



ANNÉE UNIVERSITAIRE

2025 - 2026

N° D'ORDRE : 169

THÈSE DE DOCTORAT

FORMATION DOCTORALE

AGRICULTURE ET ENVIRONNEMENT TROPICAL

Mention : Agriculture et Foresterie Tropicale

Spécialité : Génétique et Amélioration des Plantes

THÈME :

Effet du déficit hydrique du sol sur les paramètres agromorphologiques et recherche des loci de caractères quantitatifs (QTLs) associés chez les cacaoyers (*Theobroma cacao* L.) résilients en Côte d'Ivoire

JURY

Président : M. AKAFFOU Doffou Sélastique, Professeur Titulaire Université JEAN LOROUGNON GUEDE (UJLoG)

Directeur : M. BAKAYOKO Sidiky, Professeur Titulaire, Université JEAN LOROUGNON GUEDE (UJLoG)

Co-Directeur : M. TAHI Gnion Mathias, Directeur de Recherches, Centre National de Recherche Agronomique (CNRA)

Rapporteur : Mme. KOUONON-BLEYERE Léonie-Clémence, Maître de Conférences, Université NANGUI ABROGUA (UNA)

Examineur : M. ARGOUT Xavier, Directeur de Recherches, Centre de COOPERATION INTERNATIONALE EN RECHERCHE AGRONOMIQUE POUR LE DEVELOPPEMENT (CIRAD)

Examineur : M. KONATE Zoumana, Maître de Conférences, Université JEAN LOROUGNON GUEDE (UJLoG)

Prénoms : Okayo Sandrine

NOM : MINAKOU

Soutenue le 24/01/2026

TABLE DES MATIÈRES

DÉDICACE	VII
AVANT PROPOS	VIII
REMERCIEMENTS.....	IX
LISTE DES SIGLES ET ACRONYMES.....	XII
LISTE DES TABLEAUX.....	XIII
LISTE DES FIGURES	XV
INTRODUCTION	1
PREMIÈRE PARTIE : GÉNÉRALITÉS	6
1.1. CACAOYER.....	7
1.1.1. Historique et domestication	7
1.1.2. Description botanique	8
1.1.3. Systématique	10
1.1.4. Classification des variétés cultivées.....	10
1.1.5. Diversité génétique	12
1.1.6. Paramètres de diversité génétique.....	13
1.1.6.1. Taux de polymorphisme	13
1.1.6.2. Nombre moyen d'allèles par locus	13
1.1.6.3. Taux d'hétérozygotie observé (Ho) et attendue (He)	13
1.1.6.4. Nombre d'allèles efficace	14
1.1.6.5. Diversité génétique totale	14
1.1.6.6. Indice de différenciation génétique.....	14
1.1.6.7. Analyse de la variance moléculaire	15
1.1.7. Production mondiale de cacao	16
1.1.8. Contraintes biotiques	17
1.1.8.1. Balai de sorcière.....	17
1.1.8.2. Moniliose	17
1.1.8.3. Espèces de <i>Phytophthora</i>	18

1.1.8.4. Virus du Swollen Shoot	18
1.1.9. Contraintes abiotiques.....	19
1.1.9.1. Contraintes climatiques.....	19
1.1.9.2. Contraintes édaphiques	19
1.1.10. Amélioration génétique.....	20
1.1.10.1. Amélioration génétique dans le monde.....	20
1.1.10.2. Amélioration génétique Côte d'Ivoire	21
1.1.10.3. Hybridation du cacaoyer	22
1.2. SÉCHERESSE ET DÉFICIT HYDRIQUE DU SOL	23
1.2.1. Sécheresse	23
1.2.1.1. Définition	23
1.2.1.2. Types de sécheresse	23
1.2.2. Déficit hydrique du sol.....	24
1.2.2.1. Définition	24
1.2.2.2. Impact du déficit hydrique du sol sur la partie aérienne du cacaoyer.....	25
1.2.2.3. Impact du déficit hydrique du sol sur la partie racinaire	25
1.2.2.4. Impact du déficit hydrique sur la production du cacaoyer.....	26
1.2.2.5. Mécanismes d'adaptation au déficit hydrique	26
1.3. PROPRIÉTÉS ÉDAPHIQUES	27
1.3.1. Propriétés morphologiques	27
1.3.1.1. Texture	28
1.3.1.2. Structure.....	28
1.3.2. Propriétés chimiques	29
1.3.3. Propriétés hydrodynamiques.....	30
1.3.3.1. Perméabilité	31
1.3.3.2. Porosité	31
1.3.3.3. Densité apparente.....	32
1.3.3.4. Humidité pondérale.....	32
1.3.3.5. Réserve utile en eau	32
1.3.3.6. Éléments grossiers	32
1.4. LOCI DE CARACTÈRES QUANTITATIFS ET MÉTHODES D'IDENTIFICATION	33

1.4.1. Loci de caractères quantitatifs	33
1.4.1.1. Définition	33
1.4.1.2. Outils d'identification des QTLs	33
1.4.1.3. Marqueurs moléculaires	33
1.4.1.4. Génotypage par séquençage.....	34
1.4.1.5. Polymorphisme mono nucléotidique	35
1.4.2. Méthodes d'identifications des QTLs.....	36
1.4.2.1. Cartographie biparentale	36
1.4.2.2. Cartographie d'association pangénomique	37
1.4.2.3. Méthodes d'analyses statistiques	38
1.4.2.4. Visualisation des QTLs.....	39
1.4.3. Cartographie des QTLs chez le cacaoyer.....	39
1.4.3.1. Auto-Incompatibilité.....	39
1.4.3.2. Résistance aux maladies	40
1.4.3.3. Qualité des fèves	40
1.4.3.4. Tolérance à la sécheresse	40
DEUXIÈME PARTIE : MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	39
2.1. PRESENTATION DES ZONES D'ÉTUDE	42
2.1.1. Situation géographique de la zone d'Abengourou.....	42
2.1.2. Situation géographique de la zone de Bouaflé.....	42
2.1.3. Situation géographique de la zone de Divo	42
2.1.4. Climat de la zone d'Abengourou	44
2.1.5. Climat de la zone de Bouaflé	44
2.1.6. Climat de la zone de Divo.....	45
2.2. MATÉRIEL	46
2.2.1. Matériel édaphique.....	46
2.2.2 Matériel végétal	46
2.2.3. Matériel technique	48
2.3. MÉTHODES.....	50
2.3.1. Mesure des paramètres morfo-pédologiques et hydrodynamiques du sol	50

2.3.1.2. Paramètres chimiques du sol.....	51
2.3.1.3. Paramètres hydrodynamiques du sol	53
2.3.1.4. Analyses statistiques	55
2.3.2. Mesure de la légitimité des familles d’hybrides étudiées	55
2.3.2.1. Collecte des échantillons de feuilles	55
2.3.2.2. Génotypage des échantillons.....	56
2.3.2.3. Mesures des paramètres de diversité génétique	56
2.3.2.4. Analyse en coordonnées principales	56
2.3.2.5. Analyse phylogénétique des populations.....	57
2.3.2.6. Analyse de la fréquence allélique.	57
2.3.3. Mesure des paramètres agro-morphologiques des cacaoyers installés dans les zones d’études	57
2.3.3.1. Dispositif expérimental	57
2.3.3.2. Collecte des données.....	59
2.3.3.3. Détermination des paramètres morphologiques.....	59
2.3.3.4. Détermination des paramètres phénologiques	60
2.3.3.5. Détermination des paramètres de production	61
2.3.3.6. Analyses statistiques	62
2.3.4. Mesures des loci de caractères quantitatifs de résistance au déficit hydrique	63
2.3.4.1. Evaluation des cacaoyers vis-à-vis du déficit hydrique induit en serre	63
2.3.4.2. Détermination des caractères phénotypiques.....	63
2.3.4.3. Analyses statistiques des données phénotypiques	66
2.3.4.4. Détermination des caractères génotypiques.....	66
2.3.4.5. Analyse des données de séquençage.....	68
2.3.4.6. Structure de la population	70
2.3.4.7. Cartographie des associations	70
TROISIÈME PARTIE : RÉSULTATS ET DISCUSSION	72
3.1. DÉTERMINATION DES CARACTÉRISTIQUES MORPHO-PÉDOLOGIQUES ET HYDRODYNAMIQUES DES SOLS	75
3.1.1. Caractéristiques morphologiques des sols	75
3.1.1.1. Sols de la zone de Divo.....	75
3.1.1.2. Sols de la zone d’Abengourou	77

3.1.1.3. Sols de la zone de Bouaflé	79
3.1.2. Caractéristiques chimiques des sols.....	82
3.1.3. Caractéristiques hydrodynamiques des sols.....	83
3.1.3.1. Perméabilité du sol.....	83
3.1.3.2. Densité apparente, humidité pondérale et réserve utile en eau des sols	83
3.1.3.3. Relation entre les propriétés hydrodynamiques du sol	84
3.1.4. Discussion	85
Conclusion partielle	88
3.2. VÉRIFICATION DE LA LÉGITIMITÉ PARENTS ET DESCENDANTS DES FAMILLES DE CACAOYERS ÉTUDIÉES	89
3.2.1. Polymorphisme des marqueurs	89
3.1.2.2. Diversité génétique chez les clones parents et dans la descendance des familles d'hybrides étudiées	89
3.2.3. Différenciation génétique entre les clones parents et les familles d'hybrides étudiées	90
3.2.4. Structuration génétique des clones parents et des familles d'hybrides.....	92
3.2.4.1. Analyses en coordonnées principales (PCoA).....	92
3.2.4.2. Relations phylogénétiques	93
3.2.4.3. Structure génétique suivant les fréquences alléliques des clones parents et des familles d'hybrides.....	96
3.2.5. Discussion	98
Conclusion partielle	101
3.3. EFFET DU DÉFICIT HYDRIQUE DU SOL SUR LES CARACTÈRES AGRO-MORPHOLOGIQUES DES CACAOYERS.....	102
3.3.1. Analyse de la variance des caractères morfo-physiologiques.....	102
3.3.1.1. Effet de la zone d'étude sur les caractères morphologiques des cacaoyers	102
3.3.1.2. Classement par zone de production des familles d'hybrides pour les paramètres de vigueur des cacaoyers	103
3.3.1.2. Classement par zone de production des familles d'hybrides pour les paramètres végétatifs et de sensibilité à la sécheresse.....	106
3.3.2. Analyse de la variance des caractères phénologiques des cacaoyers	108

3.3.2.1. Effet de la zone d'étude sur les caractères phénologiques des cacaoyers.....	108
3.3.2.2. Classement des 15 familles d'hybrides pour les paramètres floraison	109
3.3.2.3. Classement des 15 familles d'hybrides pour les caractères de fructification ...	111
3.3.3. Analyse de la variance des caractères de production des cacaoyers.....	113
3.3.3.1 Effet de la zone d'étude sur les caractères de production des cacaoyers.....	113
3.3.3.2. Classement des familles d'hybrides pour les caractères de production des cacaoyers.....	114
3.3.4. Structuration des familles d'hybrides étudiées	118
3.3.4.1. Structuration des familles d'hybrides dans la zone d'Abengourou	118
3.3.4.2. Structuration des familles d'hybrides dans la zone de Bouaflé	120
3.3.4.3. Structuration des familles d'hybrides dans la zone de Divo.....	122
3.3.5. Relation entre les paramètres de développement végétatifs et les composantes du rendement des cacaoyers.....	124
3.3.6. Discussion.....	126
Conclusion partielle	128
3.4. IDENTIFICATION DES LOCI DE CARACTERES QUANTITATIFS DE RESISTANCE AU DEFICIT HYDRIQUE	129
3.4.1. Analyse des caractères quantitatifs	129
3.4.2. Données GBS et alignement sur le génome de <i>Theobroma cacao</i>	131
3.4.3. Structure de la population	132
3.4.4. Cartographie d'association.....	132
3.4.5. Discussion.....	137
Conclusion partielle	139
CONCLUSION, RECOMMANDATION ET PERSPECTIVES.....	140
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	145
ANNEXES.....	166

DÉDICACE

À

Ma mère OUATTARA Midayama

Mon père MINAKOU Taliman Hubert

AVANT PROPOS

La présente thèse a été réalisée dans le cadre de l'obtention du Doctorat (Thèse unique) en Génétique et Amélioration des Plantes de l'Université Jean Lorougnon Guédé (UJLoG). L'étude s'inscrit dans le projet « Amélioration de la productivité du cacao en Côte d'Ivoire », exécuté par le Centre National de Recherche Agronomique (CNRA), et financé par le Fond Interprofessionnel pour la Recherche et le Conseil Agricoles (FIRCA).

Les travaux de terrain ont été effectués dans les parcelles de cacao de la station de recherche du CNRA à Divo et dans deux parcelles paysannes installées dans les zones de production de cacao à Bouaflé et Abengourou en Côte d'Ivoire.

La première partie des travaux expérimentaux de laboratoire a été effectuée au CNRA dans les Laboratoire Central de Biotechnologie à Abidjan (LCB) et le laboratoire sol-eau-plante à Bouaké. La seconde partie a été réalisée au Laboratoire de l'Unité Mixte de Recherche d'Amélioration Génétique et d'Adaptation des Plantes Méditerranéennes et Tropicales (UMR-AGAP) à Montpellier (France).

Les activités réalisées au cours de cette thèse ont porté sur :

- La caractérisation morpho-pédologique et hydrodynamique du sol des zones d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo ;
- La vérification de la légitimité des parents et des descendants des familles d'hybrides de cacaoyers étudiées ;
- L'évaluation de l'effet du déficit hydrique sur les composantes du rendement des cacaoyers installés dans les zones de production d'Abengourou de Bouaflé et de Divo ;
- L'identification des loci des caractères quantitatifs (QTLs) associés à la résistance au déficit hydrique chez les cacaoyers résilients.

REMERCIEMENTS

La présente thèse a été réalisée grâce au soutien de plusieurs institutions ainsi que de nombreuses personnes que j'ai eu l'occasion de côtoyer au cours de ce travail. Qu'elles trouvent ici l'expression de mes sincères remerciements. Dans un souci de clarté, mes remerciements ont été présentés en fonction des différents groupes socio-professionnels auxquels elles appartiennent.

La présidente et aux autorités académiques de l'Université Jean Lorougnon Guédé

Je tiens tout d'abord à exprimer ma profonde gratitude au Professeur ADOHI KROU Viviane, Présidente de l'Université Jean LOROUGNON GUEDE, pour avoir autorisé mon inscription au sein de l'institution qu'elle dirige.

J'adresse mes sincères remerciements au Professeur SORO Dognimeton, Vice-Président chargé de la Pédagogie, de la Vie universitaire, de la Recherche et de l'Innovation technologique, pour son engagement dans l'encadrement des étudiants. J'exprime également ma gratitude au Professeur KONE Issiaka, Vice-président chargé de la Planification, de la Programmation et des Relations Extérieures. Je témoigne ma reconnaissance au Professeur TIDOU Abiba épouse Koné, Ex-présidente de cette université, pour son soutien ayant permis l'obtention d'une bourse du Service de Coopération et d'Action Culturelle (SCAC) pour réaliser mes travaux de thèse à Montpellier.

Je tiens à remercier les directeurs et responsables d'unités : le Docteur KOUASSI Kouassi Clément, Directeur de l'UFR Agroforesterie, le Docteur AYOLIÉ Koutoua, Responsable du Laboratoire d'Amélioration de la Production Agricole, ainsi que le Docteur DOLOUC Tonessia Charlotte, ancienne Directrice de l'UFR Agroforesterie, pour leur accompagnement et leur soutien précieux.

Enfin, je suis reconnaissant aux enseignants-chercheurs : Docteurs GORE-BI Nestor, KONAN Olivier, SOUMAHIN Éric, ADJI Beda Innocent, KONAN Firmin et ABE Allepo Innocent, pour leurs conseils avisés et leur soutien tout au long de mon parcours académique

Le Directeur Général et les responsables du CNRA

Mes remerciements vont à l'endroit de :

- Professeur SANGARE Abdourahamane, Directeur Général du CNRA pour m'avoir accueillie au sein de sa prestigieuse structure de recherche,
- Docteur N'GUESSAN François, Directeur Régional du CNRA de Gagnoa, pour tous les encouragements reçus,

- Docteur COULIBALY Klotioman, Directeur de la station du CNRA de Divo, qui a facilité mes travaux,
- Docteur N'GUESSAN Wallet Pierre, chef du programme cacao, pour les orientations reçues,
- Docteur GUIRAUD Sahin Honorine Brigitte, généticienne au programme cacao, à qui j'adresse ma plus sincère gratitude pour son encadrement exceptionnel,
- Aux Docteur(e)s, TREBISSOU Ignago Caudou, GOGBÉ Françoise, ASSI Evelyne, GNAPI Diane, KOUAMÉ N'Dri Norbert, YAO Guy Fernand, OUATTARA Yaya, OUATTARA Mahama, Chercheur (e)s au CNRA, pour leurs encouragements durant la réalisation de cette thèse,
- Monsieur AIDARA Sékou, « Papa » de tous les stagiaires de la station de recherche de Divo, je voudrais dire infiniment merci pour son rôle d'encadrant.

Aux responsables de UMR-AGAP

- Docteur CROS David, Responsable de l'Equipe, qui a facilité mon insertion au sein de son unité de recherche,
- Docteur CILAS Christian, chercheur au CIRAD, pour son implication lors de mes analyses statistiques,
- Madame VIGNES Hélène et Monsieur FOUET Olivier, Ingénieurs biologistes, pour leur collaboration lors des manipulations au sein du laboratoire du collectif Cacao du CIRAD.

Mon Directeur de thèse

J'adresse mes remerciements au Professeur BAKAYOKO Sidiky, Directeur de cette thèse pour ses conseils, sa disponibilité et ses encouragements.

Mon Co-Directeur de thèse

Je tiens à remercier sincèrement le Docteur TAHI Gnion Mathias, Directeur de Recherche au Centre National de Recherche Agronomique (CNRA) et Directeur en Charge de la Recherche et de la Lutte contre le Changement Climatique (DRLCC) au Conseil du Café-Cacao, qui a accepté de codiriger cette thèse. Sa rigueur scientifique, tant lors de la collecte des données sur le terrain qu'au niveau des idées qu'il a apportées pour orienter mes travaux, m'ont été d'une grande utilité.

Les membres du jury

Je remercie le :

- Professeur AKAFFOU Doffou Sélastique, (UJLoG, Daloa), Président du jury de cette Thèse pour la confiance, les remarques pertinentes et corrections apportées à ce document,
- Docteur KOUONON-BLEYERE Léonie-Clémence (UNA, Abidjan), pour ses remarques pertinentes, la réorientation des analyses et sa contribution à la mise en œuvre de ce manuscrit en tant que rapporteur,
- Docteur ARGOUT Xavier (CIRAD, Montpellier), examinateur de cette thèse, pour la qualité de ses corrections, sa relecture minutieuse et l'aide précieuse apportée à l'interprétation des résultats,
- Docteur KONATE Zoumanan (UJLoG, Daloa), pour les remarques pertinentes et les contributions significatives à la mise en œuvre de ce manuscrit en tant qu'examineur.

Les ami(e)s

Je réitère mes remerciements à GOURE Bi Firmin, KOFFI Stanislas, ASSI Pépin, ACHI Yves Mathurin, Mme YAO Edith et ABOUDOU Diallo avec qui j'ai partagé mes réflexions au sein du collectif cacao du CNRA de Divo.

Les familles

J'adresse mes sincères remerciements à :

- Mon conjoint, Docteur BROU Kouamé Pacôme, pour les sacrifices consentis lors de l'élaboration de ma thèse,
- Mon frère MINAKOU Pegnahan Devinci, ainsi qu'à ma sœur MINAKOU Migadié Béatrice,
- Mes enfants BROU Mihoué Fondy, BROU Wonion Assena et BROU Marynne, pour leur enthousiasme, leur amour et leur affection,
- Aux familles SOKA, KOFFI, OUATTARA, KONATE, SORO et DIOMANDE d'avoir été là pour moi, surtout dans mes moments de doute,
- Madame N'TAPKE Kablan Juliette : « Tu m'as montré qu'on peut aimer sans condition ». Merci maman pour tout !

Enfin, que tous ceux qui ont contribué à la réalisation de ce travail que j'ai omis trouvent ici l'expression de ma sincère gratitude et reconnaissance.

