., Bu, S., Li, X., Deng, Y., Wei, Z., Wu, W., & Zheng, Y. (2019). Determination of absorption dose in chemical mutagenesis in plants. *PLOS ONE*, *14*(1), e0210596. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210596>
- Kenoyer, J. M. (1991). The Indus valley tradition of Pakistan and western India. *Journal of World Prehistory*, *5*(4), 331-385.
- Kermani, S. G., Saeidi, G., Sabzalian, M. R., & Gianinetti, A. (2019). Drought stress influenced sesamin and sesamol content and polyphenolic components in sesame (*Sesamum indicum* L.) populations with contrasting seed coat colors. *Food chemistry*, *289*, 360-368.
- Khan, I. U., Rathore, B. S., & Syed, Z. (2019). Evaluation of Polyphenols, Flavonoids and Antioxidant Activity in different solvent extracts of Sesame (*Sesamum indicum* L.) Genotypes. *International J. Seed Spices*, *9*(2), 52-60.
- Khan, M. A., Mirza, M. Y., Akmal, M., Abdul, R., Mohmand, A. S., Nawaz, M. S., Nazakat, N., & Yousuf, M. (2009). Study of heterosis in ten crosses of sesame. *Pakistan Journal of Agricultural Research*, *22*(3/4), 127-131.
- Khan, S., Al-Qurainy, F., & Anwar, F. (2009). Sodium azide: A chemical mutagen for enhancement of agronomic traits of crop plants. *Environ. We Int. J. Sci. Tech*, *4*, 1-21.
- Kharkwal, M. C., & Shu, Q. Y. (2009). The role of induced mutations in world food security. Induced plant mutations in the genomics era. *Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome*, 33-38.
- Khosravi-Boroujeni, H., Nikbakht, E., Natanelov, E., & Khalesi, S. (2017). Can sesame consumption improve blood pressure? A systematic review and meta-analysis of controlled trials. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *97*(10), 3087-3094.
- Kim, A. Y., Yun, C. I., Lee, J. G., & Kim, Y. J. (2020). Determination and daily intake estimation of lignans in sesame seeds and sesame oil products in Korea. *Foods*, *9*(4), 394.
- Kim, K. S., Park, S. H., & Choung, M. G. (2006). Nondestructive determination of lignans and lignan glycosides in sesame seeds by near infrared reflectance spectroscopy. *Journal of agricultural and food chemistry*, *54*(13), 4544-4550.
- Kim, K. S., Park, S. H., & Jenks, M. A. (2007). Changes in leaf cuticular waxes of sesame (*Sesamum indicum* L.) plants exposed to water deficit. *Journal of Plant Physiology*, *164*(9), 1134-1143. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.07.004>
- Kim, M.-S., Shim, K.-B., Park, S.-H., & Kim, K.-S. (2009). Changes in cuticular waxes of developing leaves in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Journal of Crop Science and Biotechnology*, *12*(3), 161-167. <https://doi.org/10.1007/s12892-009-0119-3>

- Kizil, S., Basak, M., Guden, B., Tosun, H. S., Uzun, B., & Yol, E. (2020). Genome-wide discovery of InDel markers in sesame (*Sesamum indicum* L.) using ddRADSeq. *Plants*, 9(10), 1262.
- Klein, S. P., Schneider, H. M., Perkins, A. C., Brown, K. M., & Lynch, J. P. (2020). Multiple integrated root phenotypes are associated with improved drought tolerance. *Plant Physiology*, 183(3), 1011-1025.
- Kobayashi, T. (1991). 31—Cytogenetics of Sesame (*Sesamum indicum*). In T. Tsuchiya & P. K. Gupta (Éds.), *Developments in Plant Genetics and Breeding* (Vol. 2, p. 581-592). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-88260-8.50036-7>
- Kodym, A., & Afza, R. (2003). Physical and Chemical Mutagenesis. In E. Grotewold, *Plant Functional Genomics* (Vol. 236, p. 189-204). Humana Press. <https://doi.org/10.1385/1-59259-413-1:189>
- Komivi, D., Mareme, N., Achille, E. A., Ndiaga, C., & Diaga, D. (2016). Whole genome homology-based identification of candidate genes for drought tolerance in sesame (*Sesamum indicum* L.). *African Journal of Biotechnology*, 15(27), 1464-1475. <https://doi.org/10.5897/AJB2016.15420>
- Koskosidis, A., Khah, E., Mavromatis, A., Pavli, O., & Vlachostergios, D. N. (2020). Effect of PEG-induced drought stress on germination of ten chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 48(1), Art. 1. <https://doi.org/10.15835/nbha48111799>
- Kouighat, M., Channaoui, S., Labhili, M., El Fechtali, M., & Nabloussi, A. (2020). Novel genetic variability in sesame induced via ethyl methane sulfonate. *Journal of Crop Improvement*, 1-12. <https://doi.org/10.1080/15427528.2020.1861155>
- Kristantini, K., & Wiranti, E. W. (2017). Clustering of 18 Local Black Rice Base on Total Anthocyanin. *Biology, Medicine, & Natural Product Chemistry*, 6(2), 47-51.
- Kumar, G., & Yadav, R. S. (2010). EMS induced genomic disorders in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Romanian Journal of Biology-Plant Biology*, 55(2), 97-104.
- Kumar, S., Aeron, A., Pandey, P., & Maheshwari, D. K. (2011). Ecofriendly Management of Charcoal Rot and Fusarium Wilt Diseases in Sesame (*Sesamum indicum* L.). In D. K. Maheshwari (Éd.), *Bacteria in Agrobiolgy: Crop Ecosystems* (p. 387-405). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-18357-7\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-642-18357-7_14)
- Kuo, P. C., Lin, M.-C., Chen, G.-F., Yiu, T.-J., & Tzen, J. T. (2011). Identification of methanol-soluble compounds in sesame and evaluation of antioxidant potential of its lignans. *Journal of agricultural and food chemistry*, 59(7), 3214-3219.
- Kurt, C. (2018). Variation in oil content and fatty acid composition of sesame accessions from different origins. *Grasas y aceites*, 69(1), 241.
- Kurt, C., Uçar, B., & Akkaya, M. R. (2020). Determination of Total Phenolic Content and Antioxidant Activities of Different Sesame (*Sesamum indicum* L.) Genotypes. *Turkish Journal of Agriculture-Food Science and Technology*, 8(8), 1778-1783.
- Laghari, J., Mari, S. N., & Laghari, F. (2022). Screening of Sesame (*Sesamum Indicum* L.) Heritability Estimates and Genetic Variability. *EasyChair Preprint*, N0.7660.
- Lampart-Szczapa, E., Korczak, J., Nogala-Kalucka, M., & Zawirska-Wojtasiak, R. (2003). Antioxidant properties of lupin seed products. *Food chemistry*, 83(2), 279-285.
- Langham, D. G. (1945). Genetics of sesame. *Journal of Heredity*, 36(8), 245-254. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a105512>
- Langham, D. R. (2008). Growth and development of sesame. *Sesaco Corp*, 329.
- Langham, D. R. (2018). IV Sesame root and stem descriptors (*Sesamum indicum* L.) Working paper 1. ResearchGate, p 77. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.14891.95522>
- Langham, D. R., & Wiemers, T. (2002). Progress in mechanizing sesame in the US through breeding. *Trends in New Crops and New Uses. Proceedings of the Fifth National Symposium, Atlanta, Georgia, USA, 10-13 November, 2001*, 157-173.
- Lee, K. J., Lee, J.-R., Ma, K.-H., Cho, Y.-H., Lee, G.-A., & Chung, J.-W. (2016). Anthocyanin and isoflavone contents in Korean black soybean landraces and their antioxidant activities. *Plant Breeding and Biotechnology*, 4(4), 441-452.
- Lee, N., & Thierfelder, C. (2017). Weed control under conservation agriculture in dryland smallholder farming systems of southern Africa. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(5), 48. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0453-7>
- Lee, S. B., & Suh, M. C. (2015). Cuticular wax biosynthesis is up-regulated by the MYB94 transcription factor in Arabidopsis. *Plant and Cell Physiology*, 56(1), 48-60.
- Leitão, J. (2012). Chemical mutagenesis. *Plant mutation breeding and biotechnology*. Eds. Shu, Q. Y., Forster, B. P., Nakagawa, H. (Wallingford: CABI), 135–158. <https://doi.org/10.1079/9781780640853.0135>
- Li, D., Dossa, K., Zhang, Y., Wei, X., Wang, L., Zhang, Y., Liu, A., Zhou, R., & Zhang, X. (2018). GWAS Uncovers Differential Genetic Bases for Drought and Salt Tolerances in Sesame at the Germination Stage. *Genes*, 9(2), 87. <https://doi.org/10.3390/genes9020087>