LISTE DES SIGLES ET ACRONYMES

ACP	: Analyse en Composantes Principales
AGAP	: Amélioration Génétique des Plantes Pérennes
BGLR	: Régression Linéaire Généralisée Bayésienne
CAOBISCO	: Association des industries du chocolat, de la biscuiterie et de la confiserie d'Europe
CIRAD	: Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
CNRA	: Centre National de Recherche Agronomique
CSSV	: Virus du Cocoa Swollen Shoot
CTAB	: Bromure de Cetyltriméthylammonium
ECA	: Association Européenne du Cacao
EDTA	: Acide éthylène -Diamine- tétra -Acétique
FCC	: Fédération du Commerce du Cacao
GAPIT	: Outil Intégré pour l'Association Génomique et la Prédiction Génétique.
GBS	: Génotypage par séquençage
GWAS	: Etude d'association Pangénomique
ICCO	: Organisation Internationale du cacao
MATAB	: Bromure d'ammonium triméthyle alkylique mixte
PCR	: Réaction de polymérase en chaîne
QTLs	: Loci des Caractères Quantitatifs
RAPD	: ADN Polymorphe Amplifié au Hasard
RFLP	: Polymorphisme de Longueur des Fragments de Restriction
RGPH	: Rassemblement général de la population et de l'habitat
SNP	: Polymorphisme Mononucléotidique
SSR	: Répétitions Simples en Tandem.
UMR	: Unité Mixte de Recherche

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I : Valeurs normatives des macro et micronutriments du sol sous cacaoyères	30
Tableau II : Liste du matériel végétal étudié	47
Tableau III : Liste et usage du matériel technique	48
Tableau IV : Caractéristiques chimiques des sols des zones d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo.....	82
Tableau V : Perméabilité du sol des zones d'études.....	83
Tableau VI : Matrice de corrélation des paramètres hydrodynamiques du sol dans les zones d'étude.....	85
Tableau VII : Pourcentage de polymorphisme au sein de chaque population.....	89
Tableau VIII : Valeurs des paramètres de diversité génétique évalués au sein des familles d'hybrides et des clones	90
Tableau IX : Analyse de la variance moléculaire et mesures de la diversité génétique entre les familles d'hybrides et les clones parents	91
Tableau X : Matrice des coefficients de différenciation génétique calculés ente les familles d'hybrides	91
Tableau XI : Matrice des distances génétiques calculées entre les familles d'hybrides.....	92
Tableau XII : Analyse de variance des critères zones et familles pour l'ensemble des caractères morphologiques des cacaoyers	102
Tableau XIII : Comparaisons des moyennes des caractères morphologiques selon les zones d'étude.....	103
Tableau XIV : Comparaison des 15 familles d'hybrides pour la hauteur, la circonférence et la densité de frondaison en fonction des zones d'études	105
Tableau XV : Comparaison des 15 familles d'hybrides pour la surface foliaire, l'intensité de flush et la sensibilité à la sécheresse des cacaoyers en fonction des zones d'étude	107
Tableau XVI : Analyse de variance des critères zones et familles pour l'ensemble des caractères phénologiques des cacaoyers	108
Tableau XVII : Comparaison des zones d'études pour les caractéristiques phénologiques ..	108
Tableau XVIII : Comparaison des 15 familles d'hybrides pour l'intensité de floraison, le nombre de boutons floraux et de fleurs épanouies en fonction des zones d'étude	110
Tableau XIX : Comparaison des 15 familles d'hybrides pour le nombre de cherelles, le nombre de cherelles wiltées et le taux de cherelles wiltées en fonction des zones d'étude.....	112

Tableau XX : Analyse de variance des critères zones et familles pour l'ensemble des caractères de production des cacaoyers	113
Tableau XXI : Comparaison des zones d'études pour les paramètres de production.....	113
Tableau XXII : Comparaison des 15 familles pour le nombre de fèves normales, de fèves plates et le poids d'une fève de cacao marchand en fonction des zones d'études	115
Tableau XXIII : Comparaison des 15 familles pour la production des cabosses, le poids de fèves fraîches et le rendement en fonction des zones d'études	117
Tableau XXIV: Analyse de variance des caractères phénotypiques étudiés	130
Tableau XXV : Marqueurs SNP significatifs associés à la hauteur (HT), au diamètre du collet (DC), au nombre de feuilles, à la surface foliaire totale (SFT), à la biomasse sèche racinaire (BSR) et à la transpiration (TR) des cacaoyers identifiés par les modèles BLINK et GAPIT	134

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Architecture générale d'un cacaoyer en développement et en fructification.....	9
Figure 2 : Parties d'une fleur de cacaoyer	9
Figure 3 : Localisation géographique des 15 groupes génétiques du cacaoyer basée sur leurs origines géographiques	11
Figure 4 : Différents types de structure du sol : Structure particulaire (a), massive (b) et fragmentaire (c) du sol	29
Figure 5: Procédure de détection des marqueurs SNP par une approche GBS	35
Figure 6 : Cartographie des zones d'études	43
Figure 7. Diagramme ombrothermique de la zone d'Abengourou.....	44
Figure 8. Diagramme ombrothermique de la zone de Bouaflé.....	45
Figure 9. Diagramme ombrothermique de la zone de Divo	45
Figure 10 : Quelques matériels de laboratoire : (a) = Pipettes électroniques, (b) = Thermocycleur, (c) = Agilent tape station	49
Figure 11. Quelques matériels de terrain : (a) = GPS, (b) = Sécauteur, (c) = Claie de séchage.....	49
Figure 12 : Dispositif expérimental des cacaoyers installés dans les zones d'études	58
Figure 13 : Illustration d'une banque de géotypage par séquençage	68
Figure 14 : Illustration du pourcentage de guanine et de cytosine de chaque séquence d'ADN étudié	69
Figure 15: Profils pédologiques des sols de la zone de Divo : haut versant (a), bas versant (b)	77
Figure 16: Profils pédologiques des sols d'Abengourou : haut versant (a), bas versant (b)...	79
Figure 17: Profils pédologiques des sols de Bouaflé : haut versant (a), bas versant (b).....	81
Figure 18 : Variation des propriétés hydrodynamique du sol en fonction des profondeurs du sol des zones d'étude (Divo, Abengourou et Bouaflé).	84
Figure 19 : Projection des familles d'hybrides et clones parents de <i>Theobroma cacao</i> dans les deux premières dimensions de l'analyse en coordonnées principales	93
Figure 20 : Graphique illustrant les valeurs de delta K et de K, permettant de déterminer que le nombre optimal de clusters est égal à 2	94
Figure 21 : Dendrogramme de la structuration des familles d'hybrides et clones parents de <i>Theobroma cacao</i> à l'aide de 84 marqueur SNPs	95

Figure 22 : Fréquence allélique des familles d'hybrides et clones parents de cacaoyers par la méthode de bayésienne en utilisant 84 loci SNP	97
Figure 23 : Structuration des 15 familles d'hybrides par l'analyse en composante principale (A) et la classification ascendante hiérarchique (B) dans la zone d'Abengourou	119
Figure 24 : Structuration des 15 familles d'hybrides par l'analyse en composante principale (A) et la classification ascendante hiérarchique (B) dans la zone de Bouaflé	121
Figure 25 : Structuration des 15 familles d'hybrides par l'analyse en composantes principales (A) et la classification ascendante hiérarchique (B) dans la zone de Divo.....	123
Figure 26 : Matrice de corrélation entre les variables de développement végétatifs et des composantes du rendement	125
Figure 27: Matrice de corrélation entre les caractères phénotypique étudiés dans la population de type Amelonado	130
Figure 28 : Graphique de la densité des SNPs sur les 10 chromosomes du cacaoyer dans une fenêtre de taille 1 Mb	131
Figure 29 : Analyse en composant principal ACP 3D (A) et ACP 2D (B) de 238 individus basés sur 1977 marqueurs SNP	132
Figure 30 : Graphiques Manhattan multiples (A) et QQ plot (B) illustrant le niveau de signification des SNP associés à la hauteur des plantes à l'aide des modèles GLM, MLM, CMLM, FarmCPU et BLINK dans GAPIT3, dans un panel d'association composé de 142 génotypes.....	135
Figure 31 : Graphique de Manhattan indiquant 5 marqueurs SNP associés à la hauteur des cacaoyers (A), la fréquence génotypique des 5 marqueurs associés à la hauteur ayant un Pi supérieur à 0.10 (B).....	136

INTRODUCTION

Le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.), est un arbre fruitier originaire des forêts tropicales humides du nord de l'Amérique du Sud. Il appartient à la famille des Malvaceae (Bayer & Kubitzki, 2003). C'est une plante diploïde ($2n = 2X = 20$) avec un petit génome de 430 Mb (Eckardt, 2000).

Le genre *Theobroma* compte 22 espèces mais seules deux d'entre elles sont cultivées. Il s'agit de *Theobroma cacao*, largement cultivée à travers le monde et *Theobroma grandiflorum*, cultivée en petite quantité au Brésil. Les fèves de *Theobroma cacao* sont utilisées pour la fabrication du chocolat, de produits pharmaceutiques, cosmétiques et alimentaires. Quant à *Theobroma grandiflorum*, il est cultivé pour sa pulpe, utilisée dans la fabrication de boissons ou de sorbets (Colonges, 2021).

La production mondiale de fèves de *Theobroma cacao* selon le bulletin trimestriel des statistiques cacaoyères en 2023-2024 (ICCO, 2025) est estimée à environ 4,489 millions de tonnes. L'Afrique de l'Ouest est la première zone de production de cacao au monde avec 65% de la production mondiale, loin devant l'Amérique latine (15 %) et l'Asie (15 %) (BCEAO, 2014 ; FAO, 2021). La Côte d'Ivoire est le premier producteur mondial de cacao depuis 1977, avec une production de 2 241 000 tonnes en 2023, et contribue à 40 % de l'offre mondiale (ICCO, 2023).

Malgré ses performances remarquables, la cacaoculture ivoirienne demeure confrontée à des contraintes de production persistantes. En effet, dès 1999, les travaux de Cilas *et al* montrent que les maladies, la forte pression parasitaire, en particulier celles liées aux mirides, à la pourriture brune des cabosses et au virus du Swollen Shoot (CSSV), compromettent sérieusement la productivité du cacaoyer. Dix ans plus tard, Assiri *et al.* (2009) mettent en évidence que le vieillissement des vergers constitue également un facteur déterminant de cette faible productivité. Par ailleurs, Assiri *et al.* (2012) soulignent que l'utilisation de matériel végétal non amélioré, associée à des itinéraires techniques inadaptés, contribue à aggraver cette situation. Ainsi, malgré la diversité des recherches menées depuis plus de deux décennies, ces contraintes demeurent d'actualité et continuent de limiter la durabilité et la compétitivité de la cacaoculture ivoirienne.

Aujourd'hui, les variations pédoclimatiques influencent la croissance et la productivité des cacaoyers (M'bo, 2015 ; Santoso, 2017 ; Tahiri *et al.*, 2019 ; Kouamé *et al.*, 2025) et ont un impact sur les maladies et les ravageurs (Cilas & Bastide, 2020). Ainsi, les perturbations climatiques, matérialisées par de faibles précipitations, rendent certaines zones de plus en plus défavorables à la culture du cacao (Kassin *et al.*, 2009 ; Läderach *et al.*, 2013). Les faibles précipitations influencent également la disponibilité en eau et la dynamique des éléments

minéraux essentiels du sol (Kotaix *et al.*, 2024). Elles ont également un impact sur les propriétés morphologiques et chimiques du sol (Snoeck *et al.*, 2016 ; Adjei *et al.*, 2022).

Les impacts du déficit hydrique sur les cacaoyers se traduisent par des échecs dans l'établissement des cacaoyères, une faible productivité des vergers, le dessèchement des fèves et conduisent parfois à la mortalité des cacaoyers (Adet *et al.*, 2024).

Bien que le cacaoyer soit sensible au déficit hydrique, certains géotypes sont plus tolérants aux épisodes de stress hydrique (Ofori *et al.*, 2015). Il est possible d'exploiter cette variabilité pour sélectionner des variétés plus tolérantes aux épisodes de sécheresse plus fréquents et/ou intenses qui devraient se produire dans de nombreuses régions productrices de cacao (Lahive *et al.*, 2019).

Cependant, la tolérance au déficit hydrique est un caractère complexe par lequel les plantes ont développé plusieurs stratégies d'adaptation telles que l'évasion, l'évitement, la tolérance et la récupération (Lv *et al.*, 2022). La plupart des travaux consacrés au cacaoyer à ce jour ont porté sur l'évasion et l'évitement de la sécheresse (Sala, 2021). La plante profite de la flexibilité de son développement pour adapter sa phénologie à la période de disponibilité de l'humidité du sol (évasion à la sécheresse), ou augmente sa capacité d'absorption d'eau et réduit sa perte d'eau (évitement de la sécheresse). La tolérance à la sécheresse est probablement conditionnée par de nombreux gènes, influencés en grande partie par l'environnement et les caractères impliqués dans la tolérance à la sécheresse sont donc de nature assez complexes (Collins *et al.*, 2008). Selon Santos *et al.* (2014), les caractères phénotypiques, tels que la hauteur, le diamètre au collet, le nombre de feuilles, la biomasse racinaire, la transpiration et le contenu relatif en eau pourraient être considérés comme des caractéristiques d'adaptation du cacaoyer à la sécheresse. De plus, les caractères liés à la transpiration, tels que la surface foliaire, la teneur en chlorophylle a et la teneur en chlorophylle b, ont également été utilisés dans plusieurs études comme des caractères phénotypiques d'adaptation des plantes à la sécheresse (Wang *et al.*, 2018 ; Koech *et al.*, 2018 ; Ammitzboll *et al.*, 2019 ; Kouamé, 2025).

Chez le cacaoyer, les approches de la génétique classique pour sélectionner des géotypes tolérants à la sécheresse nécessitent plusieurs années consécutives de pleine production (Carvalho *et al.*, 2025). Ce processus est long, car il nécessite des données sur plusieurs saisons et des conditions climatiques variées pour garantir que les géotypes sélectionnés résistent bien aux épisodes de sécheresse (Carvalho *et al.*, 2025). D'autre part, pour sélectionner des géotypes de cacaoyers tolérants au déficit hydrique, les approches de génétique quantitative, couplées aux outils de la génomique peuvent fournir des informations et des outils essentiels pour optimiser le cycle de sélection traditionnel (Tardieu *et al.*, 2022). Ainsi, l'utilisation de

marqueurs génétiques associés à la tolérance à la sécheresse pourrait réduire considérablement le temps nécessaire pour identifier des génotypes prometteurs (Torche *et al.*, 2019).

En se basant sur la littérature existante, les relations entre le déficit hydrique du sol et certaines composantes du rendement des cacaoyers, tels que la phénologie et la production en Côte d'Ivoire, sont encore peu connues.

Dans cette perspective, « World Cocoa Foundation (WCF) » et « European Cocoa Association - Cocoa Association of the European Community - Fédération du Commerce du Cacao (ECA-CABISCO-FCC) », en collaboration avec le CNRA, ont initié le projet « Une approche intégrée pour améliorer l'efficacité et la résilience des cacaoyers au changement climatique par une meilleure utilisation des ressources génétiques du cacao » via Bioversity international. Au cours de ce projet, des familles d'hybrides de cacaoyers installées dans des essais multi locaux en zones de production de cacao à régimes hydriques différents ont été évaluées (Tahi *et al.*, 2010).

Ces familles d'hybrides de cacaoyers sont des plants hautement productifs et tolérants à certains aléas biotiques tels que les maladies (Tahi *et al.*, 2012). Ces familles d'hybrides ont été caractérisées au stade juvénile dans des zones à faible pluviométrie, où elles ont montré des résultats satisfaisants (M'bo, 2016 ; Kouamé *et al.*, 2021). Par ailleurs, le comportement des familles d'hybrides au stade adulte, notamment en ce qui concerne la phénologie et la production, demeure encore insuffisamment connu dans les zones caractérisées par une faible pluviométrie (Lachenaud *et al.*, 2001). De plus, la certitude de la légitimité des familles d'hybrides issues de l'hybridation manuelle réalisée au CNRA, ainsi que la connaissance des marqueurs impliqués dans la résistance au déficit hydrique, constituent des préoccupations majeures pour l'amélioration durable de la productivité du cacao.

Dans ce contexte, la question de recherche du présent travail est formulée comme suit : le déficit hydrique affecte-t-il le développement et la production des cacaoyers ?

L'objectif général est d'améliorer la productivité du cacao par la sélection de familles performantes, à la fois hautement productrices et résistantes au déficit hydrique.

Spécifiquement il s'agit de :

- Caractériser les propriétés morpho-pédologiques et hydrodynamiques du sol des zones d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo ;
- Vérifier la légitimité des parents et des descendants des familles d'hybrides de cacaoyers étudiées ;
- Evaluer l'effet du déficit hydrique sur les caractères agro-morphologiques des cacaoyers installés dans les localités d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo ;

- Identifier les loci des caractères quantitatifs (QTLs) associés à la résistance au déficit hydrique chez les cacaoyers résilients.

Le présent document est structuré en trois grandes parties : la première partie aborde des notions générales sur le cacaoyer, telles que son historique et les propriétés édaphiques. Cette partie aborde également les notions de déficit hydrique et la cartographie d'association des QTLs de résistance à ce déficit. La deuxième partie présente la zone d'étude, le matériel et la méthode utilisés pour la conduite des essais, ainsi que la collecte, le traitement et l'analyse des données. Enfin, la troisième partie est consacrée aux résultats obtenus et à la discussion. Ce document s'achève par une conclusion générale, une liste des références et deux publications scientifiques dont une issue de la thèse.

PREMIÈRE PARTIE :
GÉNÉRALITÉS

1.1. CACAOYER

1.1.1. Historique et domestication

Theobroma cacao L., est un arbre fruitier originaire des forêts tropicales humides du nord de l'Amérique du Sud. Il appartient à la famille des Malvaceae (Bayer & Kubitzki, 2003). Il produit ses fruits sur son tronc et sur ses plus grosses branches. *Theobroma cacao* L. est diploïde ($2n = 2X = 20$) et possède un petit génome de 430 Mb (Eckardt, 2000).

Le genre *Theobroma* est composé de 22 espèces mais seules deux d'entre elles sont cultivées : *Theobroma cacao*, largement cultivée à travers le monde et *Theobroma grandiflorum*, cultivée en petite quantité au Brésil, notamment pour l'utilisation de sa pulpe dans la fabrication de boissons ou sorbets. À l'état sauvage, *Theobroma cacao* peut atteindre plus de 20 mètres de hauteur. La culture du cacaoyer (cacaoculture) s'est développée il y a plus de trois mille ans avec les civilisations précolombiennes (Colonges, 2021).

Les découvertes faites sur la domestication du cacaoyer sont intimement liées à celles faites sur les « zones de vie » des populations Olmèques (1500-400 avant Jésus-Christ), des Mayas (1500 avant Jésus-Christ - 1500 après Jésus-Christ) et des Aztèques (800 après Jésus-Christ jusqu'au milieu du 16ème siècle) (Bond, 2011).

Plus récemment, des études ont montré que les cacaoyers étaient déjà domestiqués dans le sud de l'Amazonie équatorienne il y'a près de 5000 ans. Cette découverte est pour l'instant la trace la plus ancienne de cacao consommé. C'est en 1585 que les espagnols ont apporté le cacao en Espagne et ont fait une première version d'une boisson chocolatée. Les français, eux, planteront des cacaoyers en Martinique et à Haïti en 1750 (Colonges, 2021).

L'introduction de ces arbres en Afrique se fera plus tardivement. C'est en 1822 que furent plantés les premiers arbres sur ce continent, sur l'île de Principe, puis leur plantation s'étendit ensuite à Sao Tomé dès 1850, à partir de matériels originaires du Brésil (Bartley, 2005).

Le premier arbre de cacaoyer introduit en Côte d'Ivoire fut en 1919. Ce transfert important des arbres de cacaoyer a été à l'origine de l'amélioration du cacao et du développement de nouvelles plantations en Afrique de l'Ouest. Actuellement, la majorité des cultures de cacao est basée sur des variétés introduites avant 1950. Seules 30 % des plantations de cacao dans le monde sont issues de l'hybridation et de l'amélioration des cultures. L'une des conséquences de cette base génétique restreinte des variétés commerciales est leur vulnérabilité aux maladies dévastatrices, comme ce fut le cas lors de l'apparition de la maladie du balai de sorcière au Brésil, en 1989, et de la pourriture brune des cabosses au Mexique, en 2005 (Bekele *et al.*, 2019).

1.1.2. Description botanique

Le cacaoyer est un arbre de petite taille qui atteint rarement 10 mètres de hauteur (Figure 1). Il peut toutefois atteindre le double de sa taille dans son milieu naturel où la luminosité est faible. Le cacaoyer pousse dans les bas étages des forêts néo-tropicales, où les conditions d'humidité, de pluviométrie et de température sont élevées et peu variables (Braudeau, 1969).

Le système racinaire du cacaoyer comporte un pivot dont la longueur varie de 0,5 à 2 mètres en fonction de la nature du sous-sol et des racines latérales très ramifiées qui exploitent la couche humifère du sol. Ces racines peuvent se développer de façon irrégulière jusqu'à un rayon de 5 à 6 mètres autour de l'arbre (Mossu, 1990).

La partie aérienne de l'arbre comprend deux types d'axes. Le premier axe concerne le tronc et les rejets orthotropes. Le second axe renferme les branches et ramifications plagiotropes, à croissance sub-horizontale indéfinie et discontinue (Vogel, 1975).

Les feuilles sont entières, lancéolées, plus ou moins longuement pétiolées selon les axes. Les feuilles d'ombre sont plus grandes, plus fines et plus riches en chlorophylle que celles de pleine lumière (Wood & Lass, 2001).

La fleur, petite et régulière, est pentamère. Elle se compose d'un fin pédicelle allongé (de 2 à 3 mm), présentant à sa base une assise d'abscission de cinq sépales soudés à leur base et de cinq pétales alternes (Figure 2). La pollinisation naturelle est assurée par une mouche appelée *Forcypomia*. Les fleurs se forment à l'aisselle d'anciennes cicatrices foliaires, appelées « coussins floraux », où vont se développer successivement des boutons floraux, des fleurs, des petits fruits verts parfois violets appelés « cherelles » et des fruits mûrs appelés « cabosses » (Lachenaud, 1991). Les fruits sont des dupes coriaces appelés cabosses. Les cabosses sont généralement de couleur verte ou rouge avant maturité et jaune, rouge ou orangé à maturité. Une cabosse mûre peut mesurer 15 à 25 cm de longueur, 10 à 15 cm de largeur et son poids moyen varie entre 400 et 500 g (Loor, 2013).

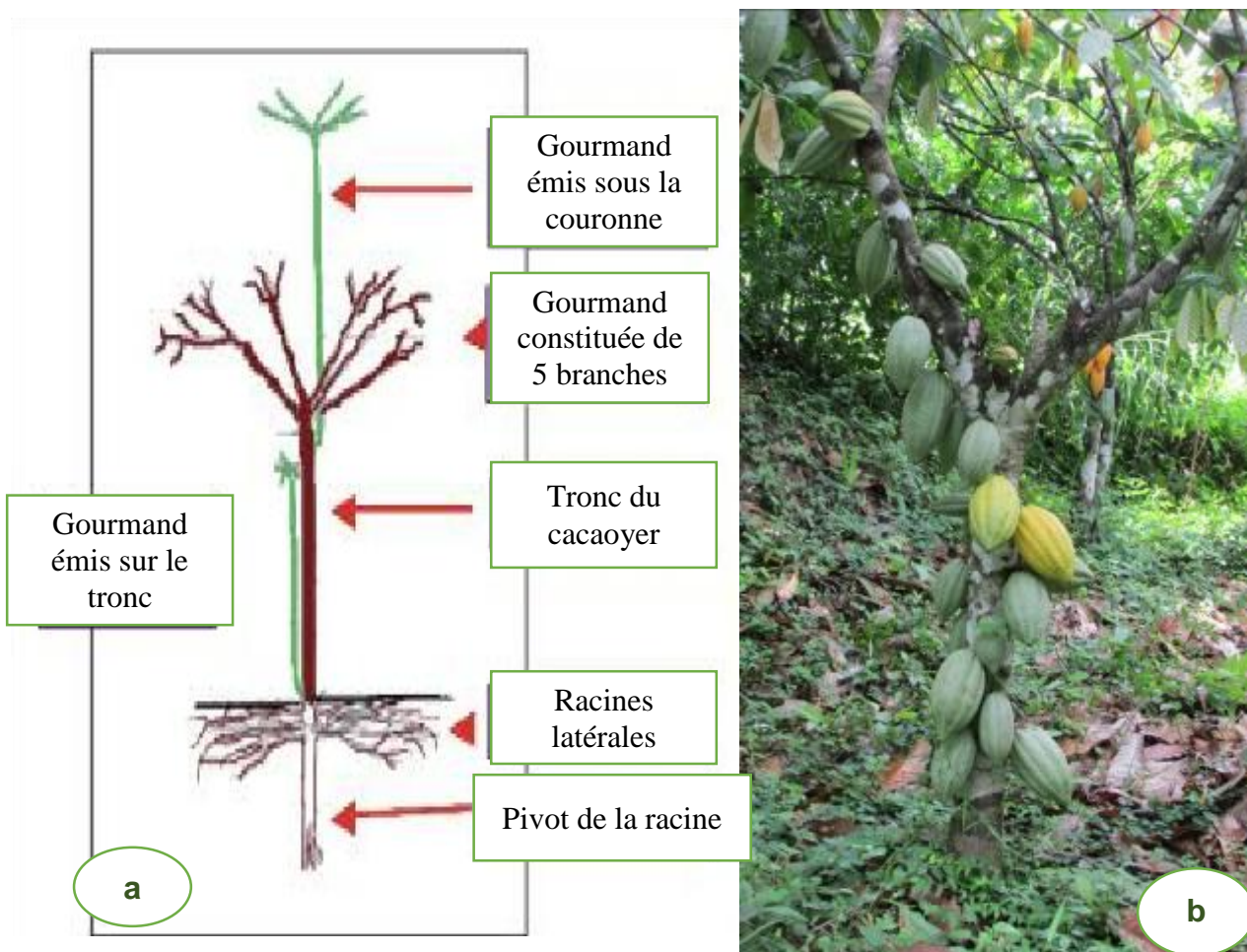


Figure 1 : Architecture générale d'un cacaoyer en développement (a) et en fructification(b) (CNRA, 2023)

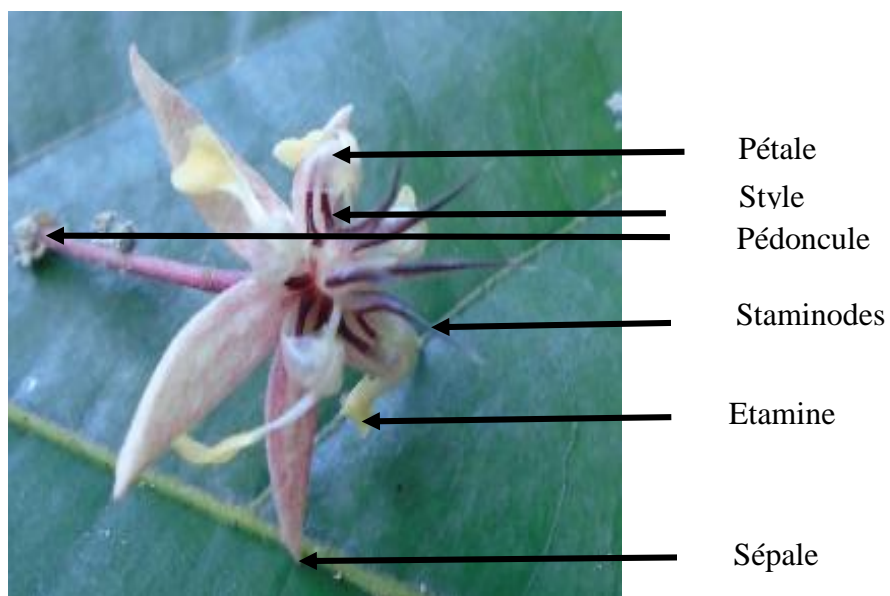


Figure 2 : Parties d'une fleur de cacaoyer (CNRA, 2023)

1.1.3. Systématique

Le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) appartient à la famille des Malvaceae (Alverson *et al.*, 1999). Il est préférentiellement allogame et présente un fort taux d'auto-incompatibilité. Ce phénomène d'auto incompatibilité du cacaoyer est dû à un système gaméto-sporophytique de son appareil reproducteur (Knight & Rogers, 1955 ; Cope, 1962).

La position systématique de l'espèce se présente comme suit (Royaert *et al.*, 2016):

Domaine	: Eucaryote
Règne	: Plantae
Sous-règne	: Tracheobionta (plantes vasculaires)
Superdivision	: Spermatophyta (plantes à graines)
Division	: Magnoliophyta (plantes à fleurs)
Phylum	: Spermatophyta
Sous-embanchement	: Angiospermes
Classe	: Magnoliopsida (Dicotylédones)
Sous-classe	: Dilleniidae
Ordre	: Malvales
Famille	: Malvaceae
Genre	: <i>Theobroma</i>
Espèce	: <i>Theobroma cacao</i>

1.1.4. Classification des variétés cultivées

Les variétés cultivées de *T. cacao* ont été définies suivant trois classification.

La première classification était basée sur la caractérisation morphologique de l'espèce (Braudeau, 1969), selon laquelle, *Theobroma cacao* renferme une grande diversité génétique composée de trois grands groupes : le criollo, le forastero et le trinitario.

Le groupe Criollo est rencontré au Mexique, au Nicaragua, à Madagascar et en Indonésie. Il fournit un cacao fin très recherché pour son arôme prononcé et sa faible amertume. Il est utilisé dans l'industrie chocolatière. Cependant, il présente une grande sensibilité aux maladies, ce qui est probablement l'une des causes de son abandon (Braudeau, 1969).

Le groupe Forasteros est diversifié et se trouve dans la haute Amazonie (Pérou, Équateur) ainsi que dans le bassin de l'Amazonie (Brésil). Il est subdivisé en deux sous-groupes : les hauts amazoniens et les bas amazoniens. Les premiers sont vigoureux, peu productifs et résistants aux pathologies, tandis que les seconds sont productifs (Amelonado), mais sensibles

aux maladies telles que le *swollen shoot* (Braudeau, 1969). Le groupe Trinitario est constitué des hybrides naturels entre Forastero et Criollos. Il présente donc des caractéristiques intermédiaires entre ces deux groupes génétiques.

Les Trinitario sont essentiellement cultivés dans tous les pays où les Criollos ont été cultivés (Mexique, Amérique centrale), mais aussi en Afrique et en Asie de l'ouest (Braudeau, 1969).

La seconde classification, se base sur les outils phénotypiques et moléculaires des variétés d'Amérique latine (Motamayor *et al.*, 2008). Cette diversité a été classée en dix groupes génétiques : Amelonado, Contamana, Criollo, Curaray, Guiana, Iquitos, Marañon, Nacional, Nanay et Purús.

La troisième classification est basée sur leurs origines géographiques et la présence ou non de 2 802 gènes codant pour les protéines (Argout *et al.*, 2023). Cette diversité génétique a été classée en 15 groupes génétiques, dont 11 ont été identifiés et nommés de manière cohérente conformément à Motamayor *et al.* (2008). Il s'agit des groupes génétiques, Amelonado, Caqueta, Contamana, Criollo, Curaray, Guyane, Iquitos, Marañon, Nacional, Nanay et Purús. Les quatre groupes génétiques restants nouvellement identifiés ont été, Apaporis, Pangui, Napo et Tiwinza (figure 3).

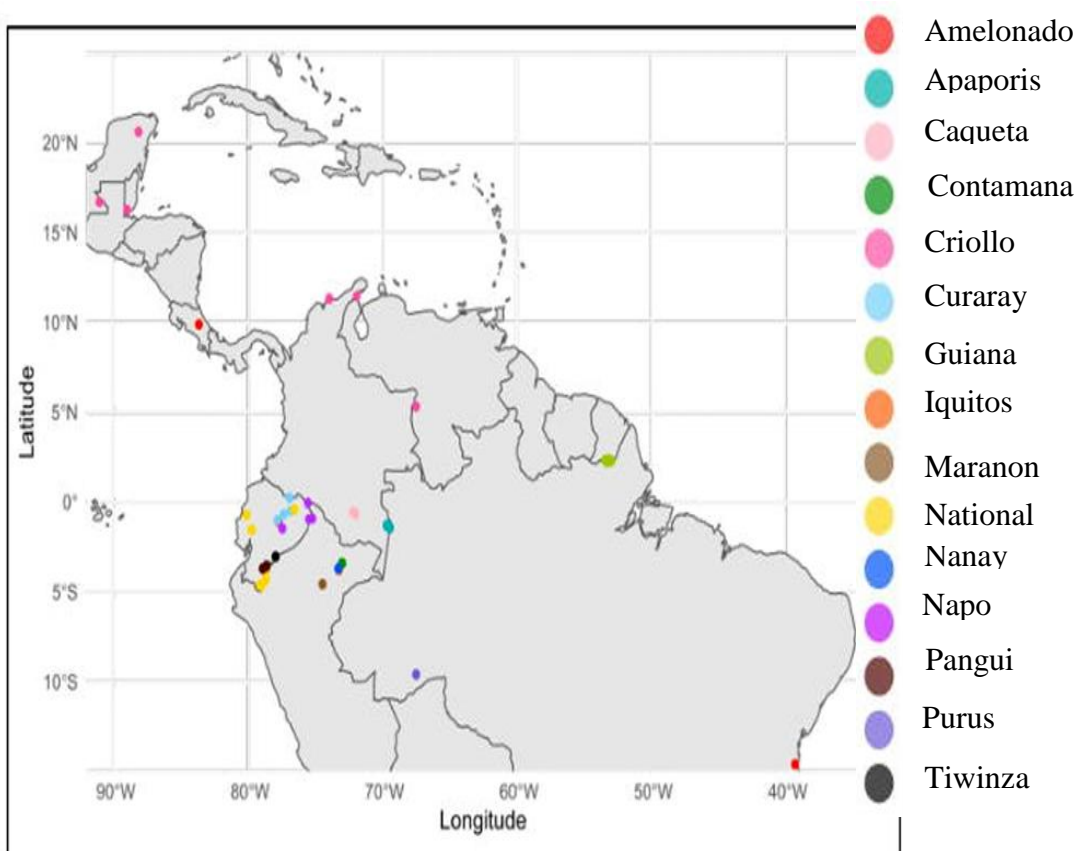


Figure 3 : Localisation géographique des 15 groupes génétiques du cacaoyer basée sur leurs origines géographiques (Argout *et al.*, 2023)

1.1.5. Diversité génétique

La caractérisation génétique des cacaoyers était basée sur la forme, la taille et la coloration des cabosses et des fèves. Quelques études basées sur des caractères morphologiques ont montré une forte différenciation entre les Forastero d'une part, et les Criollo et Trinitario d'autre part, (N'Goran *et al.*, 1994 ; Bekele *et al.*, 2006).

Au cours des dernières années, les études entreprises pour caractériser la diversité génétique du cacaoyer étaient basées sur l'utilisation de marqueurs iso enzymatiques et de marqueurs moléculaires tels que les marqueurs RAPD, RFLP et les microsatellites (Bekele *et al.*, 2006 ; Lanaud *et al.*, 2009)

L'utilisation des allo-enzymes dans les travaux de Ronning & Schnell (1994) portant sur la diversité génétique de cacaoyers cultivés en Amérique Latine ont pu révéler que les Trinitarios différaient génétiquement des Forasteros. Ils ont également constaté que les groupes des Caraïbes et d'Amérique centrale étaient distincts des types sud-américains.

A l'aide de sondes ribosomiques, Laurent *et al.* (1994) ont confirmé les groupes de cacao Criollo, Trinitario et Forastero. Ces analyses ont été effectuées sur des échantillons d'ADN provenant du Brésil, du Costa Rica, de la Côte d'Ivoire, de la France, de Trinité-et-Tobago et du Venezuela. Les marquages RAPD ont été utilisés par N'Goran *et al.* (1994) pour caractériser la diversité des échantillons d'origines géographiques diverses. Cette étude a permis de distinguer les Forasteros bas Amazoniens, des Forasteros haut Amazoniens et des Criollos. Les marqueurs RFLP ont également permis différencier les Criollos, des Forasteros de l'Amazonie. Les marqueurs microsatellites ont été utilisés pour évaluer la diversité génétique du cacao fin aromatisé de Java, en Indonésie (Susilo, 2011).

Les marqueurs RFLP et RAPD ont permis à Lanaud *et al.* (2009) de construire la première carte génétique du cacaoyer. Cette carte génétique, longue de 759 Cm était constituée de cinq isozymes, 101 marqueurs d'ADNc (RFLP), quatre loci correspondant à des gènes de fonction connue, 55 marqueurs génomiques (RFLP) et 28 marqueurs RAPD. La dernière carte de cette espèce a été construite par Fouet *et al.* (2011). Ces travaux ont permis d'identifier 115 marqueurs SSR et de définir la longueur totale de la carte, soit 582 cM, avec un intervalle entre deux marqueurs de 1,3 cM. Cette carte contient 134 EST-SSR (23 % du total), 115 séquences d'EST et 19 séquences génomiques.

Les nouvelles technologies de séquençage ont permis de réaliser le séquençage complet du génome de la variété Criollo en 2011 (Argout *et al.*, 2011). La taille du génome de référence de la variété Criollo a été estimée à 324.7 Mpb sur un ensemble de 10 chromosomes. Cette séquence de référence nommée GCA_000208745.2 a été publiée sur NCBI en 2016. Le génome

complet est disponible sur un « génome browser » (<http://cocoa-genome-hub.southgreen.fr/gbrowse>). Une deuxième version plus complète a été publiée en 2017 (Argout *et al.*, 2017). Cette seconde version est également disponible en ligne (<http://cocoa-genome-hub.southgreen.fr/>).

1.1.6. Paramètres de diversité génétique

1.1.6.1. Taux de polymorphisme

Le taux de polymorphisme, encore appelé la proportion de locus polymorphes ou plus simplement polymorphisme (P), représente la proportion de marqueurs variables par rapport à l'ensemble des marqueurs utilisés. Un marqueur est dit polymorphe, si la fréquence de l'allèle le plus fréquent est inférieure à 0,95 % ou 99 % (Godelle *et al.*, 1998).

1.1.6.2. Nombre moyen d'allèles par locus

Le nombre moyen d'allèles par locus (A), correspond au nombre moyen des différentes formes alléliques d'un locus (Belkhir *et al.*, 2004). Par conséquent, la mesure de ce paramètre est particulièrement importante pour les stratégies de conservation (Bataillon *et al.*, 1996). Le nombre moyen d'allèles par locus (A) a été déterminé pour ni allèles au locus i et pour L loci par la relation suivante :

$$A = \frac{1}{L} \sum_{K=1}^L \sum_{i=1}^n \mathbf{nik}$$

1.1.6.3. Taux d'hétérozygotie observé (Ho) et attendue (He)

Un individu est dit hétérozygote pour un gène si les deux allèles de ce gène sont différents. L'hétérozygotie décrit donc une situation génotypique où un gène présente des allèles différents (Nei, 1978). Cet auteur a proposé deux types d'hétérozygotie. Il s'agit de l'hétérozygotie observée (Ho) et l'hétérozygotie attendue (He). L'hétérozygotie observée (Ho) a été calculée à partir de la fréquence mesurée des hétérozygotes :

$$\mathbf{Ho} = \frac{\mathbf{nombre\ d'individus\ hétérozygotes\ à\ un\ locus}}{\mathbf{nombre\ total\ d'individus\ analysés\ pour\ le\ locus\ considéré}}$$

Pour L locus analysés dans une population, l'hétérozygotie moyenne observée a été déterminé par la formule suivante :

$$\mathbf{Ho} = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^L \mathbf{hoi}$$

De même, dans une population panmictique, la fréquence théorique des hétérozygotes à un locus (H_e) peut être calculée à partir des fréquences alléliques. S'il y'a n allèles avec les fréquences $f_1, f_2, f_3, \dots, f_n$, la fréquence théorique des hétérozygotes sera :

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^n f_i^2$$

Si plusieurs loci sont considérés, l'hétérozygotie moyenne attendue (H_e), qui représente la moyenne du taux d'individus hétérozygotes par population sera la moyenne arithmétique de toutes les valeurs de H_e :

$$H_e = \frac{1}{L} \sum_{k=1}^L h_{e_k}$$

1.1.6.4. Nombre d'allèles efficace

Le nombre d'allèles efficace est un paramètre qui indique le nombre d'allèles attendus dans une population en équilibre panmictique. Il est défini comme l'inverse de la probabilité que deux gènes pris au hasard dans une population représentent le même allèle. Par conséquent, il se calcule par la formule suivante (Nei, 1978) :

$$A_e = \frac{1}{1 - H_e}$$

1.1.6.5. Diversité génétique totale

La diversité totale (H_T) ou hétérozygotie totale est estimée par la somme de la diversité génétique intra-population (H_S) et la diversité inter-population (D_{ST}). Elle se calcule par la formule suivante :

$$H_T = H_S + D_{ST}$$

La décomposition de la diversité totale en deux composantes constitue une approche méthodologique adaptée à la conservation des ressources génétiques.

1.1.6.6. Indice de différenciation génétique

L'indice de différenciation génétique (G_{ST}) a été proposé par Nei (1978). Il représente la fraction ou le pourcentage (%) de la diversité génétique totale qui est relative à la diversité inter-populations. Il a été mesuré par la formule suivante :

$$G_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T} = 1 - \frac{H_S}{H_T} = \frac{D_{ST}}{H_T}$$

1.1.6.7. Analyse de la variance moléculaire

L'analyse moléculaire de la variance (AMOVA) est utilisée pour déterminer la F_{ST} (F-statistique), qui estime la proportion de la diversité génétique inter-population par rapport à la diversité totale (Weir & Cockerham, 1984). En génétique des populations, les F-statistiques, aussi appelés indices de fixation de Wright (Wright, 1965), décrivent sur le plan statistique, l'hétérozygotie à différents niveaux d'organisation d'une population en modèle de l'île, c'est-à-dire une population subdivisée en sous-populations. Les F-statistiques mesurent le degré de déviation du taux d'hétérozygotie par référence à ce qui est attendu dans les conditions de Hardy-Weinberg. Ils mesurent aussi la corrélation entre les gènes à différents niveaux de subdivision d'une population. Cette corrélation est influencée par les forces évolutives telles que la dérive génétique, l'effet fondateur, le goulot d'étranglement, la sélection naturelle, les croisements consanguins.

La F-statistique permet l'analyse de la structure génétique de populations subdivisées (Weir & Cockerham, 1984). Il peut aussi servir à mesurer la distance génétique entre sous-populations, en considérant que les sous-populations qui n'échangent pas de gènes à travers la reproduction, contiendront à la longue, des allèles différents.

Les indices qui composent les F-statistiques sont au nombre de trois :

- F_{IS} représente le déficit ou l'excès de l'hétérozygotie moyenne dans les sous populations. Lorsque le $F_{IS} = 1$, cela signifie que la population est complètement fixée pour le gène considéré. En termes de reproduction, cette situation caractérise la prédominance d'autofécondation dans la population. Une valeur de $F_{IS} < 1$, cela signifie que l'hétérozygotie est excédentaire. Enfin une valeur de $F_{IS} = 0$, cela indique que la population est en équilibre de Hardy-Weinberg ;
- F_{ST} exprime le degré de différenciation entre sous-populations en termes de fréquences alléliques. Lorsque sa valeur est comprise entre $0 < F_{ST} < 0,05$, la différenciation entre population est qualifiée de faible. Lorsque la valeur de ce paramètre est comprise entre $0,05 < F_{ST} < 0,1$, la différenciation entre populations est dite modérée. Enfin, lorsque la valeur de la F_{ST} est comprise entre $0,15 < F_{ST} < 0,25$, la différenciation est dite importante. Lorsque la valeur de ce paramètre est supérieure à 0,25 la différenciation entre populations est qualifiée de très importante.

- *F_{IT}* représente le déficit ou l'excès de l'hétérozygotie moyenne dans un ensemble de populations. Ces différentes valeurs s'interprètent de façon similaire à *F_{IS}*, avec référence à un ensemble de populations.

$$(1 - F_{IT}) = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$$

Par référence aux indices de diversité génétique de Nei (1978), les F-statistiques de Wright sont estimés par les équations suivantes :

$$F_{IT} = 1 - \frac{H_I}{H_T}$$

$$F_{ST} = 1 - \frac{H_S}{H_T}$$

$$F_{IS} = 1 - \frac{H_I}{H_s}$$

Où :

H_T est la diversité génétique totale, calculée à partir de la moyenne des fréquences alléliques ;

H_I est la diversité inter-population, calculée pour un groupe de sous-populations ;

H_S est la diversité intra-population, calculée pour chaque.

1.1.7. Production mondiale de cacao

La production mondiale de cacao s'élève à plus de 5, 043 mille tonnes (ICCO, 2024). Les trois plus grands producteurs étant la Côte d'Ivoire, le Ghana et l'Équateur avec respectivement : 2 241, 654 et 454 mille tonnes (ICCO, 2024). Premier pays producteur mondial de fèves de cacao marchand avec une production 1 674 000 tonnes en 2023-2024 (ICCO, 2025). Ce secteur d'activité contribue pour 15 % du PIB et à 40 % des recettes d'exportation (ICCO, 2025) et fait vivre environ 6 000 000 de personnes. Le cacao est classé en deux types de produits : les cacaos dits standards au goût de cacao prononcé et les cacaos dits fins aux notes florales et fruitées (Sukha *et al.*, 2008). La production de cacao « standards » représente environ 95% de la production mondiale. La production de cacaos fins représente 5% de la production mais n'en est pas moins importante. Certains pays d'Amérique latine produisent presque exclusivement du cacao fin qui est pour eux un revenu essentiel. À ce jour, les types de cacao dits fins les plus cultivés sont la variété Nacional, la variété Criollo et les arbres dits « Trinitario ». Les Trinitarios sont des hybrides entre la variété Criollo et la variété Amelonado. La variété Criollo

est peu cultivée à cause de sa faible vigueur et de sa sensibilité accrue aux maladies (Cheesman, 1944).

1.1.8. Contraintes biotiques

La culture du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.), pilier de l'économie ivoirienne est fortement menacée par divers facteurs biotiques qui compromettent sa productivité et sa durabilité. Parmi ces facteurs, le balai de sorcière (*Moniliophthora perniciosa*), ainsi que les maladies fongiques comme la moniliose (*Moniliophthora roreri*) et la pourriture brune des cabosses (*Phytophthora palmivora* et *Phytophthora megakarya*), représentent de véritables fléaux agricoles en raison de leurs impacts directs sur le rendement et la qualité des fèves. À ces menaces, s'ajoutent les viroses telles que le *Cocoa Swollen Shoot Virus* (CSSV), responsables de dépérissements rapides et irréversibles des arbres. Par ailleurs, les ravageurs, notamment les mirides (capsides), occasionnent des dégâts considérables en provoquant des pertes de récoltes et en favorisant l'entrée d'agents pathogènes secondaires (Colonges, 2021).