- Lin, X., Zhou, L., Li, T., Brennan, C., Fu, X., & Liu, R. H. (2017). Phenolic content, antioxidant and antiproliferative activities of six varieties of white sesame seeds (*Sesamum indicum* L.). *Rsc Advances*, 7(10), 5751-5758.
- Liu, Y., Cui, C., Mei, H., & Zheng, Y. (2014). Development and applications of a set of chromosome-specific DNA markers in sesame. *Research on Crops*, 15(2), 481-486.
- Luan, Z., Xiao, M., Zhou, D., Zhang, H., Tian, Y., Wu, Y., Guan, B., & Song, Y. (2014). Effects of salinity, temperature, and polyethylene glycol on the seed germination of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *The Scientific World Journal*, 2014.
- Lyon, C. K. (1972). Sesame : Current knowledge of composition and use. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 49(4), 245-249.
- Mahajan, S., & Tuteja, N. (2005). Cold, salinity and drought stresses : An overview. *Archives of biochemistry and biophysics*, 444(2), 139-158.
- Mahfouz, H., Kamel, S., Belal, A., & Said, M. (2012). Pollinators Visiting Sesame (*Sesamum indicum* L.) Seed Crop with Reference to Foraging Activity of Some Bee Species. *Cercetari Agronomice in Moldova*, 45(2), 49-55. <https://doi.org/10.2478/v10298-012-0014-9>
- Majdalawieh, A. F., & Mansour, Z. R. (2019). Sesamol, a major lignan in sesame seeds (*Sesamum indicum*) : Anti-cancer properties and mechanisms of action. *European Journal of Pharmacology*, 855, 75-89. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2019.05.008>
- Makinde, F. M., & Akinoso, R. (2013). Nutrient composition and effect of processing treatments on anti nutritional factors of Nigerian sesame (*Sesamum indicum* Linn) cultivars. *International Food Research Journal*, 20(5), 2293.
- Malik, A. I., Colmer, T. D., Lambers, H., Setter, T. L., & Schortemeyer, M. (2002). Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*, 153(2), 225-236. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00318.x>.
- Maluszynski, M., Szarejko, I., Bhatia, C. R., Nichterlein, K., & Lagoda, P. J. (2009). Methodologies for generating variability. Part 4 : Mutation techniques. *Plant breeding and farmer participation*, 159-194.
- Manikantan, M. R., Sharma, R., Yadav, D. N., & Gupta, R. K. (2015). Selection of process parameters for producing high quality defatted sesame flour at pilot scale. *Journal of Food Science and Technology*, 52(3), 1778-1783. <https://doi.org/10.1007/s13197-013-1131-7>
- Matsuo N, Yamada T, Takada Y, Fukami K, Hajika M. (2018). Effect of plant density on growth and yield of new soybean genotypes grown under early planting condition in southwestern Japan. *Plant Prod Sci* 21: 16–25.
- McDonald, M. B. (2007). Physiology of seed germination. *The Ohio State University, USA, Columbus*.
- McElwain, J. C., Yiotis, C., & Lawson, T. (2016). Using modern plant trait relationships between observed and theoretical maximum stomatal conductance and vein density to examine patterns of plant macroevolution. *New Phytologist*, 209(1), 94-103.
- Mensah, J. K., Obadoni, B. O., Akomeah, P. A., Ikhajiagbe, B., & Ajibolu, J. (2007). The effects of sodium azide and colchicine treatments on morphological and yield traits of sesame seed (*Sesame indicum* L.). *African Journal of Biotechnology*, 6(5).
- Mensah, J. K., Obadoni, B. O., Eruotor, P. G., & Onome-Irieguna, F. (2006). Simulated flooding and drought effects on germination, growth, and yield parameters of sesame (*Sesamum indicum* L.). *African Journal of biotechnology*, 5(13).
- Mian MAK, Uddin MK, Islam MR, Sultana NA, Kohinoor H. (2011). Crop performance and estimation of the effective level of phosphorous in sesame (*Sesamum indicum* L.). *Acad J Plant Sci* 4: 01–05.
- Miao, H., Ju, M., Wei, L., Ma, Q., & Zhang, H. (2012). Establishment of sesame callus induction and shoot regeneration system. *Chinese Bulletin of Botany*, 47(2), 162.
- Miao, H., Zhang, H., & Kole, C. (Éds.). (2021). *The Sesame Genome*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-98098-0>
- Michel, B. E., & Kaufmann, M. R. (1973). The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant physiology*, 51(5), 914-916.
- Mitsuma, S., Ishigaki, E., Sugiyama, R., Asamizu, T., Yamada, K., & Kurosaki, F. (2004). Activation of phenylpropanoid metabolism in sesame by over-expression of carrot calmodulin gene. *Biological and Pharmaceutical Bulletin*, 27(10), 1621-1625.
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, 7(9), 405-410.
- Moazzami, A. A., Haese, S. L., & Kamal-Eldin, A. (2007). Lignan contents in sesame seeds and products. *European Journal of Lipid Science and Technology*, 109(10), 1022-1027. <https://doi.org/10.1002/ejlt.200700057>
- Moazzami, A., & Kamal-Eldin, A. (2009). Sesame Seed Oil. In *Gourmet and Health-Promoting Specialty Oils* (p. 267-282). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-1-893997-97-4.50014-0>

- Mohdaly, A. A. A., Hassanien, M. F. R., Mahmoud, A., Sarhan, M. A., & Smetanska, I. (2013). Phenolics extracted from potato, sugar beet, and sesame processing by-products. *International Journal of Food Properties*, 16(5), 1148-1168.
- Mondal, N., Bhat, K. V., Srivastava, P. S., & Sen, S. K. (2016). Effects of domestication bottleneck and selection on fatty acid desaturases in Indian sesame germplasm. *Plant Genetic Resources*, 14(2), 81-90.
- Mubashir, A. K., Mirza, M. Y., Akmal, M., Ali, N., & Khan, I. (2007). Genetic parameters and their implications for yield improvement in sesame. *Sarhad J. Agri*, 23(3), 623-627.
- Mujtaba, M. A., Cho, H. M., Masjuki, H. H., Kalam, M. A., Ong, H. C., Gul, M., Harith, M. H., & Yusoff, M. (2020). Critical review on sesame seed oil and its methyl ester on cold flow and oxidation stability. *Energy Reports*, 6, 40-54.
- Murty, B. R., & Oropeza, F. (1989). Diversity pattern in *Sesamum* mutants selected for a semi-arid cropping system. *Theoretical and applied genetics*, 77(2), 275-286.
- Murty, G. S. S., & Bhatia, C. R. (1990). Inheritance of polypetalous corolla mutation in sesame. *Proceedings/Indian Academy of Sciences*, 100(1), 7-10.
- Mushtaq, M., Bhat, J. A., Mir, Z. A., Sakina, A., Ali, S., Singh, A. K., Tyagi, A., Salgotra, R. K., Dar, A. A., & Bhat, R. (2018). CRISPR/Cas approach : A new way of looking at plant-abiotic interactions. *Journal of Plant Physiology*, 224-225, 156-162. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.04.001>
- Nabloussi, A., Hanine, H., Harfi, M. E., & Rizki, H. (2017). Moroccan sesame : An overview of seed and oil quality. *Science within Food: Up-to-date Advances on Research and Educational Ideas*, 1.
- Nadeem A, Kashani S, Ahmed N, et al. (2015). Growth and yield of sesame (*Sesamum indicum* L.) under the influence of planting geometry and irrigation regimes. *Am J Plant Sci* 06: 980. <https://doi.org/10.4236/ajps.2015.67104>
- Najeeb, U., Mirza, M. Y., Jilani, G., Mubashir, A. K., & Zhou, W. J. (2012). Sesame. In S. K. Gupta (Éd.), *Technological Innovations in Major World Oil Crops, Volume 1* (p. 131-145). Springer New York. [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0356-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0356-2_5)
- Nakamura, Y., Okumura, H., Ono, Y., Kitagawa, Y., Rogi, T., & Shibata, H. (2020). Sesame lignans reduce LDL oxidative susceptibility by downregulating the platelet-activating factor acetylhydrolase. *Eur. Rev. Med. Pharmacol. Sci*, 24, 2151-2161.
- Nematian, T., Fatehi, M., Hosseinpour, M., & Barati, M. (2021). One-pot conversion of sesame cake to low N-content biodiesel via nano-catalytic supercritical methanol. *Renewable Energy*, 170, 964-973.
- Nikmaram, N., Leong, S. Y., Koubaa, M., Zhu, Z., Barba, F. J., Greiner, R., Oey, I., & Roohejad, S. (2017). Effect of extrusion on the anti-nutritional factors of food products : An overview. *Food control*, 79, 62-73.
- Nzikou, J. M., Matos, L., Bouanga-Kalou, G., Ndangui, C. B., Pambou-Tobi, N. P. G., Kimbonguila, A., Silou, T., Linder, M., & Desobry, S. (2009). Chemical composition on the seeds and oil of sesame (*Sesamum indicum* L.) grown in Congo-Brazzaville. *Advance Journal of Food Science and Technology*, 1(1), 6-11.
- Obiajunwa, E. I., Adebisi, F. M., & Omode, P. E. (2005). Determination of essential minerals and trace elements in Nigerian sesame seeds, using TXRF technique. *Pakistan Journal of Nutrition*, 4(6), 393-395.
- Office des Changes / Maroc. (2022). Consulté 10 octobre 2022, à l'adresse <https://www.oc.gov.ma/>
- Ogbonna, P. E., & Ukaan, S. I. (2013). Chemical composition and oil quality of seeds of sesame accessions grown in the Nsukka plains of South Eastern Nigeria. *African Journal of Agricultural Research*, 8(9), 797-803.
- Ogunsola, O. K., & Fasola, T. R. (2014). The antibacterial activities of *Sesamum indicum* Linn. Leaf extracts. *METHODS*, 18.
- Okçu, G., Kaya, M. D., & Atak, M. (2005). Effects of salt and drought stresses on germination and seedling growth of pea (*Pisum sativum* L.). *Turkish journal of agriculture and forestry*, 29(4), 237-242.
- Oktay, S., & Sadıkoğlu, S. (2018). The gastronomic cultures' impact on the African cuisine. *Journal of Ethnic Foods*, 5(2), 140-146.
- Oladosu, Y., Rafii, M. Y., Abdullah, N., Hussin, G., Ramli, A., Rahim, H. A., Miah, G., & Usman, M. (2016). Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: A review. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 30(1), 1-16. <https://doi.org/10.1080/13102818.2015.1087333>
- Olowe VIO, Busari LD. (2003). Growth and grain yield of two sesame (*Sesamum indicum* L.) varieties as affected by row spacing in Southern Guinea savanna of Nigeria. *Samaru J Agric Res* 19: 91-101.
- Olowe, V. I. O. (2007). Optimum planting date for sesame (*Sesamum indicum* L.) in the transition zone of south west Nigeria. *Agricultura tropica et subtropica*, 40 (4), 156-163.
- Olowe, V. I. O., & Busari, L. D. (2003). Growth and grain yield of two sesame (*Sesamum indicum* L.) varieties as affected by row spacing in Southern Guinea savanna of Nigeria. *Samaru J Agric Res*, 19, 91-101.
- Onsaard, E. (2012). Sesame proteins. *International Food Research Journal*, 19(4), 1287-1295. <http://agris.upm.edu.my:8080/dspace/handle/0/11735>.