1.1.8.1. Balai de sorcière

La maladie du balai de sorcière est causée par un champignon *hémibiotrophe*, le *Moniliophthora perniciosa*, anciennement appelé *Crinipellis perniciosa*. Elle a été observée pour la première fois au Surinam. Elle s'est ensuite étendue à la Guyane, à l'Équateur et à Trinidad et Tobago où elle a eu un effet dévastateur sur le développement de l'agriculture cacaoyère. En 1973, l'Équateur était le pays le plus affecté par la maladie et c'est ainsi que des études de compréhension du champignon ont été lancées (Evans, 1978). À la fin du XXème siècle, il est considéré comme le facteur limitant majeur de la production de cacao en Amérique du Sud et aux Caraïbes. L'infection des tissus méristématiques du cacaoyer (jeunes pousses de feuilles, fleurs et cabosses) s'effectue via les basidiospores. Elle entraîne la croissance de balais verts ramifiés et gonflés à l'intérieur desquels prolifère le mycélium biotrophe intercellulaire. La mort de ce balai de sorcière intervient 4 à 6 semaines après l'infection et est suivie de l'invasion des tissus de l'hôte par un mycélium plus étroit. Le cycle de vie se termine par la production de basidiocarpes à la surface des balais 6 à 24 mois plus tard (Griffith & Hedger, 1993 ; Colonges, 2021).

1.1.8.2. Moniliose

La moniliose est une maladie causée par le champignon *Moniliophthora roreri*. Elle est responsable de la pourriture des cabosses, souvent de couleur blanche, d'où sa dénomination anglaise « frosty pods » qui signifie cabosses gelées. Ce champignon pathogène n'envahit que les cabosses de *T. cacao* dans leur phase de croissance active et celles des espèces apparentées

aux genres *Theobroma* ou *Herrania* (Phillips-Mora & Wilkinson, 2007). Des analyses préliminaires de données de séquence de *Moniliophthora roreri* ont montré que cet agent pathogène pourrait être étroitement lié au *Crinipellis perniciosus* (nouvellement : *Moniliophthora perniciosus*) malgré leurs différences morphologiques. Des similitudes entre les procédés d'infection ont été notées (Colonges, 2021). Jusque dans les années 1950, *Moniliophthora roreri* était uniquement présent dans la partie nord-ouest de l'Amérique du Sud. En 2007, il a été retrouvé dans onze pays d'Amérique du Sud. Le champignon est dans une phase de dispersion active, probablement dûe à l'homme. La moniliose est plus destructrice que les espèces de *Phytophthora* (présentés dans le prochain paragraphe) et plus dangereuse et difficile à contrôler que la maladie du balai de sorcière. L'agressivité de *Moniliophthora roreri*, sa capacité à survivre dans différentes conditions climatiques, sa dispersion naturelle rapide et la sensibilité de la plupart des génotypes commerciaux de cacaoyers font de ce champignon une véritable menace pour la culture du cacaoyer en Amérique et dans le monde entier (Phillips-Mora & Wilkinson, 2007).

1.1.8.3. Espèces de *Phytophthora*

Différentes espèces de *Phytophthora* sont impliquées dans la pourriture des cabosses, le chancre des tiges et la brûlure des feuilles du cacaoyer. Le *Phytophthora palmivora* est la première espèce à avoir été identifiée comme responsable de la pourriture brune des cabosses. Il est présent dans toutes les régions productrices de cacao. Dans les années 1970-1980, plusieurs auteurs ont révisé la classification effectuée ultérieurement à partir de la taille et du nombre de chromosomes. Alors quatre espèces différentes de *Phytophthora* ont été discriminées et décrites : *P. palmivora*, *P. megakarya*, *P. capsici* and *P. affine citrophthora* (Brasier & Griffin, 1979 ; Weinert *et al.*, 1999). Quand les conditions climatiques sont favorables à la croissance de *P. palmivora*, les pertes peuvent atteindre jusqu'à 30% de la récolte. La maladie se manifeste d'abord par une tache brune à noire sur le fruit, dont la taille augmente avec le développement du parasite. Plusieurs jours après l'infection, de nouveaux symptômes apparaissent : un mycélium blanc avec des sporanges se développe sur la surface du fruit malade puis les fruits se momifient. Dans le but de réduire la propagation de la maladie, les fruits malades sont récoltés et détruits (Flament *et al.*, 2001).

1.1.8.4. Virus du Swollen Shoot

Le virus CSSV est un badnavirus qui peut être transmis par au moins quatorze espèces de cochenilles de la famille des Pseudococcidae. Il touche principalement l'Afrique. Il est présent dans les principales zones de culture du Ghana (Thresh *et al.*, 1988) et s'est répandu en Côte

d'Ivoire. Plusieurs auteurs pensent que le CSSV était présent dans les régions forestières d'Afrique de l'Ouest avant l'introduction du cacaoyer (Guiraud *et al.*, 2023). Les arbres appartenant au groupe génétique des Trinitario (hybrides entre Criollo et Amelonado) possèdent une certaine tolérance (Guiraud *et al.*, 2023). Cependant, ces arbres sont moins représentés au Ghana où le groupe majoritairement représenté est l'Amelonado, qui est lui, sensible au CSSV. Une plus grande tolérance a été observée chez certains individus provenant de la haute-Amazone. Des croisements ont ensuite été réalisés entre les Trinitario et les Amelonado présents en Afrique et des cacaoyers haut-amazoniens (Guiraud *et al.*, 2023) dans le but d'obtenir des arbres plus résilients.

1.1.9. Contraintes abiotiques

Une contrainte abiotique désigne tout facteur environnemental d'origine non biologique susceptible d'affecter négativement la croissance, le développement et la productivité des plantes. Les contraintes abiotiques peuvent être classées en deux grandes catégories : (i) les contraintes climatiques, liées aux paramètres atmosphériques tels que la température, les précipitations et la concentration en CO₂, et (ii) les contraintes édaphiques, associées aux propriétés physiques et chimiques du sol (Moulick *et al.*, 2024)

1.1.9.1. Contraintes climatiques

Les concentrations atmosphériques actuelles de dioxyde de carbone (CO₂) sont d'environ 400 ppm à l'échelle mondiale. Selon Jean-François Soussana (2013), ces concentrations pourraient atteindre entre 490 et 1 370 ppm d'ici la fin du siècle. Cette augmentation du CO₂ atmosphérique pourrait entraîner des modifications significatives des paramètres climatiques globaux. D'après le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC, 2001), les températures moyennes mondiales devraient augmenter de 1,4 à 8,5 °C, tandis que les précipitations connaîtraient d'importantes variations selon les régions.

Des projections récentes, basées sur des modèles de prévision des contraintes abiotiques, indiquent qu'une grande partie des régions productrices de cacao en Afrique de l'Ouest pourrait devenir moins favorable, voire inadaptée, à la cacaoculture (Schroth *et al.*, 2016).

Cependant, la variabilité génétique du cacaoyer face aux facteurs abiotiques tels que le déficit hydrique, l'élévation de la température et l'augmentation du CO₂ atmosphérique demeure encore insuffisamment exploitée dans les programmes d'amélioration variétale.

1.1.9.2. Contraintes édaphiques

Les contraintes édaphiques désignent les limitations liées aux propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol susceptible d'affecter la croissance, la nutrition et la productivité des

plantes. Chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.), espèce tropicale exigeante, les caractéristiques du sol jouent un rôle déterminant dans l'expression du potentiel génétique et du rendement. Dans le cadre du présent mémoire, l'accent est mis spécifiquement sur l'impact du déficit hydrique du sol, considéré comme l'une des principales contraintes abiotiques affectant les zones de production du cacaoyer (Moulick *et al.*, 2024).

1.1.10. Amélioration génétique

1.1.10.1. Amélioration génétique dans le monde

L'amélioration génétique du cacaoyer vise à fournir aux producteurs, une gamme de matériel végétal présentant des caractères agronomiques intéressants. (Paulin *et al.*, 2006 ; Gallais, 2018). L'amélioration génétique du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) constitue aujourd'hui un axe de recherche prioritaire à l'échelle mondiale afin de répondre aux défis de productivité, de résilience et de durabilité de cette culture. Depuis plusieurs décennies, des programmes de sélection ont été mis en place dans les principaux pays producteurs et dans des centres de recherche internationaux tels que le CATIE (Costa Rica), le CIAT (Colombie), le CRIG (Ghana), le CNRA (Côte d'Ivoire) ou encore le CIRAD (France) (Bartley, 2005). Ces initiatives visent principalement à développer des géotypes combinant des rendements élevés, une tolérance accrue aux maladies majeures telles que la pourriture brune (*Phytophthora spp.*), le *swollen shoot* ou le balai de sorcière (*Moniliophthora perniciosa*), ainsi qu'une meilleure adaptation aux stress abiotiques comme la sécheresse (Motamayor *et al.*, 2008).

L'exploitation de la diversité génétique, en grande partie issue des bassins primaires d'Amérique latine, a permis la mise en œuvre de stratégies d'hybridation et de sélection récurrente afin d'accroître la variabilité utile et de sélectionner des lignées performantes¹. L'essor des biotechnologies et des sciences biologiques a par ailleurs ouvert de nouvelles perspectives. En particulier, la génomique, la sélection assistée par marqueurs (MAS) et la sélection génomique permettent aujourd'hui d'identifier avec plus de précision les loci associés à des caractères d'intérêt et d'accélérer la diffusion de variétés améliorées (Bekele *et al.*, 2022). Dans ce contexte, l'amélioration génétique du cacaoyer apparaît comme un levier essentiel pour assurer la compétitivité et la durabilité de la filière cacao au niveau mondial. Elle offre la possibilité de répondre simultanément aux contraintes biotiques et abiotiques, tout en garantissant la qualité du produit et la résilience des systèmes de production face aux effets du changement climatique (Freitas *et al.*, 2025).

1.1.10.2. Amélioration génétique Côte d'Ivoire

Le programme d'amélioration génétique du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) en Côte d'Ivoire a été initié dans les années 1960, avec pour ambition de développer des clones performants répondant aux conditions locales de production, en mettant l'accent sur le rendement, la résistance aux maladies et la qualité des fèves (Lachenaud, 2001). Les premières sélections se sont appuyées sur des variétés introduites depuis le Ghana et les bassins primaires d'Amérique latine, notamment les clones Amelonado, connus pour leur bonne adaptation agroécologique et leur régularité de production.

Dans les années 1970, l'Institut de Recherches sur le Café et le Cacao (IRCC, aujourd'hui CNRA) a lancé des croisements biparentaux entre génotypes Haut amazoniens (HA), Bas amazoniens (BA ou Amelonado) et Trinitario (T). Ces travaux ont conduit à la mise au point d'une première génération de douze familles hybrides, diffusées à partir de 1975 (Besse, 1977), suivie d'une seconde vague de sept hybrides sélectionnés dans les années 1990 selon les mêmes principes (Lachenaud, 2001). Ces hybrides étaient principalement évalués pour leur rendement, leur précocité et la qualité des fèves, avant que la résistance à la pourriture brune des cabosses due à *Phytophthora* et aux mirides ne devienne un critère déterminant.

À partir des années 1990, la stratégie d'amélioration réciproque récurrente (RRS) a été adoptée, articulée autour de deux populations de base : une population Haut amazonienne (UA) et une population Bas amazoniens × Trinitario (LA+T). Les critères de sélection comprenaient le rendement, l'efficacité du rendement, la résistance aux bioagresseurs et la qualité technologique. Le premier cycle de RRS, finalisé en 1999, a permis de sélectionner de nouveaux géniteurs ainsi que sept hybrides candidats à la production variétale (Lachenaud *et al.*, 2001). Ce processus a été renforcé par des projets internationaux tels que « Common Fund for Commodities (CFC) / International Cocoa Organization (ICCO) / international Plant Genetic Resources Institute (IPGRI) » (1998–2003) et « CFC/ICCO/Bioversity » (2004–2009), qui ont permis d'élargir la base génétique et de conduire des essais multi-locaux.

À partir de 2009, une étape clé a été franchie avec l'introduction de la sélection participative via le projet Bioversity, impliquant directement les producteurs dans l'évaluation des hybrides. (Tahi *et al.*, 2017).

Plus récemment, la prise en compte des effets du changement climatique a conduit à élargir les objectifs de sélection vers l'identification de génotypes tolérants au déficit hydrique. Le plan d'expérimentation, conçu dans la continuité des acquis des projets CFC/ICCO/Bioversity (2004–2009), a été déployé dans quatre zones agro-climatiques représentatives de la cacaoculture ivoirienne : Bouaflé, Abengourou, Divo et Soubré. Parmi celles-ci, Bouaflé et

Abengourou se distinguent par un déficit pluviométrique marqué, offrant ainsi des conditions propices à l'évaluation de la tolérance des génotypes aux stress hydriques (Tahi *et al.*, 2023)

1.1.10.3. Hybridation du cacaoyer

L'hybridation constitue un pilier fondamental de l'amélioration génétique du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.), culture tropicale pérenne d'importance économique majeure en Côte d'Ivoire et dans d'autres pays producteurs. Elle consiste à croiser deux clones ou lignées génétiquement distincts afin de combiner, au sein de la descendance, des caractères d'intérêt agronomique tels que le rendement, la qualité des fèves, la résistance aux maladies et la tolérance aux contraintes abiotiques, notamment le déficit hydrique (Motamayor *et al.*, 2008 ; Osorio Zambrano *et al.*, 2021). Cette approche permet d'augmenter la variabilité génétique exploitable et d'optimiser la performance phénotypique des hybrides.

Les bases théoriques de l'hybridation chez le cacaoyer reposent sur les lois fondamentales de l'hérédité établies par Mendel (1866). La loi de ségrégation stipule que les allèles d'un gène se séparent lors de la formation des gamètes, tandis que la loi d'assortiment indépendant indique que les gènes situés sur des chromosomes différents se transmettent indépendamment les uns des autres. Ces principes expliquent la diversité génétique observée au sein des familles hybrides et constituent la base de la sélection des génotypes les plus performants.

En génétique quantitative, la performance d'un cacaoyer résulte de l'interaction entre facteurs génétiques et environnementaux. Selon Mendel (1866), la variance phénotypique totale (V_p) se décompose en variance génétique (V_g) et variance environnementale (V_e). La variance génétique inclut des effets additifs, de dominance et d'interaction (épistasie), qui déterminent directement le rendement, la vigueur et la tolérance aux stress environnementaux. L'hybridation exploite principalement les effets additifs et de dominance pour améliorer ces caractères.

L'un des concepts centraux associés à l'hybridation est l'hétérosis ou vigueur hybride, décrite par Shull (1908). Chez le cacaoyer, l'hétérosis se traduit souvent par une augmentation du rendement, une meilleure résistance à la sécheresse et un développement végétatif plus homogène des hybrides F1 par rapport à leurs parents. Trois hypothèses expliquent ce phénomène : (i) la dominance, qui masque les allèles délétères ; (ii) la sur dominance, où l'état hétérozygote confère un avantage physiologique ; et (iii) l'épistasie, impliquant des interactions favorables entre gènes non alléliques (Lippman & Zamir, 2007).

L'efficacité de l'hybridation dépend également de la divergence génétique entre les parents. Une divergence modérée à élever peut renforcer l'expression de l'hétérosis, tandis qu'une

divergence excessive peut entraîner des incompatibilités génétiques. Les travaux de Motamayor *et al.* (2008) ont montré que les populations naturelles et cultivées de cacao présentent une structuration génétique importante, offrant un large potentiel pour la création de familles hybrides performantes et adaptées aux conditions locales.

Dans le contexte de l'adaptation au stress hydrique, l'hybridation permet d'identifier et de combiner des génotypes résilients capables de maintenir le rendement et la qualité des fèves malgré des périodes de déficit en eau. Les études récentes sur la physiologie et la réponse moléculaire des clones de cacao ont montré l'importance de mécanismes tels que l'activation des systèmes antioxydants et l'accumulation de composés osmoprotecteurs chez les hybrides tolérants (Bae *et al.*, 2008 ; Osorio Zambrano *et al.*, 2021).

Enfin, l'intégration des outils de génétique moléculaire et de cartographie des loci de caractères quantitatifs (QTL) dans les programmes d'hybridation permet de mieux sélectionner les familles de cacao, d'identifier les régions génomiques associées aux traits d'intérêt et d'optimiser la création de nouvelles combinaisons génétiques performantes et résilientes face au changement climatique (Alonso *et al.*, 2024).

Ainsi, l'hybridation du cacaoyer s'inscrit à l'interface entre génétique mendélienne, génétique quantitative et génomique moderne, constituant un levier stratégique pour l'amélioration durable des cultures tropicales, particulièrement dans des conditions de stress hydrique et de variabilité climatique croissante.

1.2. SÉCHERESSE ET DÉFICIT HYDRIQUE DU SOL

1.2.1. Sécheresse

1.2.1.1. Définition

La sécheresse est une situation climatique anormalement sèche, prolongée sur une période donnée. Durant cette période, les précipitations sont significativement inférieures aux normes saisonnières. Ces faibles précipitations entraînent un déficit hydrique dans le sol, dans l'atmosphère ou les réserves d'eau. Elle peut affecter les ressources en eau, la croissance des plantes, les rendements agricoles et les écosystèmes (Vicente-Serrano *et al.*, 2010).

1.2.1.2. Types de sécheresse

Selon Xavier & Maarten (2012), il existe trois types de sécheresse, à savoir, la sécheresse météorologique, la sécheresse agronomique et la sécheresse hydrologique.

- La sécheresse météorologique correspond à un taux de précipitations inférieur à la moyenne pendant une longue période ;

- La sécheresse agronomique fait référence à une humidité du sol insuffisante en raison des conditions du sol, des techniques agricoles ou du choix de plantes inadaptées (comme le maïs ou le riz, qui sont très consommatrices d'eau).
- La sécheresse hydrologique est provoquée par un niveau d'eau des nappes aquifères, lacs et réservoirs en dessous d'un certain seuil.

Dans le cadre de ce mémoire, la sécheresse étudiée est de type agronomique. Les variations climatiques, en particulier celles qui affectent la quantité et la distribution des précipitations, ont été une cause majeure de variation de la productivité du cacao (*Theobroma cacao* L.) (Vogel, 1983). La pluviométrie est le facteur environnemental le plus important influençant la productivité du cacaoyer. Dibi & Mian (2016) ont également déclaré qu'une pluviométrie moyenne supérieure ou égale à 1 200 mm par an était suffisante pour assurer la croissance des cacaoyers, et qu'une pluviométrie inférieure à 1200 mm par an entraînerait des déficits hydriques du sol et une réduction de la croissance et du rendement du cacaoyer.

Les inondations constituent également un problème dans certaines régions de culture du cacao en plaine et pourraient augmenter l'humidité du sol. Ce risque pourrait d'ailleurs s'accroître à l'avenir, car les événements pluvieux extrêmes pourraient se multiplier dans certaines régions (Sultan & Gaetani, 2016).

La répartition annuelle des précipitations est souvent plus importante que la quantité totale annuelle, et les différents types de sol ont des propriétés de rétention d'eau différentes qui modifient l'utilisation de l'eau par les cacaoyers. Les périodes marquées par des précipitations inférieures à 100 mm par mois pendant plus de trois mois peuvent avoir des effets négatifs considérables sur la croissance et le rendement des arbres (Bertolde *et al.*, 2012).

1.2.2. Déficit hydrique du sol

1.2.2.1. Définition

Le déficit hydrique du sol correspond à une sécheresse de type agronomique, marquée par un apport d'eau et une humidité du sol limitée. Ce déficit peut être dû à un déficit pluviométrique, c'est-à-dire lorsque les précipitations sont anormalement faibles, voire insuffisantes pour maintenir une humidité du sol suffisante. Ce déficit peut être aggravé par des pompages de l'eau du sol, une diminution du niveau des nappes phréatiques, l'érosion et la dégradation des sols (comme, par exemple, la diminution de la quantité d'humus) à cause de l'intensification des cultures (Durand, 2007). Dans le cadre de la culture du cacaoyer, un déficit hydrique est constaté lorsque la quantité de pluie est inférieure à 1200 mm par an (Dibi & Mian, 2016).

1.2.2.2. Impact du déficit hydrique du sol sur la partie aérienne du cacaoyer

Les déficits hydriques du sol peuvent entraîner des altérations des processus physiologiques des plants de cacaoyer. Ceci a un impact sur le rendement, le potentiel en eau des feuilles, la croissance des plantes, l'expansion des racines et la floraison, pouvant entraîner la mort des plantes (Santos-Filho & Midlej, 2017 ; Gateau-Rey *et al.*, 2018).

Chez le cacaoyer, la production de feuilles se fait par une série de poussées impliquant une croissance rapide du bourgeon terminal et la formation de trois à six paires de feuilles. Celles-ci sont d'abord molles, mais durcissent progressivement après l'expansion complète de la feuille (Toxopeus, 1985). La poussée foliaire chez le cacaoyer est contrôlée de manière endogène et environnementale. Si les contraintes environnementales ne sont pas apparentes, elle est principalement sous contrôle endogène (Taylor & Hadley, 1988). Cependant, en cas de déficit hydrique, la poussée foliaire est supprimée, puis réapparaît dès que l'humidité du sol est de nouveau suffisante (Sale, 1970).

Les feuilles produites après une période de sécheresse ont tendance à être plus petites et à avoir une durée de vie plus courte (Sale *et al.*, 1970), ce qui peut être un trait adaptatif permettant de limiter l'aire de transpiration. Lahive *et al.* (2019) ont également observé une augmentation de l'épaisseur des feuilles et de la teneur en cire épicuticulaire sur des feuilles de cacaoyer cultivées avec un déficit hydrique. La chute rapide des feuilles se produit chez certains génotypes en réponse à un déficit hydrique, et cela peut contribuer à maintenir l'état hydrique de la plante en réduisant la surface de transpiration (Lahive *et al.*, 2019). Chez les jeunes cacaoyers, des réductions de la surface foliaire, du poids sec des feuilles, des pousses et des racines, de la hauteur des plantes et de la circonférence des tiges ont été signalées en réponse au déficit hydrique (M'bo, 2015 ; Lahive *et al.*, 2019).

Le déficit hydrique modifie les caractéristiques des feuilles, telles que la surface foliaire spécifique, le nombre de feuilles par plante, la surface foliaire totale par plante et la densité stomatique, chez les génotypes de cacao (Santos *et al.*, 2014, M'bo, 2015 ; Lahive *et al.*, 2019).

1.2.2.3. Impact du déficit hydrique du sol sur la partie racinaire

La possession d'une petite biomasse racinaire fine pourrait augmenter la sensibilité à la sécheresse de *Theobroma* en réduisant sa capacité à absorber l'eau. Aussi, les fines racines du cacaoyer sont principalement situées dans les horizons supérieurs du sol où elles sont rapidement exposées à la sécheresse. Le taux de croissance des racines étant étroitement dépendant de la fréquence des précipitations, le nombre des racines pourrait considérablement être réduit pendant les mois les plus secs (Moser *et al.*, 2010).

1.2.2.4. Impact du déficit hydrique sur la production du cacaoyer

En Afrique de l'Ouest où est produit 70 % du cacao mondial, la disponibilité de l'eau est le principal facteur limitant la croissance et le rendement du cacao (Läderach *et al.*, 2013). Une étude menée en Indonésie a démontré qu'une suspension des précipitations au cours des premiers stades de développement des cabosses de cacao entraînerait une réduction du rendement qui ne pouvait être compensée que lorsque les précipitations étaient réintroduites au cours des stades ultérieurs de développement (Schwendenmann *et al.*, 2010).

Moser *et al.* (2010) ont signalé une réduction de 10 % des rendements de cacaoyers en réponse à un déficit hydrique du sol imposé pendant 13 mois. Aussi, la diminution de l'absorption du carbone pendant le déficit hydrique limiterait la faible masse des fèves de cacao marchand (Toxopeus et Wessel, 1970).

Le rendement des fèves de cacao est fortement affecté par les faibles précipitations et la variation de la profondeur de la nappe phréatique (Zuidema *et al.*, 2005). Comme les cabosses de cacao ont besoin de 6 à 7 mois pour mûrir, la baisse observée du rendement des fèves pourrait être due à une réduction de la nouaison et de la maturation pendant la période de sécheresse la plus intense. Des simulations effectuées par Zuidema *et al.* (2005) ont suggéré que le rayonnement annuel et le manque de précipitations pendant la saison sèche expliquaient 70 % de la variation du rendement annuel des fèves dans les plantations de cacao. Le mécanisme par lequel le déficit hydrique influe sur le développement précoce des cabosses de cacaoyer, se produit lors de la division et de l'élargissement des cellules après la pollinisation (Dante *et al.*, 2014).

1.2.2.5. Mécanismes d'adaptation au déficit hydrique

Le dessèchement progressif du sol entraînerait des résistances au transport de l'eau, tant dans le sol qu'entre ce dernier et les racines. En réponse à ce phénomène, les plantes peuvent jouer sur la profondeur et la densité de leur système racinaire (Durand, 2007). Les racines perçoivent l'assèchement du sol et le communiquent aux parties aériennes via des hormones de régulateurs de croissance (gibbérellines, auxines, cytokinines, éthylène, acide abscissique) qui diminuent le taux d'expansion et la conductance stomatique des feuilles, même en l'absence de changement notable du statut hydrique de ces dernières (Kramer & Boyer, 1995 ; Santos *et al.*, 2014). Les mécanismes d'adaptation globale d'une plante face au déficit hydrique apparaissent comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, anatomiques, morphologiques, physiologiques et biochimiques (Santos *et al.*, 2014). Elles peuvent :

- échapper au stress en achevant leur cycle de vie avant que celui-ci ne s'installe (ce qui n'est pas réalisable dans une culture pérenne comme le cacao) ;
- s'adapter au stress par des changements dans la morphologie et le modèle de croissance, ou par des changements dans la physiologie afin d'éviter les dommages au niveau cellulaire. Santos *et al.* (2014) pensent que les mécanismes physiologiques d'adaptation au déficit hydrique sont contrôlés génétiquement.

Dans le cadre d'une stratégie de tolérance à la sécheresse, les plantes peuvent maintenir leurs stomates partiellement ouverts lorsque le potentiel hydrique foliaire est faible. Cela réduit la perte d'eau par transpiration, permet de maintenir un bilan carbone positif et facilite l'absorption d'eau par le système racinaire. Chez de nombreuses espèces ligneuses, la tolérance à la sécheresse est liée à la capacité à préserver la turgescence cellulaire, le métabolisme et les fonctions physiologiques telles que l'ouverture des stomates et la photosynthèse, même en présence d'un faible potentiel hydrique. Cela contribue à la croissance des feuilles et des racines et améliore l'efficacité de l'absorption de l'eau dans des conditions de sécheresse (Santos *et al.*, 2014).

Les génotypes de cacao tolérants à la sécheresse peuvent améliorer l'absorption d'eau grâce à un système racinaire robuste, caractérisé par un plus grand volume de racines fines (diamètre < 2 mm), et en fermant partiellement les stomates pour minimiser la perte d'eau. Certains génotypes peuvent également maintenir des processus physiologiques même dans des conditions de carence en eau (Santos *et al.*, 2017).

1.3. PROPRIETES ÉDAPHIQUES

Cette partie présente brièvement les propriétés morphologiques, chimiques et hydrodynamiques des sols. Cette section vise à mettre en lumière les éléments fondamentaux nécessaires à la compréhension de la composition du sol et des processus d'infiltration de l'eau dans le sol.

1.3.1. Propriétés morphologiques

Les propriétés morphologiques des sols se caractérisent par la nature de leurs constituants élémentaires à savoir le sable, le limon et l'argile ainsi que par la formation d'agrégats, de grumeaux, d'horizons et de profils pédologiques, lesquels constituent les différentes couches de la couverture pédologique (Kissou *et al.*, 2014).

1.3.1.1. Texture

La texture du sol correspond à la répartition granulométrique des particules minérales élémentaires selon leur taille. Elle traduit la proportion relative des différentes fractions constitutives du sol à l'état primaire, à savoir le sable, le limon et l'argile, qui en constituent les unités texturales de base. L'analyse granulométrique permet ainsi de dissocier le sol en plusieurs classes texturales telles que les sols sableux, argileux, limoneux, sablo-limoneux, limono-argileux ou encore sablo-limono-argileux. La granulométrie renseigne sur la composition du sol en pourcentage (%) de chaque fraction, déterminée en fonction des classes de taille des particules (Delaunoy, 2006 ; Kissou *et al.*, 2014).

1.3.1.2. Structure

La structure est un état qui peut évoluer dans le temps, on peut dire aussi que c'est l'organisation (mode d'assemblage) des particules élémentaires du sol par le biais des liants ou ciments organiques et minéraux à un temps donné (ou sous des conditions bien déterminées). L'élément de base de la structuration du sol est l'agrégat. C'est une caractéristique essentielle du sol qui exprime son mode de fonctionnement et qui détermine fortement ses qualités agronomiques. On distingue généralement selon la nomenclature française trois types de structures (Delaunoy, 2006, Kissou *et al.*, 2014) :

- la structure particulaire ou élémentaire, dans laquelle les constituants solides sont entassés sans aucune liaison (figure 4a).
- la structure massive, continue ou compacte, dont toute la couche du sol ou la face d'un profil (ou d'un horizon) forme un bloc unique (figure 4b).
- la structure fragmentaire, dans laquelle les constituants, assemblés en agrégats, sont groupés en éléments structuraux plus ou moins gros, l'aspect allongé, anguleux ou plus ou moins sphérique. Cette structure offre plus ou moins de facilité à la circulation de l'air et de l'eau (figure 4c).

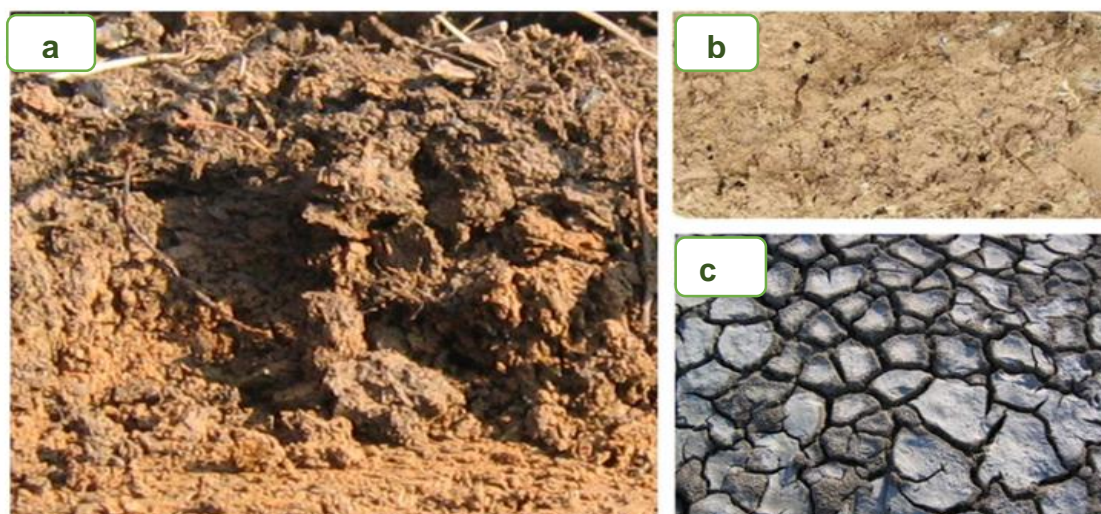


Figure 4 : Différents types de structure du sol : Structure particulaire (a), massive (b) et fragmentaire (c) du sol (Kissou *et al.*, 2014)

En cacao culture, la profondeur du sol est un facteur qui détermine la quantité d'eau susceptible d'être emmagasinée dans le sol et mise à la disposition des racines. De manière générale, plus la pluviométrie est faible et plus le sol est perméable, plus une grande profondeur du sol est nécessaire afin d'assurer une réserve hydrique suffisante pour le développement des cacaoyers. Ainsi, une profondeur de 1 à 1,5 m est suffisante pour assurer un bon développement du cacaoyer, à condition que les conditions pluviométriques soient favorables (Koko, 2008). Le sol doit permettre une bonne pénétration des racines. La présence de pierres ou de graviers peuvent gêner le développement des racines et empêcher le développement du pivot ainsi que celui des racines latérales (Kassin *et al.*, 2009). En effet, selon cet auteur, lorsque la racine pivotante du cacaoyer rencontre une induration (cuirasse ou carapace), ou un horizon très gravillonnaire, elle peut modifier sa trajectoire, changer d'aspect ou arrêter sa croissance (Kassin *et al.*, 2009). En Côte d'Ivoire, l'induration à moins de 100 cm de profondeur et le taux d'éléments grossiers supérieur à 50 % ont été fortement corrélés à la dégradation précoce des vergers de cacaoyers dans le Sud-Ouest (Koko, 2008). Ainsi, un sol idéal pour le cacaoyer doit assurer une bonne rétention en pente. Un sol à texture argilo-sableuse est préférable (Kassin *et al.*, 2009).

1.3.2. Propriétés chimiques

Les propriétés chimiques du sol sont essentielles pour déterminer sa fertilité et son potentiel de support de la vie végétale, en influençant la disponibilité des nutriments comme l'azote, le phosphore et le potassium. Ces propriétés incluent le pH du sol, qui affecte l'activité microbienne et la solubilité des éléments nutritifs, et la capacité d'échange cationique. Une

mesure de la capacité du sol à retenir et échanger les ions nutritifs. Comprendre ces facteurs aide à optimiser l'utilisation des engrais et à améliorer la gestion écologique des sols. Des normes de composition chimique des cacaoyères ont été développées en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Nigeria, au Brésil et en Malaisie (Bartley, 2005). Le tableau I présente une synthèse des informations issues de la littérature

Tableau I : Valeurs normatives des macro et micronutriments du sol sous cacaoyères (Snoeck *et al.*, 2016).

	Paramètres	Unités	Normes
Macronutriments	Potentiel Hydrogène (pH)		5,1-7,0
	Carbone Organique (C org)	%	1,7-3,2
	Azote Total (N total)	%	0,2-0,4
	Ratio Carbone-Azote (C/N)		9,5-15,5
	Phosphore Assimilable (P avail)	Ppm	6,0-15,0
	Phosphore disponible (P avail)	Ppm	12,0 - 15,5
	Potassium (K)	me/100g	0,2 - 1,2
	Calcium (Ca)	me/100g	4,0 -18,0
	Magnésium (Mg)	me/100g	0,9 - 4,0
	Aluminium (Al)	me/100g	0,1 - 1,5
	Capacité d'Echanges Cationique (CEC)	me/100g	12 – 30
	Micronutriments	Fer (Fe)	Ppm
Manganèse (Mn)		Ppm	3 – 12
Cuivre (Cu)		Ppm	0,4 - 1,8
Zinc (Zn)		Ppm	0,5 - 2,2
Bore (B)		Ppm	0,16 - 0,90
Equilibres chimiques	RNtPt		1,5
	RCN		9 – 15
	R(SBE+6,15)/N		8,9
	R K/(SBE)		8
	(S/CEC)*100		60
	R Mg/(SBE)		24
	R Ca /(SBE)		68

Note: 1 me/100g : 1 milliequivalents (me) de charge échangeable pour 100 g de sol ; 1 ppm:1 milligramme/kilogramme

S : Somme des bases échangeables ($\text{Ca}^{2+} + \text{K}^+ + \text{Na}^+ + \text{Mg}^{2+}$)

R : Rapport entre les éléments chimiques

1.3.3. Propriétés hydrodynamiques

Les propriétés hydrodynamiques des sols représentent les fonctions de rétention en eau et de conductivité hydraulique. Ils régissent les écoulements d'eau et de solutés de la surface jusqu'aux nappes souterraines. La caractérisation et la compréhension de cette dynamique de circulation et d'infiltration de l'eau sont important pour déterminer des ressources en eau disponibles pour la nutrition de la plante. Ces propriétés dépendent de l'aération, de

l'organisation spatiale des constituants solides du sol en agrégats emboîtés, de la réactivité des surfaces, des interactions organo-minérales, de la macroporosité, de la biodiversité, des teneurs en matières organiques et éléments assimilables, ainsi que de la dynamique des populations microbiennes (Bruand *et al.*, 2002).

Les propriétés hydrodynamiques peuvent être évaluées par des mesures directes, par des tests, ou encore peuvent être estimées à partir d'autres propriétés du sol. Ces mesures établissent des relations entre des propriétés hydriques du sol, qui s'expriment par la perméabilité (Ks), humidité pondérale (hp), la teneur en éléments grossiers (eg), la densité apparente (da), la réserve utile (Ru) et la porosité (Por) (Bruand *et al.*, 2002 ; Dörfliger & Gascuel, 2014). Elles permettent de mesurer la quantité d'eau que le sol peut contenir et restituer à la plante. Ses variations dépendent des précipitations, de la température et de l'occupation du sol (Bruand *et al.*, 2002).

1.3.3.1. Perméabilité

La perméabilité du sol (Ks) est un phénomène de transfert de l'eau dans les sols qui se traduit par la facilité ou la difficulté qu'à l'eau de traverser un sol. Les géologues et hydrologues ont appelé ce paramètre K, coefficient de perméabilité (Behzad, 2013).

La conductivité hydraulique d'un sol (k) est fonction de plusieurs facteurs (Perez, 2014). Les plus importants sont recensés ci-dessous :

- la granulométrie ;
- l'indice des vides (e) ;
- l'arrangement des particules ;
- la nature du fluide interstitiel.

La conductivité hydraulique est connue comme étant très variable spatialement. Elle varie également en fonction de la taille des pores. Les sols à texture grossière ont des pores plus grands et une conductivité plus élevée que les sols à texture fine (Perez, 2014).

1.3.3.2. Porosité

D'une manière générale, la porosité (por) d'un sol est définie comme étant sa capacité à l'état solide à se laisser pénétrer par un fluide. Elle est dépendante de l'importance du pourcentage des vides que contient le sol (Nsanjifura, 2015).

Comme tout milieu à caractère discontinu, le sol peut être considéré comme un assemblage de pleins et de vides, l'organisation des uns conditionnant les caractéristiques des autres. Les pleins sont constitués par la phase solide, squelette et plasma (argile + substances organiques

et colloïdales diverses). Les vides occupés par les phases liquides et gazeuses représentent le fonctionnement physico-hydrigue des sols (Nsanzimfura, 2015).

1.3.3.3. Densité apparente

La densité apparente (d_a) de sol correspond au poids sec d'un volume de sol non remanié (structure préservée). L'intérêt de mesurer la densité apparente sur un échantillon non remanié est de pouvoir prendre en compte les fractions solides ainsi que la porosité. En raison des propriétés de gonflement ou de retrait des matériaux pédologiques, la densité apparente varie selon le degré d'humidité de l'échantillon. De ce fait, elle est déterminée à un état standard qui est l'état sec (séchage à 105°C). L'estimation de la densité apparente nécessite la mesure du poids de l'échantillon et de son volume apparent. (Quentin, 2020).

1.3.3.4. Humidité pondérale

L'humidité pondérale (H_p) est la masse d'eau relative à la masse des particules de sol sec. H_p est un nombre sans dimension qui s'exprime souvent en pourcentage, pour des sols minéraux, de 5 à 40%. Dans le cas de sols organiques (tourbe) H_p peut largement dépasser les 100% et atteindre 1000%, voire plus (Quentin, 2020).

1.3.3.5. Réserve utile en eau

La réserve utile (R_u) est une propriété fonctionnelle définie comme la capacité du sol à stocker l'eau et à la restituer à la plante (Cousin *et al.*, 2003). Historiquement, la R_u était orientée comme un paramètre lié à la plante, visant à stocker et à restituer l'eau disponible à ces racines. Cette définition décompose la réserve utile en deux propriétés : la capacité du sol à stocker l'eau et la capacité de la plante à prélever l'eau stockée dans le sol (Quentin, 2020). La texture joue un rôle déterminant pour la réserve utile en eau. La réserve utile est faible pour les sols à texture sableuse, maximale pour les sols à texture limoneuse. Cette réserve diminue pour les sols argileux en raison du point de flétrissement élevé. La réserve utile en eau et sa répartition dans le profil du sol sont fortement corrélées avec la perméabilité du sol (Haghnazari *et al.*, 2015).

1.3.3.6. Éléments grossiers

Les éléments grossiers (e_g) correspondent aux constituants minéraux du sol de diamètre supérieur à 2 mm. Les éléments grossiers de par leur volume d'occupation dans le sol et par leur nature lithologique, modulent plus ou moins la capacité de rétention du sol. En considérant uniquement le volume occupé par les éléments grossiers pour un horizon donné, un sol caillouteux présente une réserve utile en eau plus faible qu'un sol non caillouteux (Cousin *et al.*, 2003). La teneur en éléments grossiers est caractérisée par son abondance dans un horizon

donné (Cousin *et al.*, 2003) Les études de Algayer *et al.* (2020) ont montré que la pétrographie des éléments grossiers joue un rôle important sur la capacité de rétention en eau du sol. En effet, l'eau retenue par les éléments grossiers peuvent représenter jusqu'à 60% de l'eau utile pour le plant pour un horizon donné (Tetegán *et al.*, 2011). De plus, Algayer *et al.* (2020) ont également mis en évidence une meilleure corrélation entre la teneur en élément grossiers estimé et un indice de croissance des arbres.

1.4. LOCI DE CARACTERES QUANTITATIFS ET METHODES D'IDENTIFICATION

1.4.1. Loci de caractères quantitatifs

1.4.1.1. Définition

Les loci de caractères quantitatifs (*Quantitative Trait Loci*) ou QTLs sont des régions spécifiques du génome associé à la variation d'un caractère quantitatif dans une population. Ces régions sont identifiées grâce à des marqueurs génétiques à l'aide de méthodes de cartographie génétique ou d'associations génomiques. Ces QTLs sont généralement responsables d'une faible partie de la variation phénotypique observée pour les caractères quantitatifs (Gallais, 2013 ; Gallais, 2015).

1.4.1.2. Outils d'identification des QTLs

La réussite des méthodes d'identification des QTLs nécessite la maîtrise des outils moléculaires. Ces outils moléculaires recherchent des marqueurs qui sont étroitement associés à des QTL contrôlant les caractères (Tripathi & Khare, 2016).

1.4.1.3. Marqueurs moléculaires

Les marqueurs moléculaires sont des séquences spécifiques d'ADN (ou d'ARN) permettant d'identifier, de différencier ou de suivre des segments particuliers du génome entre individus, variétés ou espèces.

Les marqueurs moléculaires ont évolué au fur et à mesure des avancées technologiques. Les premiers sont basés sur la taille des fragments amplifiés aléatoirement (RAPD) ou non (AFLP) (Williams *et al.*, 1990) et sur la taille des fragments de restriction de la molécule d'ADN (RFLP). En effet, les premières techniques de génotypages de l'ADN étaient basées sur le polymorphisme de longueur de fragment de restriction (RFLP) (Bernatsky & Tanksley, 1986). Les techniques RFLP radioactives utilisaient l'hybridation et le chronophages. Elles ont finalement été remplacées par des marqueurs basés sur la PCR moins complexes et plus rentables.

Par la suite, il y'a eu la découverte des marqueurs microsatellites, qui sont des motifs répétés de courtes séquences d'ADN (3 à 4 pb). Les microsatellites ont été particulièrement utiles comme marqueurs génétiques (Litt & Luty, 1986). Ils sont relativement peu coûteux, abondants dans les génomes des plantes et plus informatifs que les marqueurs bi-alléliques (SNP). Les microsatellites sont plus informatifs que les marqueurs bi-alléliques tels que les SNP en raison de leur caractère multiallélique, de leur fort polymorphisme et de leur nature codominante, qui confèrent un pouvoir discriminant élevé pour l'analyse génétique.

Les marqueurs à polymorphisme mono nucléotidique (SNP) (Gallais, 2013) sont couramment utilisés dans les études de diversité génétique, de cartographie génétique, de détermination de QTLs et de GWAS. Ils ont été utilisés chez le cacaoyer, pour déterminer la structure génétique des accessions ainsi que leur appartenance aux dix groupes génétiques actuellement connus (Motamayor *et al.*, 2008 ; Looor *et al.*, 2015).

Par ailleurs, l'amélioration du débit de séquençage de Sanger dans les années 1990, combinée au démarrage des programmes de séquençage du génome et de l'étiquette de séquence exprimée (EST) chez les espèces végétales modèles, a conduit à l'accélération de l'identification de la variation à la résolution de la paire de bases. L'avènement des nouvelles technologies de séquençage de l'ADN a conduit à la détection rapide du polymorphisme nucléotidique unique (SNP) à l'échelle du génome chez diverses espèces végétales (Olivier, 2005).

1.4.1.4. Génotypage par séquençage

Le génotypage par séquençage (GBS) est une procédure robuste, simple et peu coûteuse pour la découverte des polymorphismes mononucléotidiques (SNP). Développée par Elshire *et al.* (2011), cette approche réduit la complexité du génome en capturant de manière reproductible une fraction du génome à l'aide d'enzymes de restriction. Le principe du GBS peut être résumé comme suit (figure 5) : (i) l'ADN de haut poids moléculaire est extrait et digéré en utilisant une ER spécifique préalablement définie ; (ii) des adaptateurs dotés de codes à barres sont ensuite ligaturés aux extrémités collantes de chaque individu ; (iii) les différents échantillons sont alors combinés en une seule librairie, et (iv) une amplification PCR est effectuée. Par la suite, (v) ces librairies sont envoyées à séquencer pour obtenir des séquences (« reads ») de 100 à 500 paires de base (pb), selon l'appareil employé. Cependant, après le séquençage de la librairie GBS, la réalisation de l'analyse bio-informatique des séquences constitue un véritable défi pour l'analyse de la grosse base de données générée.