- ORMVAT. Office Régional de Mise en Valeur Agricole du Tadla. (2021). Ministry of Agriculture, Morocco. Consulté 5 mars 2019. Disponible à l'adresse <http://www.ormva-tadla.ma>
- Orruno, E., & Morgan, M. R. A. (2007). Purification and characterisation of the 7S globulin storage protein from sesame (*Sesamum indicum* L.). *Food chemistry*, 100(3), 926-934.
- Othman, S. B., Katsuno, N., Kanamaru, Y., & Yabe, T. (2015). Water-soluble extracts from defatted sesame seed flour show antioxidant activity in vitro. *Food chemistry*, 175, 306-314.
- Oyiga, B. C., Palczak, J., Wojciechowski, T., Lynch, J. P., Naz, A. A., Léon, J., & Ballvora, A. (2020). Genetic components of root architecture and anatomy adjustments to water-deficit stress in spring barley. *Plant, cell & environment*, 43(3), 692-711.
- Ozkan, A., & Kulak, M. (2013). Effects of water stress on growth, oil yield, fatty acid composition and mineral content of *Sesamum indicum*. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 26, 1686-1690.
- Pacher, M., & Puchta, H. (2017). From classical mutagenesis to nuclease-based breeding—Directing natural DNA repair for a natural end-product. *The Plant Journal*, 90(4), 819-833. <https://doi.org/10.1111/tpj.13469>
- Pandey, B. B., Ratnakumar, P., Usha Kiran, B., Dudhe, M. Y., Lakshmi, G. S., Ramesh, K., & Guhey, A. (2021). Identifying Traits Associated With Terminal Drought Tolerance in Sesame (*Sesamum indicum* L.) Genotypes. *Frontiers in Plant Science*, 12, 739896. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.739896>
- Pandey, S. K., Das, A., Rai, P., & Dasgupta, T. (2015). Morphological and genetic diversity assessment of sesame (*Sesamum indicum* L.) accessions differing in origin. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 21(4), 519-529. <https://doi.org/10.1007/s12298-015-0322-2>
- Pathak, N., Rai, A. K., Kumari, R., & Bhat, K. V. (2014). Value addition in sesame : A perspective on bioactive components for enhancing utility and profitability. *Pharmacognosy reviews*, 8(16), 147.
- Pazla, R., & Jamarun, N. (2017). In Vitro Nutrients Digestibility of the Combination Tithonia (*Tithonia diversifolia*) and Napier Grass (*Pennisetum purpureum*). *International Seminar on Tropical Animal Production (ISTAP)*, pp. 122-127.
- Poor-Esmail, H. A., Fanaei, H. R., & Saberi, M. H. (2014). Evaluation of drought tolerant cultivars and lines of sesame using stress tolerance indices. *Scientific Journal of Crop Science*, 3(6), 66-70.
- Pratap, A., & Kumar, J. (2011). Biology and breeding of food legumes. History origin and evolution. (eds). A. Pratap, J. Kumar. *In Biology and Breeding of Food Legumes*. Oxfordshire: CABI.
- Purseglove, J. W. (1972). Castor, Sesame & Safflower By E. A. Weiss London : Leonard Hill Books (1971), pp. 901, £16.00. *Experimental Agriculture*, 8(3), 282-282. <https://doi.org/10.1017/S0014479700005366>
- Purushothaman, R., Zaman-Allah, M., Mallikarjuna, N., Pannirselvam, R., Krishnamurthy, L., & Gowda, C. L. L. (2013). Root anatomical traits and their possible contribution to drought tolerance in grain legumes. *Plant Production Science*, 16(1), 1-8.
- Rababah, T. M., Al-Mahasneh, M., Obaidat, M., Almajwal, A., Odeh, A., Brewer, S., & Yang, W. (2016). Effect of tehina processing and storage in the physical-chemical quality. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*, 9(5), 218-226.
- Ragab, A. I. (1982). Improving some economical characters in sesame (*Sesamum indicum* L.) by irradiation induced mutation and hybridization. Thèse. Fac. of Agric., Cairo Univ. Egypt.
- Rahman, M. S., Hossain, M. A., Ahmed, G. M., & Uddin, M. M. (2007). Studies on the characterization, lipids and glyceride compositions of Sesame (*Sesamum indicum* linn.) Seed Oil. *Bangladesh Journal of Scientific and Industrial Research*, 42(1), 67-74.
- Rai, A. C., Singh, M., & Shah, K. (2012). Effect of water withdrawal on formation of free radical, proline accumulation and activities of antioxidant enzymes in ZAT12-transformed transgenic tomato plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 61, 108-114.
- RajaRamadoss, B., Ganesamurthy, K., Angappan, K., & Gunasekaran, M. (2014). Mutagenic Effectiveness and Efficiency of Gamma Rays in Sesame (*Sesamum indicum* L.). *Global Journal of Molecular Sciences*, 9(1), 01-06.
- Rajput, M. A., Sarwar, G., Siddiqui, K. A., & Siddiqui, M. A. (1994). Genetic improvement of sesame for plant architecture and grain yield through nuclear techniques. In: Mutation breeding of oilseed crops, proceedings. Final FAO/IAEA research co-ordination meeting, 11–15 Jan 1993. IAEA, IAEATECDC-781, pp 89–96 Vienna, Austria.
- Ramadoss, B. R., Ganesamurthy, K., Angappan, K., & Gunasekaran, M. (2014). Evaluation of Effect of Gamma rays on Sesame Genotype TTVS 51 and TTVS 19 in M1 Generation. *International Journal of Development Research*, 4(2), 273-277.
- Ranaweera, K., & Pathirana, R. (2017). Optimization of media and conditions for callus induction from anthers of sesame cultivar MI 3. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka*, 20(2).
- Rangkadilok, N., Pholphana, N., Mahidol, C., Wongyai, W., Saengsooksree, K., Nookabkaew, S., & Satayavivad, J. (2010). Variation of sesamin, sesamol and tocopherols in sesame (*Sesamum indicum*

- L.) seeds and oil products in Thailand. *Food Chemistry*, 122(3), 724-730. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.03.044>
- Reich, P. B. (1984). Leaf stomatal density and diffusive conductance in three amphistomatous hybrid poplar cultivars. *New Phytologist*, 98(2), 231-239.
- Reshma, M. V., Namitha, L. K., Sundaresan, A., & Ravi Kiran, C. (2013). Total phenol content, antioxidant activities and  $\alpha$ -glucosidase inhibition of sesame cake extracts. *Journal of Food Biochemistry*, 37(6), 723-731.
- Richardson, F., Brodribb, T. J., & Jordan, G. J. (2017). Amphistomatic leaf surfaces independently regulate gas exchange in response to variations in evaporative demand. *Tree Physiology*, 37(7), 869-878.
- Rizki, H., Kzaiber, F., Elharfi, M., Ennahli, S., & Hanine, H. (2015). Effects of roasting temperature and time on the physicochemical properties of sesame (*Sesamum indicum* L.) seeds. *International Journal of Innovation and Applied Studies*, 11(1), 148.
- Rizki, H., Kzaiber, F., Elharfi, M., Latrache, H., Zahir, H., & Hanine, H. (2012). Physicochemical Characterization and in Vitro Antioxidant Capacity of 35 Cultivars of Sesame (*Sesamum indicum* L) from Different Areas in Morocco. *Int J Sci Res*, 3, 2306-2311.
- Rizki, H., Kzaiber, F., Elharfi, M., Nablousi, A., & Hanine, H. (2015). Chemical Composition And Morphological Markers Of 35 Cultivars Of Sesame (*Sesamum Indicum* L) From Different Areas In Morocco. *International Journal of Technology Enhancements and Emerging Engineering Research*, 3(1), 50-55.
- Rizki, H., Kzaiber, F., Elharfi, M., Nablousi, A., Ennahli, S., & Hanine, H. (2015). Assessment of Antioxidant Capacity of 16 Cultivars of Sesame (*Sesamum indicum* L) from Different Areas. *Int. J. Sci. Res.* 18, 379–385.
- Rizki, H., Nabloussi, A., Kzaiber, F., Jbilou, M., Latrache, H., & Hanine, H. (2018). Comparative assessment of bioactive components, antioxidant effects from 15 cultivars of sesame (*Sesamum indicum* L) for different crop years. *Int J Sci Eng Res.* 9:462–8.
- Rosielle, A. A., & Hamblin, J. (1981). Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environment 1. *Crop science*, 21(6), 943-946.
- Roy N, Abdullah SM, Jahan MS. (2009). Yield performance of sesame (*Sesamum indicum* L.) varieties at varying levels of row spacing. *Res J Agric Biol Sci* 5: 823–827.
- Roychowdhury, R., & Tah, J. (2011). Chemical mutagenic action on seed germination and related agro-metrical traits in M1 Dianthus generation. *Current Botany*, 2(8), 19-23.
- Ryu, D., & Koh, E. (2018). Application of response surface methodology to acidified water extraction of black soybeans for improving anthocyanin content, total phenols content and antioxidant activity. *Food chemistry*, 261, 260-266.
- Ryu, S. N., Kim, S. M., Xi, J., & Ho, C.-T. (1999). Influence of seed roasting process on the changes in volatile compounds of the sesame (*Sesamum indicum* L.) oil. In *Flavor Chemistry of Ethnic Foods* (p. 229-237). Springer, Boston, MA.
- Sadeghi, H., Khazaei, F., Yari, L., & Sheidaei, S. (2011). Effect of seed osmopriming on seed germination behavior and vigor of soybean (*Glycine max* L.). *ARPN Journal of Agricultural and Biological Science*, 6(1), 39-43.
- Saha, A. (2019). EMS induced polygenic mutation in Tilottama cultivar of *Sesamum indicum*. *Plant Archives*, 19(1), 630-632.
- Saisum, S., Hudthagosol, C., & Srisorrachatr, S. (2020). Effect of Black Sesame Seeds (*Sesamum indicum* L.) Consumption on Sleep Quality among Thai Elderly. *Food and Applied Bioscience Journal*, 8(1), 68-75.
- Saloua, F., Eddine, N. I., & Hedi, Z. (2009). Chemical composition and profile characteristics of Osage orange *Maclura pomifera* (Rafin.) Schneider seed and seed oil. *Industrial crops and products*, 29(1), 1-8.
- Salunkhe, A. S., Poornima, R., Prince, K. S. J., Kanagaraj, P., Sheeba, J. A., Amudha, K., Suji, K. K., Senthil, A., & Babu, R. C. (2011). Fine mapping QTL for drought resistance traits in rice (*Oryza sativa* L.) using bulk segregant analysis. *Molecular biotechnology*, 49(1), 90-95.
- Samuel, N. C., & Genevieve, A. C. (2017). Proximate analysis and phytochemical properties of sesame (*Sesamum indicum* L.) seeds grown and consumed in Abakaliki, Ebonyi state, Nigeria. *International Journal of Health and Medicine*, 2(4), 1-4.
- Santarém, E. R., Almeida-Cortez, J. S., Silveira, T. da, & Ferreira, A. G. (1996). Efeito do estresse hídrico na germinação e crescimento inicial de três espécies de leguminosas. *Acta Bot. Bras*, 10, 213-221.
- Santín-Montanyá MI, Martín-Lammerding D, Zambrana E, Tenorio JL. (2016). Management of weed emergence and weed seed bank in response to different tillage, cropping systems and selected soil properties. *Soil Tillage Res* 161: 38–46.
- Saravanan, S., & Nadarajan, N. (2005). Effect of media supplements on in vitro response of sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes. *Res J Agric Biol Sci*, 1(1), 98-100.

- Sarkar, P. K., Khatun, A., & Singha, A. (2016). Effect of duration of water-logging on crop stand and yield of sesame. *International Journal of Innovation and Applied Studies*, 14(1), 1.
- Sarwar, G., & Haq, M. A. (2006). Evaluation of sesame germplasm for genetic parameters and disease resistance. *J. Agric. Res.*, 44(2), 89-96.
- Sarwar, G., & Hussain, J. (2010). Selection criteria in m 3 and m 4 populations of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Journal of Agricultural Research (03681157)*, 48(1).
- Sarwar, G., Haq, M. A., & Mughal, M. S. (2005). Genetic parameters and correlation study in diverse types of sesame germplasm. *Sesame and Safflower NL* 20:29–33.
- Saxena, D., Flores, S., & Stotzky, G. (2002). Bt toxin is released in root exudates from 12 transgenic corn hybrids representing three transformation events. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(1), 133-137. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00161-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00161-4)
- Schilling, R., & Cattani, P. (1991). La culture du sésame en Afrique tropicale. *Oléagineux*, 46 (3), 126-128.
- Schreiber, L., & Schönherr, J. (1993). Mobilities of organic compounds in reconstituted cuticular wax of barley leaves : Determination of diffusion coefficients. *Pesticide Science*, 38(4), 353-361.
- Sebillotte C, Ruck L, Messéan A. (2004). Prospective: compétitivité des oléagineux dans l'avenir. *OCL* 11: 5–10.
- Sengupta, S., & Datta, A. K. (2004). Desirable Macromutants Induced by Chemical Mutagens in Sesame (*Sesamum indicum* L.). *CYTOLOGIA*, 69(3), 291-295. <https://doi.org/10.1508/cytologia.69.291>
- Serna-Saldivar, S. O., Gutiérrez-Urbe, J. A., & García-Lara, S. (2015). Phytochemical profiles and nutraceutical properties of corn and wheat tortillas. In *Tortillas* (p. 65-96). AACC International Press, Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-1-891127-88-5.50003-7>
- Shahidi, F., Liyana-Pathirana, C. M., & Wall, D. S. (2006). Antioxidant activity of white and black sesame seeds and their hull fractions. *Food Chemistry*, 99(3), 478-483.
- Shao, J., Zhang, G., Fu, J., & Zhang, B. (2020). Advancement of the preparation methods and biological activity of peptides from sesame oil byproducts : A review. *International Journal of Food Properties*, 23(1), 2189-2200. <https://doi.org/10.1080/10942912.2020.1849276>
- Sharaby N, Butovchenko A. (2019). Cultivation technology of sesame seeds and its production in the world and in Egypt. IOP Conf Ser: *Earth Environ Sci* 403: 012093. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/403/1/012093>.
- Sharma, A. K., Saxena, M., & Sharma, R. (2017). Synthesis, spectroscopic and fungicidal studies of Cu (II) soaps derived from groundnut and sesame oils and their urea complexes. *Bulletin of Pure & Applied Sciences-Chemistry*, 36(2), 26-37.
- Sharma, A., & Singh, S. K. (2013). Induced mutation-a tool for creation of genetic variability in rice (*Oryza sativa* L.). *J. Crop Weed*, 9, 132-138.
- Sharma, L., Saini, C. S., Punia, S., Nain, V., & Sandhu, K. S. (2021). Sesame (*Sesamum indicum*) seed. In *Oilseeds : Health Attributes and Food Applications* (p. 305-330). Springer, Singapore.
- Shasmitha, R. (2015). Health benefits of *Sesamum indicum* : A short review. *Asian J Pharm Clin Res*, 8(6), 1-3.
- Shi, L.-K., Liu, R.-J., Jin, Q.-Z., & Wang, X.-G. (2017). The contents of lignans in sesame seeds and commercial sesame oils of China. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 94(8), 1035-1044.
- Shi, S. (1991). Application of mutagenesis in improvement of sesame varieties. *Chin J Oil Crop Sci*, 2, 93-96.
- Shi, S., RuiHang, L., DanYing, L., Ke, Z., XiaoHu, H., Yan, L., JunWei, W., HaiYang, Z., & Hong, X. (2016). Microstructure of glandular trichomes on leaf surface of sesame and changes of trichome secretions under drought condition. *Acta Agronomica Sinica*, 42(2), 278-294.
- Shivhare, N., & Satsangee, N. (2012). Wonders of sesame : Nutraceutical uses and health benefits. In *Chemistry of Phytopotentials : Health, Energy and Environmental Perspectives* (p. 63-68). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Siao, A.-C., Hou, C.-W., Kao, Y.-H., & Jeng, K.-C. (2015). Effect of sesamin on apoptosis and cell cycle arrest in human breast cancer mcf-7 cells. *Asian Pacific Journal of Cancer Prevention*, 16(9), 3779-3783.
- Sikder, S., Hasan, M. A., & Hossain, M. S. (2009). Germination characteristics and mobilization of seed reserves in maize varieties as influenced by temperature regimes. *Journal of Agriculture & Rural Development*, 51-58.
- Sinebo, W. (2005). Trade off between yield increase and yield stability in three decades of barley breeding in a tropical highland environment. *Field Crops Research*, 92(1), 35-52. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.08.009>
- Singh, K. K., Kanbi, V. H., & Chaudhary, M. K. (2015). Nutritional Evaluation of Different Varieties of Sesame (*Sesamum indicum* L.). *Indian Journal of Nutrition and Dietetics*, 52, 2.
- Singh, P. K., Akram, M., Vajpeyi, M., Srivastava, R. L., Kumar, K., & Naresh, R. (2007). Screening and development of resistant sesame varieties against phytoplasma. *Bulletin of Insectology*, 60(2), 303.