Grâce à l'avènement du séquençage de nouvelle génération, des technologies de génotypage, des outils d'analyse bio-informatique ainsi que des bases de données génétiques accessibles au grand public, d'énormes progrès ont été effectués dans l'amélioration génétique des plantes tant sur le plan du rendement, de la résistance aux maladies que de la qualité nutritionnelle (biofortification) (Elshire *et al.*, 2011).

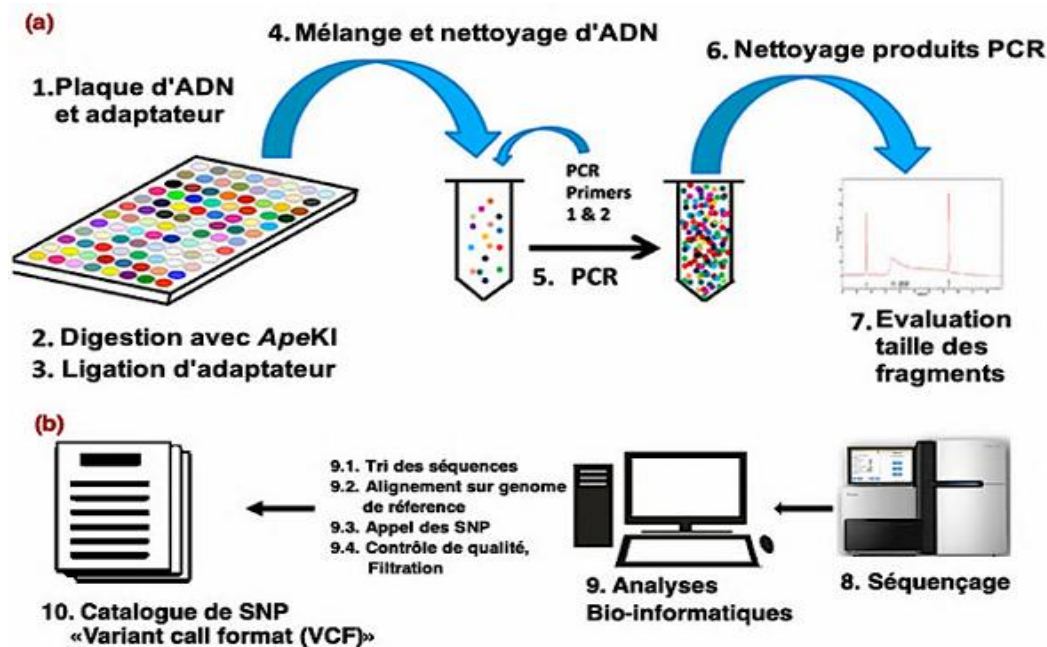


Figure 5: Procédure de détection des marqueurs SNP par une approche GBS (Elshire *et al.*, 2011).

(a) préparation de la librairie GBS (1,2,3,4,5,6, et 7) et (b) révélation des séquences par la méthode bio-informatiques (8, 9 et 10).

1.4.1.5. Polymorphisme mono nucléotidique

Le polymorphisme mononucléotidique (SNP) est une variation de la séquence d'ADN qui se produit lorsqu'un seul nucléotide (A, T, G ou C) diffère parmi les membres d'une espèce. Le SNP est le système de marqueur le plus abondant à la fois dans le génome des animaux et des végétaux et a récemment émergé comme marqueurs moléculaires de nouvelle génération pour diverses applications. Étant binaires ou co-dominants, ils sont capables de discriminer efficacement les allèles homozygotes et hétérozygotes. Les SNP sont beaucoup utilisés dans les analyses de diversité génétique et de la cartographie des populations (Santoni *et al.*, 2000). Les SNPs sont repérés en compilant des données issues du séquençage. On les trouve dans les parties codantes et non codantes d'un génome. Ils sont révélés par des techniques rapides de marquage moléculaire (Kim & Misra, 2007). Les polymorphismes nucléotidiques simples (SNP) sont des marqueurs qui se sont avérés indispensables pour la cartographie des gènes

candidats, la sélection assistée par marqueurs et la SAM, ainsi que pour le clonage des gènes sous-jacents aux caractères sur la base de cartes génomiques (Batley & Edwards, 2007).

1.4.2. Méthodes d'identifications des QTLs

Il existe deux méthodes principales d'identification des QTL associés à un caractère agronomique recherché. La première est une méthode de cartographie biparentale qui repose sur l'étude de plusieurs descendants issus du croisement entre deux parents (Xiaopeng *et al.*, 2016). La seconde, est la méthode d'association pangénomique (« Genome-Wide Association Study (GWAS) »). Celle-ci repose sur l'étude d'une large collection de lignées non apparentées (Orazaly *et al.*, 2018). Qu'un QTL soit identifié par la méthode de cartographie biparentale ou par GWAS, l'intérêt qu'on lui donne est corrélé avec la proportion de la variation phénotypique qu'il contrôle mais surtout avec sa stabilité (reproductibilité à travers différents environnements) (Orazaly *et al.*, 2018). La réussite des méthodes d'identification des QTLs nécessite la maîtrise des outils moléculaires. Ces outils moléculaires recherchent des marqueurs qui sont étroitement associés à des QTL contrôlant les caractères d'intérêt (Tripathi & Khare 2016). Dans cette étude la méthode de cartographie d'association pangénomique (GWAS) sera utilisée pour l'identification des QTLs.

1.4.2.1. Cartographie biparentale

La cartographie biparentale aussi connue sous le nom de cartographie de liaison génétique nécessite la production d'une population en ségrégation, laquelle est généralement obtenue en croisant deux parents présentant des différences phénotypiques significatives pour au moins un caractère d'intérêt. À cet égard, différentes populations de cartographie peuvent être utilisées comme la seconde génération filiale (F2), des lignées haploïdes doublées « double haploïde (DH) », des lignées consanguines recombinantes (« recombinant inbred line » ou RIL), des lignées isogéniques « near isogenic lines » ou NIL) ainsi que des lignées rétrocroisées (« backcross » ou BC) (Meksem & Kahl, 2005).

L'approche de cartographie biparentale nécessite la création d'une carte génétique rassemblant les informations génétiques de deux parents différents (Iquiria, 2014).

Une stratégie d'établissement de la carte biparentale chez des arbres pérennes hétérozygotes a été proposée par Wu *et al.* (2004). Cette stratégie est appelée Pseudo-test-cross et profite du niveau élevé d'hétérozygotie de certaines espèces.

La ségrégation de la descendance permet d'obtenir de façon simultanée les cartes génétiques de deux parents. On peut ensuite établir une carte consensus à l'aide de marqueurs communs et hétérozygotes chez les deux parents, et qui servent de marqueurs « ponts » entre les cartes

génétiques des deux parents. De nombreuses cartes de plantes tropicales et d'espèces forestières ont été construites avec cette approche (Lanaud *et al.*, 2003 ; Wu *et al.*, 2004).

Malgré ses nombreuses contributions à l'acquisition de connaissances sur la cartographie génétique des caractères d'intérêt, la cartographie biparentale présente toujours certains défis et lacunes :

- plusieurs années de travail pour obtenir une population de cartographie,
- les QTL identifiés à l'issue de ces méthodes ne sont valables que pour cette population, car la diversité allélique (une différence dans la chaîne d'acides nucléiques constituant le gène) observée se limite à celle des deux parents,
- elle offre une faible résolution pour identifier d'éventuels gènes candidats, car les régions génomiques dans lesquelles se trouvent les QTL sont généralement très grandes.

En revanche, la méthode d'association pangénomique « Genome wide association study (GWAS) » représente une approche passionnante et prometteuse pour surmonter les problèmes cités ci-dessus au sein d'une population d'individus non apparentés.

1.4.2.2. Cartographie d'association pangénomique

La cartographie d'association consiste à évaluer l'association (ou la liaison) entre chaque marqueur polymorphe (SSR ou SNP) et le phénotype d'intérêt dans un panel composé d'un grand nombre d'individus. Le principe de la génétique d'association est basé sur la diversité naturelle d'une population et repose sur la même logique que la détection de QTL (liaison génétique entre un marqueur moléculaire et le caractère d'intérêt).

Les études GWAS sont conçues pour évaluer les déterminants génétiques de presque tous les caractères qualitatifs ou quantitatifs (Gurgul *et al.*, 2014).

Le GWAS consiste à évaluer statistiquement l'association entre chaque marqueur génotypé (le plus souvent des SNP) et la variation d'un phénotype d'intérêt (Korte & Ashley, 2013).

Contrairement à la méthode biparentale où la diversité allélique se limitait à celle présente au sein des deux parents, le GWAS bénéficie d'une diversité allélique plus large grâce à la diversité génétique naturelle au sein de la population d'étude. Il ne nécessite pas un croisement et offre également une plus grande résolution pour la détection des QTL grâce aux événements historiques de recombinaison entre les individus de la population d'étude (Korte & Ashley, 2013). Le succès d'une analyse GWAS repose sur la variation phénotypique, la structure de la population et sur des méthodes d'analyses statistiques robuste.

La réussite d'une étude de GWAS dépend aussi d'un phénotypage aussi précis que possible du caractère d'intérêt ainsi que l'intensité du phénotypage (taille de la population) (Würschum, 2012). Ainsi, la variance phénotypique est la résultante de la variance génétique et environnementale (Würschum, 2012).

Bien que les études GWAS aient le potentiel de détecter les polymorphismes génétiques sous-jacents aux caractères importants, les faux positifs sont une préoccupation majeure et peuvent être partiellement attribués à de fausses associations causées par la structure de la population ou relations familiales (« kinship ») entre les individus d'une cohorte donnée (Zhang *et al.*, 2010).

1.4.2.3. Méthodes d'analyses statistiques

Plusieurs méthodes de cartographies d'association sont couramment utilisées pour identifier les QTLs. Il s'agit du modèle linéaire généralisé (GLM) (Nelder & Wedderburn, 1972), du modèle linéaire mixte (MLM), du modèle compressé (CMLM) (Zhang *et al.*, 2010), du modèle à probabilité circulaire unifiée fixe et aléatoire (FarmCPU) (Liu *et al.*, 2019) et du modèle BLINK (information bayésienne et de déséquilibre de liaison) (Huang *et al.*, 2019).

Le modèle GLM établit une relation linéaire directe entre les génotypes (marqueurs SNP) et les caractères phénotypiques, sans prendre en compte la structure de la population ni la parenté entre individus. Bien qu'il soit simple et rapide à exécuter, il présente un risque élevé de faux positifs en raison de l'absence de contrôle de la structure génétique.

En revanche, les modèles MLM et CMLM intègrent des effets fixes, notamment ceux issus de l'analyse en composantes principales (ACP), utilisée ici pour modéliser la structure de la population (avec trois axes principaux ont été retenus), ainsi que des effets aléatoires polygéniques via une matrice de parenté (matrice K). Cette approche permet de réduire les faux positifs en prenant en compte à la fois de la stratification de la population et les relations génétiques entre individus.

Le modèle FarmCPU combine de manière interactive des effets fixes et aléatoires, et sélectionne un sous-ensemble de SNPs significatifs à chaque étape. Cette méthode permet d'améliorer l'efficacité computationnelle et la puissance de détection, mais elle peut être sensible à la colinéarité entre marqueurs, ce qui peut entraîner de faux négatifs.

Enfin, le modèle BLINK, qui remplace les effets aléatoires par des effets fixes sélectionnés selon l'information bayésienne. Il exploite le déséquilibre de liaison pour améliorer à la fois la

vitesse de traitement et la puissance statistique. Il est particulièrement efficace dans les études GWAS à grande échelle avec un grand nombre de SNPs.

Ensemble, ces modèles offrent des approches complémentaires pour réaliser la cartographie d'association sur du matériel génétique apparenté et non apparenté (Bernard *et al.*, 2025).

1.4.2.4. Visualisation des QTLs

Différents outils informatiques intégrant des modèles statistiques ont été développés, pour la visualisation des résultats de cartographie d'association. Ces outils offrent une visualisation graphique des résultats d'analyses, permettant d'apprécier la qualité des résultats. Cette visualisation graphique est observée par le diagramme quantile-quantile et le diagramme « Manhattan ». Le diagramme « Manhattan » indique le degré de signification de l'association entre la variation allélique au locus du marqueur et la variation phénotypique du caractère par l'affichage de la valeur des tests statistiques (valeurs P en ordonnées). Sur ce même graphique, les positions physiques des marqueurs tout au long du génome, chromosome par chromosome, sont fournies (Würschum, 2012).

1.4.3. Cartographie des QTLs chez le cacaoyer

Chez le cacaoyer, des études de détection de QTL ainsi que de GWAS ont été menées et ont permis de mettre en lumière un grand nombre de QTL associés à divers caractères phénotypiques tels que des caractères associés au rendement, à la résistance aux maladies ou encore aux critères de qualité des fèves.

1.4.3.1. Auto-Incompatibilité

Les études de Royaert *et al.* (2011) ont mis en évidence des marqueurs associés aux traits d'auto-incompatibilité dans une population en ségrégation de *Theobroma cacao* L. Deux loci putativement impliqués dans l'auto-incompatibilité ont été observés pour le pourcentage de nouaison. Un (1) QTL était localisé au sein du chromosome 4 et l'autre dans le chromosome 7 (Royaert *et al.*, 2016). Plus récemment, deux loci ont été identifiés, sur le chromosome 1 et sur le chromosome 4, comme étant impliqués dans l'auto-incompatibilité du cacaoyer par deux processus différents. Les deux locus sont responsables de la sélection gamétique. Seul le locus sur le chromosome 4 est impliqué dans la chute principale des fruits (Lanaud *et al.*, 2017).

1.4.3.2. Résistance aux maladies

Un grand nombre d'analyses génétiques ont été menées dans le but de détecter des QTLs et de réaliser des associations génétiques avec la résistance aux maladies du cacaoyer (Motilal *et al.*, 2016). Ces analyses ont porté généralement sur les maladies des espèces de *Phytophthora* (Flament *et al.*, 2001 ; Risterucci *et al.*, 2003), la maladie du balai de sorcière et à la moniliose (Akaza *et al.*, 2016) chez le cacaoyer. Une méta-analyse regroupant l'ensemble des maladies a également été réalisée par Lanaud *et al.* (2009). Lors de cette étude, des QTLs consensus ont pu être identifiés sur le génome du cacaoyer.

1.4.3.3. Qualité des fèves

Une étude de cartographie des QTLs sur les déterminismes génétiques de la qualité des fèves de cacao a été réalisée par Lanaud *et al.* (2009). Cette étude a porté sur l'identification des QTLs associés à la teneur de la matière grasse, la qualité sensorielle ou encore la taille des fèves. Une autre étude réalisée par Mustiga *et al.* (2019) portant sur la composition en acides gras et la teneur en matière grasse a permis de mettre en lumière plusieurs QTL dont un majeur sur le chromosome 4. Dans cette même étude et indépendamment des analyses QTL, ils ont pu montrer l'impact des facteurs climatiques sur la composition en acides gras.

1.4.3.4. Tolérance à la sécheresse

Bae *et al.* (2008) ont identifié des gènes impliqués dans la biosynthèse des polyamines. Les niveaux de polyamine sont associés à la réponse à la sécheresse. Cette découverte devrait faciliter le processus d'amélioration de la tolérance à la sécheresse du cacaoyer en modifiant les niveaux de polyamines par le biais de la sélection génomique. Cependant peu d'étude de cartographie d'association pour l'identification des QTLs de résistance à la sécheresse ont été réalisées chez le cacaoyer.

DEUXIÈME PARTIE : MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. PRESENTATION DES ZONES D'ÉTUDE

Les zones de production de cacaoyer d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo ont été sélectionnées dans le cadre de cette étude, afin d'évaluer l'effet du déficit hydrique sur la fertilité du sol et sur les caractéristiques agro-morphologiques du cacaoyer.

2.1.1. Situation géographique de la zone d'Abengourou

La zone d'Abengourou est située à l'Est de la Côte d'Ivoire. Abengourou est le chef-lieu de la région de l'Indénié-Djuablin, et la capitale du district de la Comoé. Abengourou est à 210 kilomètres d'Abidjan, à la frontière avec le Ghana. Selon le rassemblement général de la population et de l'habitat en 2021, la population d'Abengourou est estimée à plus de 164 424 habitants (RGPH, 2021). Cette zone est située dans la première boucle de production du cacao. Elle appartient au domaine de la forêt dense humide (Assiri *et al.*, 2009) (figure 6).

2.1.2. Situation géographique de la zone de Bouaflé

La zone de Bouaflé est située au centre-ouest de la Côte d'Ivoire. Bouaflé est à la fois le chef-lieu du département éponyme et de la région de la Marahoué. En 2021, sa population était de 213 967 habitants avec une superficie de 4 214,5 km². Ce qui en fait la treizième ville la plus peuplée de la Côte d'Ivoire (RGPH, 2021). Bouaflé est située dans la zone intermédiaire de production du cacao et elle est une zone essentiellement agricole (Assiri *et al.*, 2009) (figure 6).

2.1.3. Situation géographique de la zone de Divo

La zone de Divo est située à 188 kilomètres d'Abidjan, Divo est la ville d'origine du peuple autochtone Djiboua dont la langue est le dida. Elle est une commune, un chef-lieu de sous-préfecture et de département. Sa population est estimée à 294 559 habitants, ce qui en fait la sixième ville la plus peuplée de la Côte d'Ivoire (RGPH, 2021). Dans cette zone, la cacaoculture s'est développée de manière vertigineuse sur fronts pionniers au cours des années 1970 et 1980 (nouvelle boucle du cacao) (Assiri *et al.*, 2009) (figure 6).

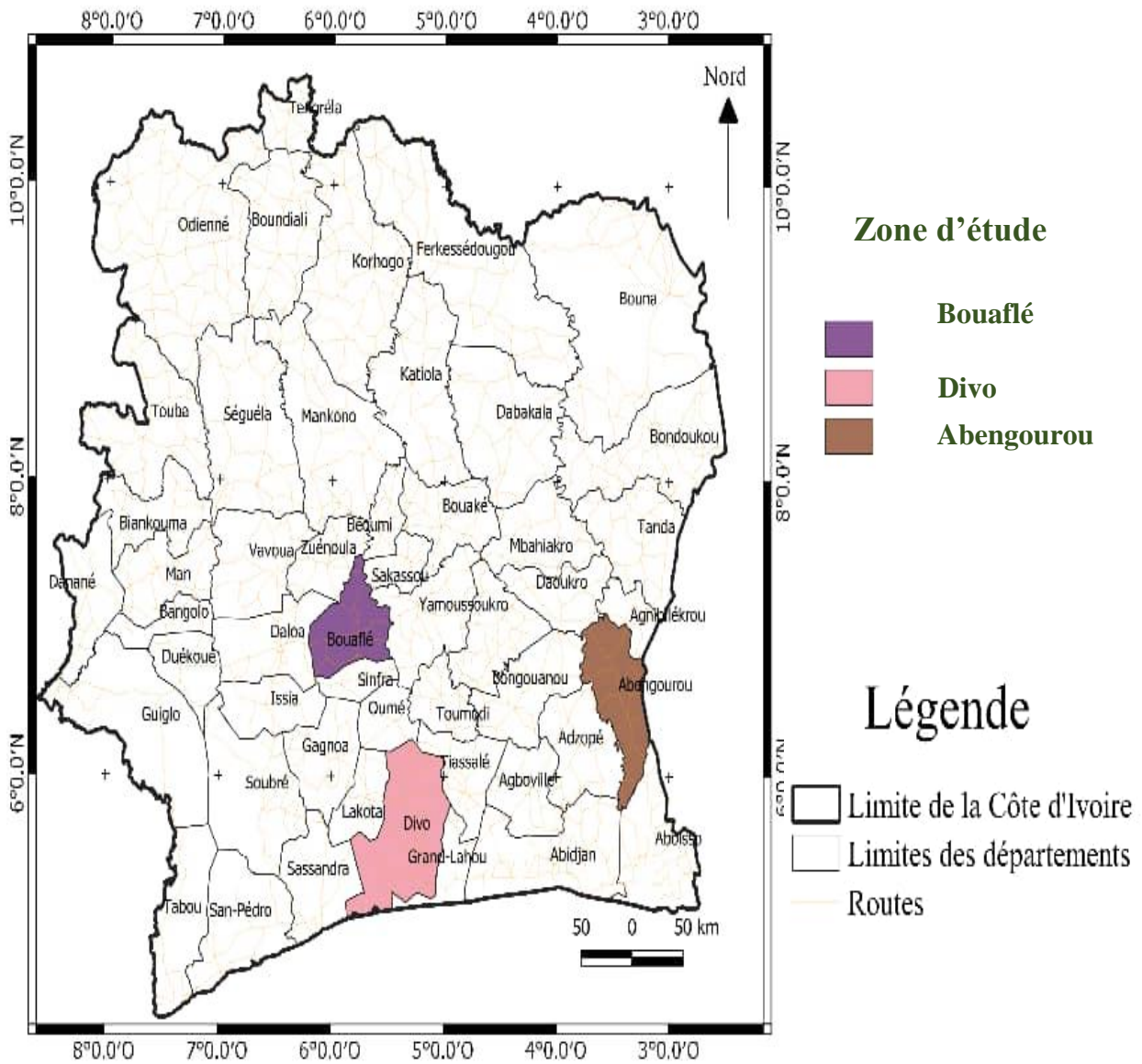


Figure 6 : Cartographie des zones d'études

2.1.4. Climat de la zone d'Abengourou

La zone d'Abengourou est marquée par un climat de type sub-équatorial, chaud et humide (Guy & Tia, 2021). La figure 7 présente le diagramme ombrothermique de la zone d'Abengourou qui a été réalisé à partir des données pluviométriques et thermiques moyennes mensuelles sur une période de 10 ans (2013 à 2023). Le diagramme permet de constater que cette zone est caractérisée par trois mois (décembre, janvier et février) secs consécutifs. Cette zone est marquée par deux pics de précipitations. Le premier pic est observé au mois de Mai avec une pluie de 1098 mm de pluie. Le deuxième pic est enregistré au mois d'octobre avec 1158 mm de pluie. Les températures moyennes mensuelles sont comprises entre 25,6° C et 28,8° C. Ainsi du point de vue climatique, la zone d'Abengourou se caractérise par un régime hydrique déficitaire pour la production du cacao.

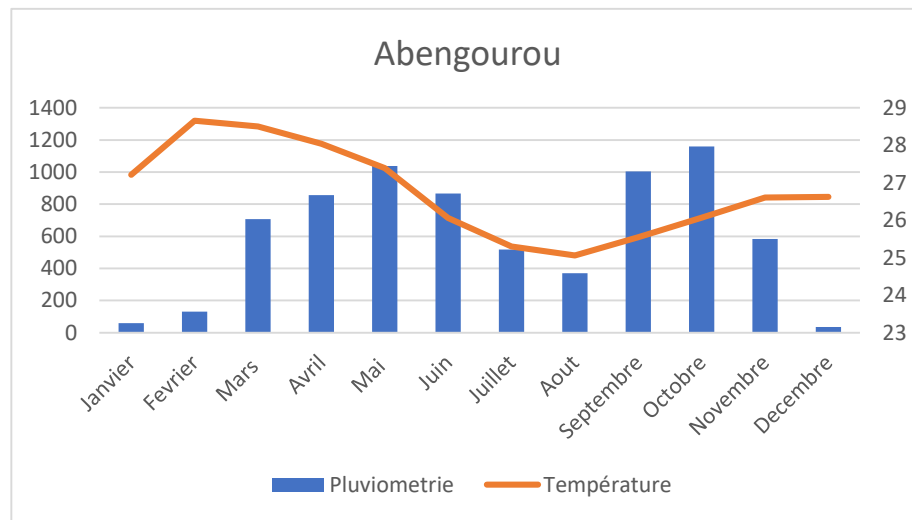


Figure 7. Diagramme ombrothermique de la zone d'Abengourou

2.1.5. Climat de la zone de Bouaflé

La zone de Bouaflé est à cheval entre les secteurs climatiques mésophile et ombrophile du domaine guinéen (Guy & Tia, 2021). La figure 8 présente le diagramme ombrothermique de la zone de Bouaflé qui a été réalisé à partir des données pluviométriques et thermiques moyennes mensuelles sur une période de 10 ans (2013 à 2023). L'analyse du diagramme permet de constater que cette zone enregistre une pluviométrie relativement faible, avec un pic de 1017 mm de pluie. Elle est caractérisée également par trois mois (Décembre, Janvier et Février) secs consécutifs. Les températures sont modérées à chaudes tout au long de l'année, oscillant entre 25,2 °C en août et 29 °C en février. Les caractéristiques climatiques de la zone de production de Bouaflé font d'elle une zone à pluviométrie déficitaire pour la cacaoculture.

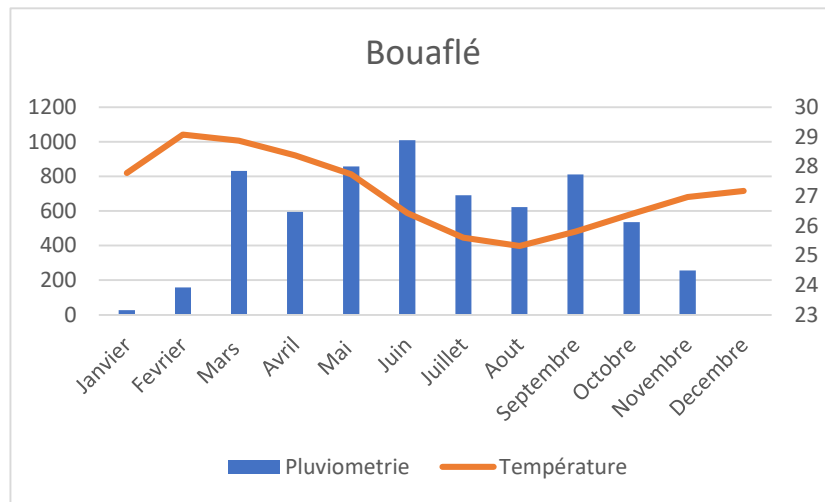


Figure 8. Diagramme ombrothermique de la zone de Bouaflé

2.1.6. Climat de la zone de Divo

La zone de Divo est soumise à un climat subéquatorial humide, caractérisée par quatre saisons : deux pluvieuses et deux sèches (Guy & Tia, 2021). La figure 9 présente le diagramme ombrothermique de la zone de Bouaflé qui a été réalisé à partir des données pluviométriques et thermiques moyennes mensuelles sur une période de 10 ans (2013 à 2023). Le diagramme révèle 7 mois (Mars, Avril, Mai, Juin, Septembre et octobre) ayant des pluies supérieures à 1200 mm avec un pic de 1810 mm de pluie observé au mois d’octobre. Les températures moyennes mensuelles oscillent entre 24,2° C et 27,2° C. Dans l’ensemble, la zone de Divo bénéficie d’un climat favorable à la culture du cacao. Elle constitue ainsi une zone à pluviométrie favorable pour la cacaoculture.

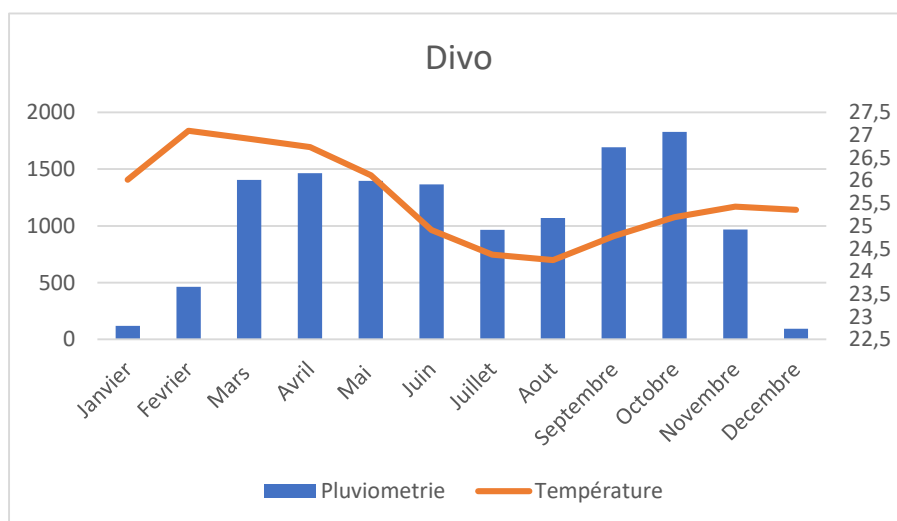


Figure 9. Diagramme ombrothermique de la zone de Divo

2.2. MATÉRIEL

Le matériel utilisé pour cette étude est constitué du matériel édaphique, du matériel végétal et du matériel technique.

2.2.1. Matériel édaphique

Le matériel édaphique a été utilisé pour réaliser premier objectif spécifique de cette étude. Cet objectif vise à évaluer l'impact du déficit hydrique sur les propriétés morpho pédologiques et hydrodynamiques des sols des parcelles de cacaoyers installés dans les zones d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo.

Cette analyse vise à déterminer dans quelle mesure les conditions de déficit hydrique modifient les caractéristiques du sol et influencent, par conséquent, le développement agro morphologique des cacaoyers établis dans ces zones.

2.2.2 Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé dans cette étude a été structuré en fonction des objectifs spécifiques de la thèse. Il comprend des familles d'hybrides, des clones parentaux ainsi qu'une descendance issue d'un croisement de type backcross.

- Dans le cadre de la vérification de la légitimité des familles d'hybrides, douze (12) clones parentaux installés dans la collection A21 ont été sélectionnés. À ceux-ci s'ajoutent quinze (15) familles d'hybrides provenant de la parcelle témoin de sécheresse. Ces génotypes ont servi de base pour l'analyse de la conformité génétique des familles étudiées.
- Pour l'évaluation de l'effet du déficit hydrique sur les composantes du rendement, quinze (15) familles d'hybrides, installées depuis 2008 dans les parcelles soumises aux conditions de sécheresse, ont été retenues. Ces parcelles sont localisées dans trois zones agroécologiques distinctes : Divo, Abengourou et Bouaflé. Pour chaque famille d'hybrides, quatre-vingt-dix (90) plants ont été évalués, à raison de trente (30) plants par famille et par zone d'étude. L'ensemble du dispositif expérimental représente ainsi un total de mille trois cent cinquante (1350) plants observés.
- Enfin, pour l'identification des loci de caractères quantitatifs (QTLs) associés à la résistance au déficit hydrique, une descendance de cent quarante-trois (143) individus issus d'un croisement de type backcross a été utilisée. Cette population a été obtenue à partir du croisement entre un pied de cacaoyer appartenant à la famille d'hybride « F8 » et le clone ICS1.

La liste détaillée de l'ensemble du matériel végétal étudié est présentée dans le Tableau II.

Tableau II : Liste du matériel végétal étudié

Clones	Groupe génétique	Familles d'hybrides	Généalogies	Descendance issue d'un croisement Back cross
IMC67	Iquitos	F1	UPA402 X UF676	
MOQ413, UPA409, UPA402, T85/799	FHA	F2	UPA409 X IFC1	
IFC5	Amelonado	F3	UPA608 X IFC412	
ICS46, POR	Criollo	F4	UPA413 X IFC1	
UF676, ICS1	Trinitario	F5	UPA603 x UF667	
PA150	Maranon	F6	UPA409 X POR	
SCA6	Contamana	F7	T85/799 X IFC15	143
		F8	SCA6 X ICS1	
		F9	PA150 X IFC5	
		F10	T79/501 X IFC5	
		F11	IFC720 X ICS46	
		F12	IMC67 X IFC1	
		F13	MOQ413 X SCA6	
		F14	POR X T60/887	
		F15	PA150 X POR	

2.2.3. Matériel technique

Le matériel technique utilisé est constitué de matériel d'analyse du sol, agronomique et de laboratoire (Tableau III, figure 10 et figure 11).

Tableau III : Liste et usage du matériel technique

Type de matériel technique	Usage
Matériel d'analyse du sol	
Un GPS model Garmin 64	Géoréférencer les parcelles
Un code Munsell	Déterminer la couleur des horizons
Un couteau de pédologie	Sonder la pénétrabilité du sol
Des fiches de description de profils pédologiques	Identifier le type de sol
Une tarière	Prélever les échantillons de sol
Un appareil photographique	Capturer les images des profils pédologiques
Matériel agronomique	
Sécateur	Récolter les cabosses
Epingle	Etiqueter des cabosses
Filets de fermentation	Micro-fermenter des fèves
Balance électronique	Peser les fèves et le matériel végétal
Pied à coulisse et mètre ruban	Prendre de mesure sur le matériel végétal
Matériel de laboratoire	
Erlenmeyer	Fondre du gel d'agarose et le tampon TBE 1X
Eprouvettes graduée de 100 ml et 1000ml	Diluer des solutions
PH-mètre	Mesurer le pH du sol
Spatules	Prélever de petites quantités d'agarose
Balance de précision	Peser les échantillons
Bain marie avec thermomètre	Chauffer des solutions
Portoirs	Porter des tubes
Vortex	Homogénéiser les solutions
Mortier et pilon	Broyer des feuilles
Centrifugeuse	Mélanger le complexe soluté-solvant
Vibro broyeur	Broyer les échantillons dans les tubes
Micro-ondes	Chauffer de la solution
Pipettes électroniques	Prélever des solutions d'ADN
Thermocycleur	Réaliser les réactions à chaînes polymérase (PCR)
Agilent tape station	Visualiser les banques du Génotypage par Séquençage (GBS)

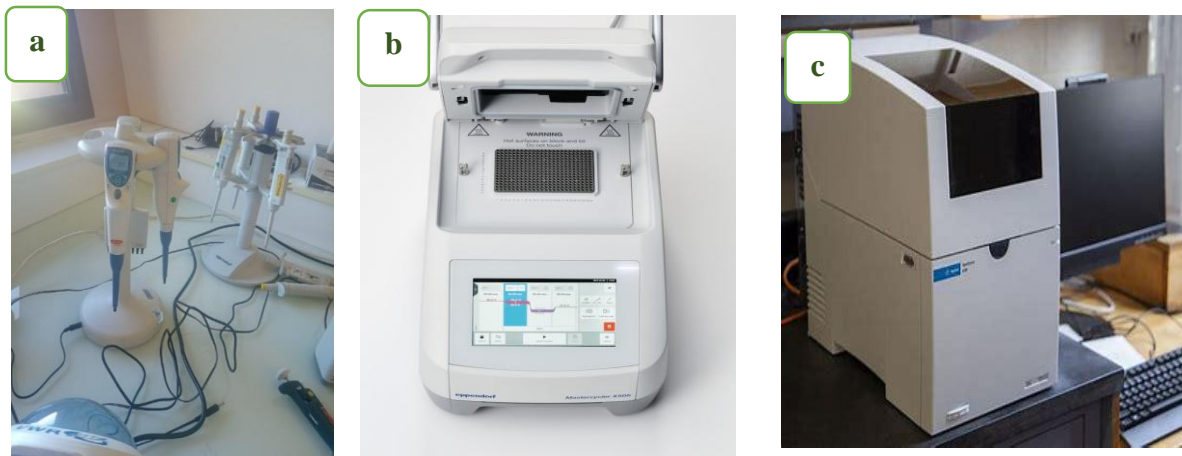


Figure 10 : Quelques matériels de laboratoire : (a) = Pipettes électroniques, (b) = Thermocycleur, (c) = Agilent tape station

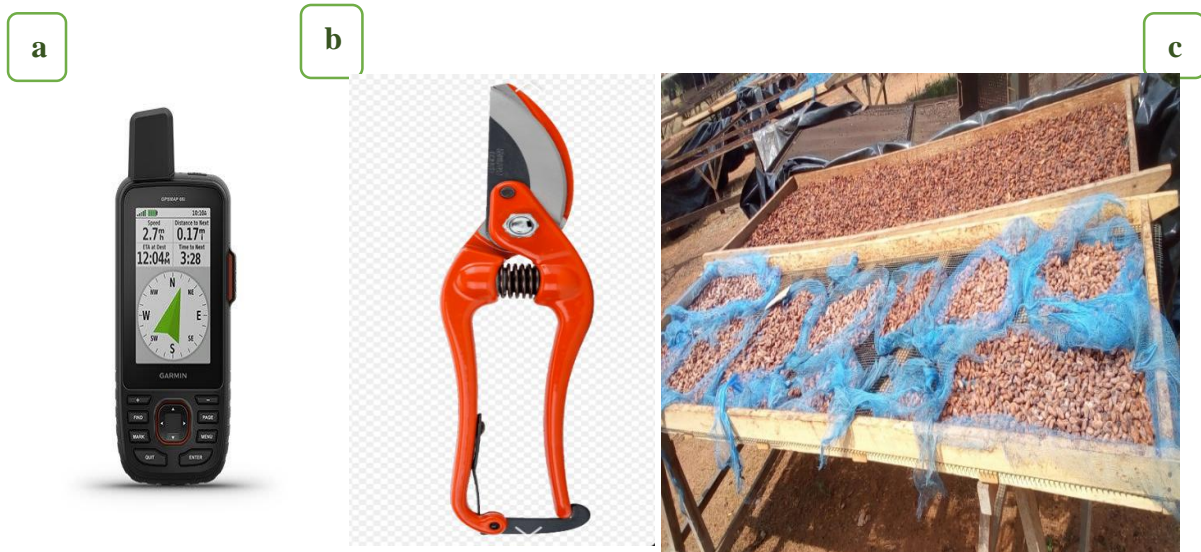


Figure 11. Quelques matériels de terrain : (a) = GPS, (b) = Sécateur, (c) = Claie de séchage

2.3. MÉTHODES

2.3.1. Mesure des paramètres morpho-pédologiques et hydrodynamiques du sol

La méthodologie adoptée dans la première partie de cette étude vise à comprendre comment le déficit hydrique modifie les facteurs édaphiques du sol.

Elle analyse les propriétés morpho pédologiques, chimiques et hydrodynamiques susceptibles d'être affectées par le déficit hydrique. Les paramètres morphologiques considérés sont la profondeur utile, la structure, la texture, les éléments grossiers et le drainage interne. Les propriétés chimiques évaluées incluent le pH, la matière organique, la capacité d'échange cationique et la disponibilité des nutriments. Les propriétés hydrodynamiques étudiées comprennent la réserve utile en eau, la porosité fonctionnelle, la conductivité hydraulique et l'infiltration.

2.3.1.1. Paramètres morphologiques du sol

Pour chaque zone d'étude, deux fosses pédologiques de 120 cm de profondeur ont été implantées. La première fosse a été ouverte au sommet et la seconde, au bas de la parcelle, soit un total de six fosses pour l'ensemble des trois zones d'études. La description des profils pédologiques et la classification scientifique adoptée sont celles de la base de référence mondiale des sols (WRB, 2014). Plusieurs critères ont été pris en compte pour déterminer le type de sol, dont l'épaisseur des horizons, la couleur, la structure, la cohésion, la texture, le taux et la nature des éléments grossiers, le drainage interne et la profondeur. La description des sols a permis de caractériser les sols et d'évaluer l'impact du déficit hydrique sur leur fertilité et sur la croissance des cacaoyers

- **Couleur du sol**

La couleur a été déterminée à l'aide du code Munsell (2000), par comparaison d'une motte humide aux couleurs standards indiquées par la teinte (Hue), la clarté (Value) et la pureté (Chroma).

- **Texture du sol**

La texture du sol a été définie en fonction de la granulométrie de ce dernier. Elle a été déterminée par projection des teneurs des différentes fractions granulométriques (argiles, limons et sables) dans le triangle textural défini par le ministère de l'Agriculture des États-Unis (USDA, 1987 ; Groenendyk *et al.*, 2015).

- **Nature des éléments grossiers**

La nature des éléments grossiers a été déterminée par observation et leur taux pondéral a été estimé selon trois niveaux : inférieur à 20 %, de 20 à 50 % et supérieur à 50 % (Yoro, 2004 ; Koko, 2008).

- **Détermination du drainage interne**

Le drainage interne a été déterminé par appréciation de la couleur du sol. Ainsi, le drainage interne est bon lorsque la couleur du sol est brune. Il est mauvais, lorsque la couleur du sol est noirâtre (Koko, 2008).

- **Profondeur utile**

La profondeur utile du sol a été déterminée en mesurant les profils des fosses à l'aide d'un metre ruban jusqu'à un obstacle (roche) ou la limite de l'enracinement des cacaoyers (Koko, 2008).

2.3.1.2. Paramètres chimiques du sol

Pour déterminer les paramètres chimiques du sol, trente points de prélèvement ont été réalisés dans chaque parcelle de cacao des trois zones d'étude, dont quinze au sommet et quinze au bas du versant, à la profondeur racinaire active (0–20 cm). Les sous-échantillons prélevés ont été mélangés pour constituer un échantillon composite représentatif de la parcelle.

Avant analyse, les échantillons composites ont été séchés à l'air libre à l'ombre pour éliminer l'humidité. Ils ont ensuite été tamisés à 2 mm pour retirer cailloux, racines et débris grossiers, puis soigneusement mélangés pour homogénéiser l'échantillon. Enfin, ils ont été conditionnés dans des récipients propres, étiquetés et conservés au sec à l'abri de la lumière jusqu'au traitement en laboratoire.

Ces échantillons ont ensuite été analysés au laboratoire de l'Institut National Polytechnique Félix Houphouët Boigny afin de déterminer les éléments suivants : la texture, les teneurs en carbone total, la teneur en Azote total, le phosphore assimilable, le potassium disponible, les bases échangeables, la capacité d'échange cationique et le pH_{eau} .

- **Carbone organique total du sol**

Le carbone organique du sol (COS) est déterminé selon la méthode Walkley & Black (1934), par oxydation du carbone organique et du bichromate de potassium ($K_2Cr_2O_7$) en présence

d'acide sulfurique, puis par dosage colorimétrique de Cr_3^+ . La teneur en matière organique du sol (MOS) est déduite du carbone organique selon l'équation suivante :

$$MOS = 1,724 C_{org}$$

Avec : C_{org} = teneur en carbone organique du sol.

- **Azote total**

La teneur en azote total (N_{total}) est déterminée par la méthode de minéralisation de Kjeldahl suivie d'un dosage de l'azote (NH_4^+) au réactif de Nessler.

Pour ce faire, les composés organiques sont détruits de manière à obtenir tout l'azote sous une même forme minérale. Après minéralisation, l'azote se trouve dans le minéralisat sous forme de NH_4^+ , et est dosé au réactif de Nessler (Kjeldahl, 2000).

- **Phosphore assimilable et bore échangeable**

Le phosphore assimilable des sols a été extrait à l'aide d'une solution de fluorure d'ammonium et d'acide chlorhydrique selon la méthode Bray I. Pour le bore échangeable, l'extraction a été effectuée à l'eau chaude et le filtrat a été analysé par colorimétrie après réaction du bore soluble avec une solution azométhine-H (Bray & Kurtz, 1945).

- **Bases échangeables**

Pour doser les bases échangeables, il a fallu les déplacer du complexe adsorbant à l'aide d'une solution d'argent ($AgNO_3$) et de thiouré (H_2NCSNH_2). Leur dosage a été effectué par spectrométrie en absorption atomique pour les cations calcium (Ca^{2+}) et magnésium (Mg^{2+}), et par spectrométrie en émission de flamme pour le cation de potassium (K^+).

- **Capacité d'échange cationique**

La capacité d'échange cationique (CEC) a été mesurée à partir de la solution contenant les bases échangeables. À partir de ces dernières caractéristiques chimiques du sol déterminées, la saturation en bases échangeables du complexe adsorbant a été déduite en utilisant l'équation suivante :

$$V = \frac{S}{CEC} \times 100$$

Où

V : saturation exprimée en %,

S : somme des bases échangeables,

CEC : capacité d'échange cationique.

• **Rapport carbone/azote**

La détermination du rapport carbone/azote (C/N) a nécessité la détermination de la teneur en carbone organique (C_{org}) et en azote organique total (Nt). Le dosage du carbone organique du sol (C_{org}) a été réalisé par la méthode Walkley et Black (1934). Quant à l'azote organique total, il a été dosé par la méthode Kjeldahl.

2.3.1.3. Paramètres hydrodynamiques du sol

Les paramètres hydrodynamiques du sol ont été déterminées au laboratoire sol-eau-plante du CNRA de Bouaké.