- Singh, R. K., & Chaudhry, B. D. (1985). *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis*. pp : 38–54. *Kalyani Pub., New Dehli, India*.
- Smith DL, Hamel C. (2012). *Crop yield: Physiology and processes*. Springer Science & Business Media.
- Soetan, K. O., & Oyewole, O. E. (2009). The need for adequate processing to reduce the anti-nutritional factors in plants used as human foods and animal feeds : A review. *African Journal of food science*, 3(9), 223-232.
- Sohi SP, Krull E, Lopez-Capel E, Bol R. (2010). A review of biochar and its use and function in soil. *Adv Agron* 105: 47–82.
- Sorour, W. A. I. (1999). Gamma ray induced mutation in sesame (*Sesamum indicum* L.). I. Selection of useful mutants. *Bulletin of Faculty of Agriculture, University of Cairo*, 50, 516-531.
- Spielmeier, W., Hyles, J., Joaquim, P., Azanza, F., Bonnett, D., Ellis, M. E., Moore, C., & Richards, R. A. (2007). A QTL on chromosome 6A in bread wheat (*Triticum aestivum*) is associated with longer coleoptiles, greater seedling vigour and final plant height. *Theoretical and Applied Genetics*, 115(1), 59-66. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0540-2>.
- Steer, T. E., & Gibson, G. R. (2002). The microbiology of phytic acid metabolism by gut bacteria and relevance for bowel cancer. *International journal of food science & technology*, 37(7), 783-790.
- Su, R., Zhou, R., Mmadi, M. A., Li, D., Qin, L., Liu, A., Wang, J., Gao, Y., Wei, M., Shi, L., Wu, Z., You, J., Zhang, X., & Dossa, K. (2019). Root diversity in sesame (*Sesamum indicum* L.): Insights into the morphological, anatomical and gene expression profiles. *Planta*, 250(5), 1461-1474. <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03242-y>
- Subashri, M., Robin, S., Vinod, K. K., Rajeswari, S., Mohanasundaram, K., & Raveendran, T. S. (2009). Trait identification and QTL validation for reproductive stage drought resistance in rice using selective genotyping of near flowering RILs. *Euphytica*, 166(2), 291-305.
- Subramanyam, K., Arun, M., Mariashibu, T. S., Theboral, J., Rajesh, M., Singh, N. K., Manickavasagam, M., & Ganapathi, A. (2012). Overexpression of *Tobacco osmotin* (Tbosm) in soybean conferred resistance to salinity stress and fungal infections. *Planta*, 236(6), 1909-1925.
- Sun, S., Zhang, X., Chen, W., Zhang, L., & Zhu, H. (2016). Production of natural edible melanin by *Auricularia auricula* and its physicochemical properties. *Food Chemistry*, 196, 486-492.
- Svitashev, S., Young, J. K., Schwartz, C., Gao, H., Falco, S. C., & Cigan, A. M. (2015). Targeted mutagenesis, precise gene editing, and site-specific gene insertion in maize using Cas9 and guide RNA. *Plant physiology*, 169(2), 931-945.
- Taşkın, K. M., Ercan, A. G., & Turgut, K. (1999). *Agrobacterium tumefaciens*-Mediated Transformation of Sesame (*Sesamum indicum* L.). *Turkish journal of botany*, 23(5), 291-296.
- Teame, G., Tsegay, A., & Abrha, B. (2017). Effect of organic mulching on soil moisture, yield, and yield contributing components of sesame (*Sesamum indicum* L.). *International journal of agronomy*, 2017.
- Teboul, N., Gadri, Y., Berkovich, Z., Reifen, R., & Peleg, Z. (2020). Genetic Architecture Underpinning Yield Components and Seed Mineral–Nutrients in Sesame. *Genes*, 11(10). <https://doi.org/10.3390/genes11101221>
- Terefe, G., Wakjira, A., Berhe, M., & Tadesse, H. (2012). Sesame production manual. *Ethiopia: Ethiopian Institute of Agricultural Research Embassy of the Kingdom of the Netherlands*.
- Terouzi, W., Rizki, H., Kzaiber, F., Hanine, H., Nabloussi, A., & Oussama, A. (2016). Characterization and rapid detection of adulterations in sesame oil using FT-MIR and PCA-LDA. *Moroccan Journal of Chemistry*, 4(4), Art. 4. <https://doi.org/10.48317/IMIST.PRSM/morjchem-v4i4.5167>
- Tiwari, S., Lata, C., Singh Chauhan, P., Prasad, V., & Prasad, M. (2017). A Functional Genomic Perspective on Drought Signalling and its Crosstalk with Phytohormone-mediated Signalling Pathways in Plants. *Current Genomics*, 18(6), 469-482. <https://doi.org/10.2174/1389202918666170605083319>
- Todd, J. J., & Vodkin, L. O. (1993). Pigmented soybean (*Glycine max*) seed coats accumulate proanthocyanidins during development. *Plant Physiology*, 102(2), 663-670.
- Tripathy SK, Kar J, Sahu D. (2019). Advances in sesame (*Sesamum indicum* L.) breeding. In: *Al-Khayri, JM, Jain, SM, Johnson DV, eds. Advances in plant breeding strategies: Industrial and food crops*. Springer International Publishing, Volume 6, pp. 577–635. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-23265-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-23265-8_1)
- Uçan, K., Killı, F., Gençođlan, C., & Merdun, H. (2007). Effect of irrigation frequency and amount on water use efficiency and yield of sesame (*Sesamum indicum* L.) under field conditions. *Field Crops Research*, 101(3), 249-258. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.11.011>
- Ünal, M. K., & Yalçın, H. (2008). Proximate composition of Turkish sesame seeds and characterization of their oils. *Grasas y aceites*, 59(1), 23-26.
- Uzun, B., & Çađırgan, M. İ. (2009). Identification of molecular markers linked to determinate growth habit in sesame. *Euphytica*, 166(3), 379-384. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9818-y>

- Uzun, B., Arslan, C., Karhan, M., & Toker, C. (2007). Fat and fatty acids of white lupin (*Lupinus albus* L.) in comparison to sesame (*Sesamum indicum* L.). *Food Chemistry*, *102*(1), 45-49.
- Vadez, V. (2014). Root hydraulics : The forgotten side of roots in drought adaptation. *Field Crops Research*, *165*, 15-24. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.03.017>

- Van Zanten, L. (2001). Sesame improvement by induced mutations : Results of the co-ordinated research project and recommendation for future studies. In: *Van Zanten L* (ed) Sesame improvement by induced mutations I, Proc Final FAO/IAEA Co-ord. Res, pp 1–12. Mtng, IAEA, Vienna, TECDOC-1195.
- Vasanthi, E. A. P., & Rajavel, D. S. (2021). Biopesticidal effect of sesamin on subterranean termite, *Odontotermes Obesus* (Termitidae, Isoptera). *Journal of Entomological Research*, 45(3), 444-446.
- Vishwanath, H. S., Anilakumar, K. R., Harsha, S. N., Khanum, F., & Bawa, A. S. (2012). In vitro antioxidant activity of *Sesamum indicum* seeds. *Asian Journal of Pharmaceutical and Clinical Research*, 5(1), 56-60.
- Wacal C, Ogata N, Basalirwa D, *et al.* (2019). Growth, seed yield, mineral nutrients and soil properties of sesame (*Sesamum indicum* L.) as influenced by biochar addition on upland field converted from paddy. *Agronomy* 9: 55.
- Wacal, C., Ogata, N., Basalirwa, D., Handa, T., Sasagawa, D., Acidri, R., Ishigaki, T., Kato, M., Masunaga, T., Yamamoto, S., & Nishihara, E. (2019). Growth, Seed Yield, Mineral Nutrients and Soil Properties of Sesame (*Sesamum indicum* L.) as Influenced by Biochar Addition on Upland Field Converted from Paddy. *Agronomy*, 9(2), 55. <https://doi.org/10.3390/agronomy9020055>
- Wahbi, A. (1995). Growth and Development of Young Roots of Barley (*Hordeum vulgare* L.) Genotypes. *Annals of Botany*, 75(5), 533-539. <https://doi.org/10.1006/anbo.1995.1055>
- Wang, H., Zhang, H., Ma, Q., Wei, L., Ju, M., Li, C., Duan, Y., & Miao, H. (2017). Optimization of EMS mutagenesis condition and screening of mutants in sesame. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 46(1), 36-41.
- Wang, L., Zhang, Y., Zhu, X., Zhu, X., Li, D., Zhang, X., Gao, Y., Xiao, G., & Wei, X. (2017). Development of an SSR-based genetic map in sesame and identification of quantitative trait loci associated with charcoal rot resistance. *Scientific reports*, 7(1), 1-8.
- Wang, Y. L., Xu, M. X., Yin, G. X., Tao, L. L., Wang, D. W., & Ye, X. G. (2009). Transgenic wheat plants derived from Agrobacterium-mediated transformation of mature embryo tissues. *Cereal Research Communications*, 37(1), 1-12.
- Wani, M. R., Kozgar, M. I., Khan, S., Ahanger, M. A., & Ahmad, P. (2014). Induced mutagenesis for the improvement of pulse crops with special reference to mung bean : A review update. *Improvement of crops in the era of climatic changes*, 247-288.
- Wei, W., Li, D., Wang, L., Ding, X., Zhang, Y., Gao, Y., & Zhang, X. (2013). Morpho-anatomical and physiological responses to waterlogging of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Plant science*, 208, 102-111.
- Wei, W., Qi, X., Wang, L., Zhang, Y., Hua, W., Li, D., Lv, H., & Zhang, X. (2011). Characterization of the sesame (*Sesamum indicum* L.) global transcriptome using Illumina paired-end sequencing and development of EST-SSR markers. *BMC Genomics*, 12(1), 451. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-451>
- Wei, X., Liu, K., Zhang, Y., Feng, Q., Wang, L., Zhao, Y., Li, D., Zhao, Q., Zhu, X., Zhu, X., Li, W., Fan, D., Gao, Y., Lu, Y., Zhang, X., Tang, X., Zhou, C., Zhu, C., Liu, L., ... Zhang, X. (2015). Genetic discovery for oil production and quality in sesame. *Nature Communications*, 6(1), 8609. <https://doi.org/10.1038/ncomms9609>
- Weldemichael, M. Y., Baryatsion, Y. T., Sbhatu, D. B., Gebresamuel Abraha, G., Juhar, H. M., Kassa, A. B., Baraki Sibhatu, F., Gebremedhn, H. M., Gebrelibanos, T. S., & Mebrahtu Mossa, M. (2021). Effect of Sodium Azide on Quantitative and Qualitative Stem Traits in the M2 Generation of Ethiopian Sesame (*Sesamum indicum* L.) Genotypes. *The Scientific World Journal*, 2021.
- WHO/IUIS. Allergen Nomenclature Home Page. (2022). Consulté 1 mai 2022. Disponible à l'adresse <http://www.allergen.org/index.php>.
- Wijewardana, C., Henry, W. B., Gao, W., & Reddy, K. R. (2016). Interactive effects on CO2, drought, and ultraviolet-B radiation on maize growth and development. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 160, 198-209. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2016.04.004>
- Williamson, K. S., Morris, J. B., Pye, Q. N., Kamat, C. D., & Hensley, K. (2008). A survey of sesamin and composition of tocopherol variability from seeds of eleven diverse sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes using HPLC-PAD-ECD. *Phytochemical analysis*, 19(4), 311-322.
- Witcombe, J. R., Hollington, P. A., Howarth, C. J., Reader, S., & Steele, K. A. (2008). Breeding for abiotic stresses for sustainable agriculture, *Philos. TR Soc. B*, 363, 703–716.
- Wongyai, W., Saengkaewsook, W., & Veerawudh, J. (2001). Sesame mutation induction : Improvement of non-shattering capsule by using gamma rays and EMS. in *Sesame Improvement by Induced Mutations*, IAEA-TECDOC-1195, ed. L, IAEA, p 71–78. Van Zanten, Vienna.
- Wu, M.-S., Aquino, L. B. B., Barbaza, M. Y. U., Hsieh, C.-L., Castro-Cruz, D., Kathlia, A., Yang, L.-L., & Tsai, P.-W. (2019). Anti-inflammatory and anticancer properties of bioactive compounds from *Sesamum indicum* L.—A review. *Molecules*, 24(24), 4426.

- Yadav, L. N., Tripathi, M. K., Sikarwar, R. S., & Mishra, A. K. (2005). Heterosis in sesame. *Sesame and safflower Newsletters*, 20, 6-10.
- Yadav, M., Chaudhary, D., Sainger, M., & Jaiwal, P. K. (2010). Agrobacterium tumefaciens-mediated genetic transformation of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 103(3), 377-386.
- Yan, L. I., & Ying-zhong, Z. H. A. O. (2007). Dynamic analysis of leaf chlorophyll content during blossom and their correlation with yield traits in sesame. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 29(4), 443.
- Yan, W., & Wallace, D. H. (1998). Simulation and Prediction of Plant Phenology for Five Crops Based on Photoperiod×Temperature Interaction. *Annals of Botany*, 81(6), 705-716. <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0625>
- Yaseen, G., Ahmad, M., Zafar, M., Akram, A., Sultana, S., Ahmed, S. N., & Kilic, O. (2021). Sesame (*Sesamum indicum* L.). In *Green Sustainable Process for Chemical and Environmental Engineering and Science* (p. 253-269). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821886-0.00005-1>
- Yin, W., Ma, X., Li, S., Liu, H., & Shi, R. (2021). Comparison of key aroma-active compounds between roasted and cold-pressed sesame oils. *Food Research International*, 150, 110794.
- Yoshida, H., Horie, T., Katsura, K., & Shiraiwa, T. (2007). A model explaining genotypic and environmental variation in leaf area development of rice based on biomass growth and leaf N accumulation. *Field Crops Research*, 102(3), 228-238. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.04.006>
- Zahrán, H. A., Abd-Elsaber, A., & Tawfeuk, H. Z. (2020). Genetic diversity, chemical composition and oil characteristics of six sesame genotypes. *OCL*, 27, 39.
- Zainudin, A., & Fitriani, H. (2014). Analysis of genetic diversity on mutants *Jatropha curcas* using RAPD. *Energy Procedia*, 47, 1-6.
- Zavareh, M., Mashhadi, H., & Arab, A. (2008). A decimal code to describe the growth stages of sesame (*Sesamum orientale* L.). *International Journal of Plant Production*, 2(3), 193-206.
- Zebib, H., Bultosa, G., & Abera, S. (2015). Physico-chemical properties of sesame (*Sesamum indicum* L.) varieties grown in Northern Area, Ethiopia. *Agricultural Sciences*, 6(02), 238.
- Zewdie, K. (1996). Importance of yield limiting factors on sesame under irrigation at Werer, IAR. *Newsletter Agric. Res*, 11(2), 6.
- Zeweil, M. M., Sadek, K. M., Taha, N. M., El-Sayed, Y., & Menshaw, S. (2019). Graviola attenuates DMBA-induced breast cancer possibly through augmenting apoptosis and antioxidant pathway and downregulating estrogen receptors. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(15), 15209-15217.
- Zhang, H., Miao, H., & Ju, M. (2019). Potential for Adaptation to Climate Change Through Genomic Breeding in Sesame. In C. Kole (Éd.), *Genomic Designing of Climate-Smart Oilseed Crops* (p. 371-440). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-93536-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-93536-2_7)
- Zhang, H., Miao, H., Li, C., Wei, L., Duan, Y., Ma, Q., Kong, J., Xu, F., & Chang, S. (2016). Ultra-dense SNP genetic map construction and identification of SiDt gene controlling the determinate growth habit in *Sesamum indicum* L. *Scientific reports*, 6, 31556.
- Zhang, H., Miao, H., Wang, L., Qu, L., Liu, H., Wang, Q., & Yue, M. (2013). Genome sequencing of the important oilseed crop *Sesamum indicum* L. *Genome Biology*, 14(1), 401. <https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-1-401>
- Zhang, H., Miao, H., Wei, L., Li, C., Duan, Y., Xu, F., Qu, W., Zhao, R., Ju, M., & Chang, S. (2018). Identification of a SiCL1 gene controlling leaf curling and capsule indehiscence in sesame via cross-population association mapping and genomic variants screening. *BMC Plant Biology*, 18(1), 296. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1503-2>
- Zhang, H., Wei, L., Miao, H., Zhang, T., & Wang, C. (2012). Development and validation of genic-SSR markers in sesame by RNA-seq. *BMC Genomics*, 13(1), 316. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-316>
- Zhang, Y., Sun, J., Zhang, X., Wang, L., & Che, Z. (2011). Analysis on Genetic Diversity and Genetic Basis of the Main Sesame Cultivars Released in China. *Agricultural Sciences in China*, 10(4), 509-518. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(11\)60031-X](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(11)60031-X)
- Zhou, L., Lin, X., Abbasi, A. M., & Zheng, B. (2016). Phytochemical contents and antioxidant and antiproliferative activities of selected black and white sesame seeds. *BioMed research international*, 2016.
- Zhou, R., Liu, P., Li, D., Zhang, X., & Wei, X. (2018). Photoperiod response-related gene SiCOL1 contributes to flowering in sesame. *BMC plant biology*, 18(1), 1-16.
- Zimdahl RL. (2018). Fundamentals of weed science. *Academic Press Inc*. San Diego, CA, USA.
- Zraibi, L., Nabloussi, A., Kajeiou, M., Elamrani, A., Khalid, A., & Caid, H. S. (2011). Comparative germination and seedling growth response to drought and salt stresses in a set of safflower (*Carthamus tinctorius*) varieties. *Seed Technology*, 40-52.

---

# Annexes

---

**Annexe 1** : Variétés mutantes de sésame développées par mutagenèse entre 1980 et 2022 (IAEA, 2022).

<b>ID</b>	<b>Variété</b>	<b>Année</b>	<b>Pays</b>	<b>Traits améliorés</b>
1710	Kalika (BM 3-7)	1980	Inde	Semi-nanisme, croissance compacte, nombre de graines par capsule et rendement accru (15%).
1721	Ansanggae	1984	République de Corée	Résistance à l'égrenage, haut rendement et résistance aux maladies (brûlure des feuilles, pourriture de la tige et flétrissure fusarienne).
1714	UMA	1990	Inde	Maturité précoce et homogène, forte teneur en huile.
1713	USHA	1990	Inde	Rendement élevé, maturité uniforme et résistance aux maladies.
1719	Babil	1992	Irak	Maturité précoce, haute teneur en huile et un rendement élevé.
1705	Blanc du Caire 8	1992	Egypte	Couleur blanche des graines, nombre accru de capsules, absence de ramification et tolérance aux agents pathogènes du flétrissement.
1717	Eshtar	1992	Irak	Taille de capsule plus grande, réduction des ramifications et forte teneur en huile.
1718	Rafide	1992	Irak	Maturité précoce, haute teneur en huile et haut rendement.
1704	Sinaï Blanc 48	1992	Egypte	Couleur blanche des graines, nombre accru de capsules, 3-4 branches et résistance au flétrissement.
1722	Suwonkkae	1992	République de Corée	Teneur en protéines plus élevée, résistance à la verse, résistance aux maladies et rendement plus élevé.
1728	ANK-S2	1995	Sri Lanka	Résistance aux maladies, cycle court (78-80 jours), rendement potentiel élevé.
1723	Yangbaeckkae	1995	République de Corée	Haute qualité d'huile et haut rendement.
1724	Pungsankkae	1996	République de Corée	Croissance déterminée, résistance à l'éclatement des grains et potentiel de rendement élevé.
2291	Taka 1	1996	Egypte	Résistance au flétrissement.
2292	Taka 2	1996	Egypte	Résistance au flétrissement et à la pourriture des racines.
2293	Taka 3	1996	Egypte	Rendement en graine élevé et résistance aux maladies (insectes).
1725	Seodunkkae	1997	République de Corée	Résistance aux maladies et un rendement en graine élevé.
1726	Suon 155	1998	République de Corée	Qualité d'huile améliorée et un rendement en graine élevé.
2805	Yuzhi 11	1999	Chine	Rendement en graine élevé.

<b>2806</b>	Zhengzhi 97C01	2002	Chine	Rendement en graine élevé.
<b>2908</b>	Zhongzhi11	2003	Chine	Haut rendement, bonne qualité, vigueur, résistance à la brûlure de la tige et à la fusariose, résistance à la verse.
<b>3160</b>	Binatil-1	2004	Bengladesh	Tolérance à la pourriture de la tige ( <i>Macrophomina phaseolina</i> L.), haut rendement en graines et une teneur en huile élevée.
<b>4487</b>	Binatil-3	2004	Bengladesh	Rendement élevé et une architecture végétale ramifiée.
<b>2807</b>	Zhengzhi 98N09	2004	Chine	Qualité nutritionnelle et anti-nutriments.
<b>2926</b>	Zhongzhi 13	2005	Chine	Rendement en graine élevé et qualité nutritionnelle améliorée.
<b>4486</b>	Binatil-2	2011	Bengladesh	Rendement élevé (1,4 t/ha), architecture de plantes ramifiées et tolérance aux conditions temporaires d'engorgement d'eau.
<b>3431</b>	Birkan	2011	Turquie	Taille de graine plus grande que celle des parents et de celles enregistrées dans l'ensemble. Croissance vigoureuse, hauteur de plante plus haute et vert foncé Tolérance au flétrissement au sens large et rendement plus élevé.
<b>4488</b>	Binatil-4	2016	Bengladesh	Rendement élevé (1,4 t/ha), une tige, des feuilles et des capsules moins poilues et une tolérance à l'état temporaire d'engorgement.
<b>4491</b>	NIAB-Sésame-2016	2016	Pakistan	Mutant avec des graines cristallines de haute qualité avec une teneur en huile de 60,2%, modérément résistant à la brûlure bactérienne, à la phyllodie et aux maladies de la pourriture charbonneuse.
<b>4489</b>	NIAB-Perle	2017	Pakistan	Par rapport aux variétés conventionnelles, la variété mutante a un nombre plus élevé de branches et de capsules fructifères, 10% de plus de la teneur en huile, tige épaisse et résistante à la verse.

Source : IAEA (2022). Mutant Varieties Database. <https://www.iaea.org/resources/databases/mutant-varieties-database>.