• **Perméabilité des sols**

La perméabilité des sols (K_s) a été évaluée par des essais Porchet, à l'aide d'une tarière de 15 cm de diamètre. Cinq trous de 70 cm de profondeur chacun ont été percés à côté des fosses de chaque parcelle. À l'aide d'éprouvettes graduées, chaque trou a été imbibé d'eau potable jusqu'à une hauteur de 45 cm au-dessus du fond. Cette hauteur d'eau a été maintenue durant quatre heures afin de saturer le sol. Par la suite, le trou a été complètement vidé et nettoyé, puis le niveau d'eau a été enregistré pour chaque puits. À ce stade, 45 cm d'eau sont à nouveau versés dans le trou et la hauteur de la surface libre de l'eau est régulièrement relevée toutes les 10 minutes. Après chaque mesure, les pertes d'eau sont compensées par apport d'eau mesuré par une éprouvette graduée, ramenant ainsi la surface libre de l'eau à 45 cm (Kouakou *et al.*, 2021). Cette opération est répétée durant une heure afin d'évaluer l'aptitude à l'infiltration des sols. L'aptitude d'infiltration est obtenue par la formule suivante :

$$KS \text{ (mm/h)} = \frac{\text{Volume d'eau introduit}}{\text{Surface d'infiltration}} \times \text{durée du test}$$

• **Densité apparente**

La densité apparente (D_a) des sols a été déterminée selon la méthode au sable telle que définie par Yoro en 2004. Pour les tranches d'épaisseur 0-20 cm et 20-40 cm, le poids sec et le volume de chaque échantillon de sol prélevé sous une plaque d'acier perforée (15 cm de diamètre) sont d'abord déterminés. La cavité est ensuite remplie à l'excès avec du sable marin de 2,5 kg

préalablement calibré. La surface de la plaque est rasée et l'excédent est récupéré dans un sachet. Au laboratoire, le sable restant est pesé, ce qui permet de déterminer la quantité de sable versée. Cette valeur correspond à la différence entre le poids initial du sable et celui du reliquat. Le volume de l'échantillon prélevé et séché est déterminant par la relation :

$$V = [(Poids\ de\ sable\ calibré - Poids\ de\ sable\ restant)] \times 1,56$$

La densité apparente de chacun des essais au sable est déterminée par la formule :

$$Da = P / V$$

Avec :

Da : densité apparente (g/cm³)

P : poids sec de l'échantillon (g)

V : volume de l'échantillon prélevé et séché (cm³).

- **Porosité totale du sol**

La porosité totale (Pt) a été déterminée en tenant compte de l'équation établie par Nsanzimfura en 2015. Elle correspond au rapport du volume des vides (Vv) accessibles à l'eau et à l'air sur le volume total apparent (V) du sol. La porosité est toujours inférieure à 1 ; elle peut également être exprimée en pourcentage.

La porosité totale est définie par l'équation :

$$Pt (\%) = (Vv / V) * 100$$

- Vv = volume des vides (cm³) accessibles à l'eau et à l'air
- V = volume total apparent du sol (cm³)
- Pt est toujours comprise entre 0 et 1, et peut être exprimée en pourcentage :

- **Humidité pondérale**

L'humidité pondérale (Hp) des sols a été déterminée par la méthode gravimétrique (GEPPA, 1981). Pour ce faire, des prélèvements d'échantillons de sol ont été effectués dans les horizons compris entre 0 et 20 cm, puis entre 20 et 40 cm de profondeur. Les échantillons ont été conservés dans une glacière jusqu'au laboratoire où des pesées ont été effectuées.

- **Stock d'eau dans le sol**

Le stock d'eau dans les sols, déterminé par la capacité de stockage en eau (CSE) a été calculée à partir de la formule établie par le GEPPA (1981) :

$$\text{CSE} = \text{Hp} \times \text{E} \times \text{Da}$$

Avec :

CSE : capacité de stockage en eau (mm) ;

Hp : humidité pondérale (%) ;

E : épaisseur de sol (dm) ;

Da : densité apparente.

- **Réserve utile en eau**

La réserve utile en eau (RU) est calculée également à partir de la formule établie par le GEPPA (1981) :

$$\text{RU} = 1/2 \times \text{CSE}$$

Avec :

RU : réserve utile en eau (mm) ;

CSE : capacité de stockage en eau (mm).

2.3.1.4. Analyses statistiques

Une analyse de la variance à un facteur a été réalisée pour évaluer l'effet zone sur chaque paramètre chimique du sol. Les corrélations entre les paramètres hydrodynamiques du sol ont été évaluées par le test de corrélation de Pearson. Le package corrplot version 2017 (Wei et Simoko, 2017) a été utilisé pour cette analyse. Les analyses statistiques des données du sol ont été réalisées avec les logiciels SAS 9.4 et R version 4.1.2.

2.3.2. Mesure de la légitimité des familles d'hybrides étudiées

Les croisements réalisés au CNRA étant issus de pollinisation manuelle et la mise en place des essais peut occasionner des hors-types. Il a donc été nécessaire, dans la deuxième partie de notre étude, de vérifier la légitimité des familles d'hybrides retenues.

Les analyses de légitimité ont porté sur treize (13) familles d'hybrides et douze (12) clones parentaux, retenus en raison de la qualité des séquences génétiques disponibles. Ces familles hybrides proviennent de croisements manuels simples réalisés entre les douze clones parentaux issus de la collection A21. Elles ont été installées dans une parcelle témoin dédiée à l'évaluation de la tolérance à la sécheresse, à la station du CNRA de Divo.

2.3.2.1. Collecte des échantillons de feuilles

Deux feuilles chlorophylliennes par arbre ont été prélevées. Les prélèvements ont porté sur trois arbres par famille et un arbre par clone. Au total, 51 échantillons de feuilles ont été

collectés. Par la suite, 8 disques foliaires ont été prélevés sur les feuilles chlorophylliennes de chacun de ces arbres. Ces disques ont été introduits dans des kits d'échantillonnage. Les kits contenant les échantillons de feuilles ont ensuite été expédiés au laboratoire de Génomique Chaâbouni (LGC) d'Angleterre pour leur génotypage.

2.3.2.2. Génotypage des échantillons

L'ADN génomique a été extrait au laboratoire de Génomique Chaâbouni (LGC, Angleterre) selon le protocole standardisé du MATAB (bromure d'ammonium triméthyle alkylique mixte), tel que décrit par Pokou et al. (2009). Le génotypage a été réalisé à l'aide de 99 marqueurs SNP polymorphes, répartis sur les chromosomes 1 à 10 du génome du cacaoyer, conformément au protocole d'Argout et al. (2011).

2.3.2.3. Mesures des paramètres de diversité génétique

L'étude de la légitimité des descendants issus de croisements simples a été réalisée à travers l'analyse de la diversité génétique. Les paramètres de la diversité génétique ont été calculés à l'aide des logiciels Genetix V4.05 (Belkhir *et al.*, 2004), Fstat v2.9.3.2 et GenAIEx v6.1 (Peakall & Smouse 2012). Pour chacun des génotypes, plusieurs paramètres de diversité génétique ont été déterminés. Il s'agit du pourcentage de loci polymorphes (P) aux seuils 95 et 99 % (Godelle *et al.*, 1998), du nombre d'allèles par locus (A) (Belkhir *et al.*, 2004), du nombre d'allèles efficace, de l'hétérozygotie observée (H_o) et attendue (H_e), de la diversité génétique totale ou l'hétérozygotie totale (H_t), de l'indice de différenciation génétique (G_{ST}) (Nei, 1978). Il s'agit également de la F_{ST} (F-statistique), qui estime la proportion de la diversité génétique inter-population par rapport à la diversité totale (Weir & Cockerham, 1984), du déficit d'hétérozygote à l'intérieur des populations (F_{IS}) ; de la diversité génétique inter-population (D_{ST}) et du déficit ou de l'excès de l'hétérozygotie (F_{IT}).

2.3.2.4. Analyse en coordonnées principales

L'analyse en coordonnées principales (PCoA) a été réalisée sur un total de 51 individus, comprenant 12 clones parentaux et 51 familles d'hybrides. Elle a permis de représenter graphiquement, dans un plan bidimensionnel, les relations structurales entre les familles d'hybrides et leurs clones parentaux. Cette approche repose sur la matrice de dissimilarité génétique entre les individus. L'ensemble des analyses a été effectué à l'aide du logiciel GenALEx 6.5 (Peakall & Smouse, 2012).

2.3.2.5. Analyse phylogénétique des populations

Une analyse phylogénétique a été réalisée en utilisant le logiciel DARwin v.5 afin d'observer les liens phylogénétiques entre les familles d'hybrides et les clones parentaux. Cette analyse a consisté à réaliser un dendrogramme à l'aide d'un algorithme bayésien basé sur le regroupement séquentiel des génotypes voisins. La robustesse des nœuds de l'arbre a été testée en appliquant 1000 bootstraps basés sur la répétabilité des individus. Les groupes génétiques ont été définis à partir du premier nœud ancestral du dendrogramme.

2.3.2.6. Analyse de la fréquence allélique.

Les données des marqueurs SNPs ont été soumises à l'évaluation de la fréquence allélique des familles d'hybrides et des clones parentaux à l'aide du logiciel STRUCTURE 2.3.4 (Porrás-Hurtado *et al.*, 2013), afin d'assigner chaque individu à un groupe génétique. Le nombre optimal de groupes K a été déterminé en utilisant la méthode d'Evanno *et al.* (2005).

Il a été évalué dans la plateforme Structure Harvester (Earl & von Holdt 2012) en appliquant le modèle d'admixture (Lawson *et al.*, 2018). Dans cette analyse, K a varié de 1 à 5, avec cinq interactions dans l'exécution du programme d'analyse. Parmi les cinq interactions, celles ayant la valeur Ln Pr (X/K) la plus élevée a été choisie et représentée sous forme de diagramme en barre colorée (Takrama *et al.*, 2014). Ensuite, une analyse a permis d'assigner de manière probabiliste chaque individu à un groupe en utilisant un algorithme bayésien.

Le coefficient d'appartenance (valeur de Q) qui varie entre 0 et 1 a été utilisé pour désigner l'appartenance d'une famille ou d'un clone à un groupe génétique. Si (valeur de $Q < 0,80$) pour un groupe spécifique alors la famille ou le clone était considéré comme un hybride et si (valeur de $Q \geq 0,80$) pour un groupe spécifique alors l'individu est considéré comme un clone parental (Li *et al.*, 2021).

2.3.3. Mesure des paramètres agro-morphologiques des cacaoyers installés dans les zones d'études

À l'issue des deux premières parties de cette étude, consacrées respectivement à l'évaluation de l'impact du déficit hydrique sur les propriétés édaphiques du sol et à la vérification de la légitimité génétique des familles d'hybrides étudiées, les bases méthodologiques sont désormais consolidées pour analyser les caractéristiques agro-morphologiques des familles d'hybrides de cacaoyer.

2.3.3.1. Dispositif expérimental

L'expérimentation a été conduite sur des plants de cacaoyer mis en place depuis 2008 (18 années) par le CNRA.

Le dispositif expérimental a été organisé selon un plan en parcelles divisées à deux facteurs. Le premier facteur correspond à la zone d'étude, comprenant trois modalités : Abengourou, Bouaflé et Divo, tandis que le second facteur est le matériel végétal, constitué de quinze (15) familles d'hybrides, identifiées de F1 à F15.

Le dispositif est structuré en neuf blocs expérimentaux, chacun regroupant l'ensemble des quinze familles d'hybrides. Ces blocs sont répartis dans les trois zones d'étude, à raison de trois blocs par zone, constituant ainsi les répétitions expérimentales.

Chaque bloc comprend douze (12) plants par famille, dont dix (10) plants utiles, implantés selon un espacement de 3 m entre les lignes et de 2,5 m entre les plants sur une même ligne. Ainsi, chaque famille d'hybrides est représentée par trente (30) plants par zone d'étude, soit quatre-vingt-dix (90) plants pour l'ensemble des trois zones. La collecte des données a porté sur un total de 1 350 plants (figure 12).

Zone de Divo

Bloc 1	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15
Bloc 2	F2	F5	F3	F1	F6	F8	F10	F14	F12	F15	F4	F7	F9	F11	F13
Bloc 3	F13	F12	F11	F9	F7	F6	F8	F4	F1	F3	F2	F5	F14	F15	F10

Zone d'Abengourou

Bloc 1	F2	F5	F3	F1	F6	F8	F10	F14	F12	F15	F4	F7	F9	F11	F13
Bloc 2	F13	F12	F11	F9	F7	F6	F8	F4	F1	F3	F2	F5	F14	F15	F10
Bloc 3	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15

Zone de Bouaflé

Bloc 1	F13	F12	F11	F9	F7	F6	F8	F4	F1	F3	F2	F5	F14	F15	F10
Bloc 2	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15
Bloc 3	F2	F5	F3	F1	F6	F8	F10	F14	F12	F15	F4	F7	F9	F11	F13

Figure 12 : Dispositif expérimental des cacaoyers installés dans les zones d'études

F : Famille d'hybrides de cacaoyer

2.3.3.2. Collecte des données

La collecte des données a été réalisée par des mesures agro-morphologiques sur 15 familles d'hybrides entre 2020 et 2023. Ces 15 familles d'hybrides sont installées dans les zones d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo.

Les paramètres agro-morphologiques mesurés ont été au nombre de dix huit (18) dont :

- Six (6) paramètres morphologiques : la hauteur, la circonférence, la densité de frondaison, la surface foliaire, l'intensité de flush et la sensibilité des cacaoyers à la sécheresse.
- six (6) paramètres phénologiques : l'intensité de floraison, le nombre de boutons floraux, le nombre de fleurs épanouies, le nombre de cherelles saines, le nombre de cherelles wiltées et le taux de cherelles wiltées ;
- Six (6) paramètres de production : le nombre de fèves normales, le nombre de fèves plates, la masse de fèves fraîches, le nombre total de cabosses, la masse d'une fève sèche de cacao marchand et le rendement des cacaoyers.

2.3.3.3. Détermination des paramètres morphologiques

Les paramètres agro-morphologiques des cacaoyers ont été déterminés comme suit :

- **Hauteur**

La hauteur (Ht) des cacaoyers a été déterminée à l'aide d'une grande règle graduée, du collet au sol jusqu'au sommet de la canopée des arbres.

- **Circonférence**

La circonférence du tronc (Circ) a été déterminée à 50 cm au-dessus du sol à l'aide d'un mètre ruban.

- **Densité de frondaison**

La densité de frondaison (Dfrd) a été évaluée selon une échelle graduelle de 1 à 4 (Tahi et al., 2017) :

- 1 : Canopée très peu développée, feuillage clairsemé, avec au maximum deux ramifications principales.
- 2 : Densité faible, environ trois ramifications principales, couverture foliaire partielle.
- 3 : Canopée bien développée, environ quatre ramifications principales, feuillage relativement abondant.
- 4 : Canopée très développée, au moins cinq ramifications principales, feuillage dense limitant fortement la pénétration de la lumière.

Surface foliaire

La surface foliaire (Surf) a été réalisée sur trois feuilles par arbre. Ces feuilles ont été scannées, puis enregistrées sur le serveur AutoCAD Version 2.1. Ensuite, ce logiciel a déterminé automatiquement les mesures des surfaces foliaires des cacaoyers.

- **Intensité de flush**

L'intensité du flush (Intflo) a été évaluée selon une échelle de notation visuelle allant de 1 à 4, après trois saisons sèches consécutives, conformément à la méthode décrite par Tahi et al. (2017) :

- 1 : Renouvellement d'environ un quart ($\frac{1}{4}$) du feuillage de l'arbre.
- 2 : Renouvellement d'environ la moitié ($\frac{1}{2}$) du feuillage.
- 3 : Renouvellement d'environ trois quarts ($\frac{3}{4}$) du feuillage.
- 4 : Renouvellement total du feuillage de l'arbre.

- **Sensibilité des cacaoyers à la sécheresse**

La sensibilité des cacaoyers à la perte de feuilles due à la sécheresse (Notsech) a été évaluée sur une échelle de notation visuelle de 0 à 4, après trois mois de saison sèche, conformément à Tahi et al. (2017) :

- 0 : Pas de perte de feuilles.
- 1 : Perte faible de feuilles.
- 2 : Perte modérée de feuilles.
- 3 : Perte importante de feuilles.
- 4 : Perte totale ou quasi totale du feuillage.

2.3.3.4. Détermination des paramètres phénologiques

Les paramètres de la phénologie des cacaoyers ont été déterminés par mesure et par calcul. Les paramètres mesurés ont porté sur l'intensité de la floraison, le nombre de boutons floraux, le nombre de fleurs épanouies, ainsi que le nombre de cherelles saines et de cherelles wiltées.

- **Intensité de la floraison**

L'intensité de la floraison (Intflo) a été évaluée pour chaque arbre à l'aide d'une échelle visuelle de 0 à 4, conformément à Tahi *et al.* (2019) :

- 0 : Aucune production de fleurs.
- 1 : Production faible de fleurs.
- 2 : Production modérée de fleurs.
- 3 : Production élevée de fleurs.

- 4 : Production maximale de fleurs

- **Nombre de boutons floraux et de fleurs épanouies**

La détermination des boutons floraux (BoutFlo) et des fleurs épanouies (Flepa) a été effectuée sur une hauteur du tronc inférieure ou égale à 2 mètres par comptage manuel, conformément au protocole de Boyer (1970). Cette collecte est réalisée deux fois par an, après une récolte sanitaire des cacaoyers, afin d'assurer une évaluation précise de la production florale.

- **Nombre de cherelles et de cherelles wiltées**

Le nombre de cherelles saines (Chelle) et de cherelles wiltées (Chewilt) a été déterminé par comptage manuel sur l'ensemble de l'arbre, conformément au protocole de Lachenaud (1991). Cette collecte est réalisée deux fois par an, après une récolte sanitaire des cacaoyers, afin d'assurer une évaluation précise de la production et de la qualité des fruits.

Le paramètre calculé a été le taux de cherelles Wiltées selon la formule établie par Bhavishya *et al.* (2024).

$$\text{Taux de cherselle wiltées (\%)} = \frac{\text{Nombre de cherselle wiltées}}{\text{nombre de cherelles saines}} \times 100$$

2.3.3.5. Détermination des paramètres de production

Les paramètres de production ont été déterminés par mesure et par calcul.

Les paramètres mesurés étaient les suivants :

- **Nombre moyen de fèves normales et plates par cabosse**

Le nombre moyen de fèves normales (NFN) et de fèves plates (NFP) a été déterminé sur un échantillon de 30 cabosses par arbre. Chaque cabosse a été ouverte à l'aide d'un gourdin, et les fèves ont été dénombrées. Ainsi, pour chaque famille et chaque zone d'étude, 30 cabosses ont été prélevées sur chacun des 30 arbres évalués, ce qui représente un total de 900 cabosses par famille et par zone (30 cabosses × 30 arbres).

- **Masse moyenne des fèves fraîches**

La masse moyenne des fèves fraîches (Mff) a été déterminée sur le même échantillon de 30 cabosses par arbre en pesant les fèves fraîches de chaque cabosse à l'aide d'une balance électronique de précision (WA PCB 2500-2) avec une marge d'erreur de 10^{-2}

- **Nombre total de cabosses**

Le nombre total de cabosses récoltées par arbre (TOT) a été déterminé en dénombrant le nombre de cabosses saines, rongées, pourries et autres produites par arbre.

- **Masse d'une fève sèche de cacao marchand (M1fs).**

Pour déterminer la masse des fèves de cacao marchand, une étape de fermentation a été nécessaire.

L'opération a consisté à prélever un échantillon de fèves fraîches issues des cabosses saines et mûres de chaque famille d'hybride. Ces fèves ont ensuite été mises dans des tissus ajourés soigneusement étiquetés, et leur mise en fermentation dans des bacs conçus à cet effet. La fermentation a duré six jours. Pendant ces six jours, les fèves ont été retournées tous les deux jours et au septième jour, le processus de fermentation a été arrêté. Les fèves fermentées de chaque échantillon représentant chaque famille d'hybride ont alors été placées au soleil sur des claies pour le séchage. Cette dernière étape a duré environ sept à huit jours selon le degré d'ensoleillement.

Après le séchage, les fèves de cacao marchand ont été transportées au laboratoire où un échantillon de 100 fèves de cacao marchand par famille d'hybride a été pesé individuellement à l'aide d'une balance de précision (WA PCB 2500-2) avec une marge d'erreur de 10^{-2} . Le rendement (Rdt) réel a été calculé suivant la formule établit par Tahi *et al.* (2017) :

$$\text{Rdt moyen réel} = \frac{(\text{PMF} * \alpha * \text{nCabsain} * 1333 * 0,001)}{(\text{nombre d'années de récoltes})}$$

NB : Rdt = Rendement, PMF = Poids moyen des fèves fraîches, nCabsain = nombre de cabosse saine ; α = coefficient de transformation d'une fève fraîche en fève sèche, 1333 = nombre de pieds de cacao à l'hectare, 0,001 = conversion d'un gramme en kilogramme. Le coefficient de transformation (α) d'une fève fraîche en fèves sèche est spécifique à chaque parcelle. Elle a été déterminée pour chaque parcelle.

2.3.3.6. Analyses statistiques

Une analyse de variance à deux facteurs a été réalisée pour évaluer l'effet de la zone et des familles d'hybrides étudiées sur les composantes de rendement. Le test de Newman et Skeuls a été utilisé au seuil de $p = 0.05$, pour classer les familles dans chaque zone d'étude.

Une combinaison d'analyse en composantes principales (ACP) et de la classification ascendante hiérarchique (CAH) a été effectuée pour visualiser la distribution des différentes familles d'hybrides en fonction des paramètres mesurés.

Un test de corrélation de Pearson a été utilisé pour estimer les relations entre les paramètres des composantes de rendement du cacaoyer. Ces analyses ont été réalisées avec les logiciels SAS 9.4 (SAS Institute, 2018) et R Studio 2024.

2.3.4. Mesures des loci de caractères quantitatifs de résistance au déficit hydrique

La détection des QTLs repose sur l'analyse statistique de la liaison entre les données phénotypiques et les données génotypiques au sein d'une population en ségrégation. Le principe fondamental de la cartographie des QTLs consiste à tester l'existence d'une association significative entre la variation d'un caractère quantitatif et la ségrégation de marqueurs moléculaires répartis sur l'ensemble du génome. Dans cette étude, une population biparentale de type backcross (BC₁) a été développée dans la zone d'Abengourou en 2023. Le croisement a été réalisé entre un individu de la famille F8 et le clone ICS1, conduisant à une descendance de 143 génotypes. Cette descendance a été utilisée pour identifier les QTLs de résistance au déficit hydrique. La caractérisation phénotypique de cette population a été effectuée conditions contrôlées de stress hydrique en serre à la station CNRA de Divo. Les données génotypiques ont été obtenues au sein du laboratoire de l'UMR-AGAP de Montpellier.

2.3.4.1. Evaluation des cacaoyers vis-à-vis du déficit hydrique induit en serre

Un stress hydrique progressif a été appliqué aux 143 génotypes âgés de 10 mois en serre, conformément au protocole décrit par Guo *et al.* (2022). Cette approche permet de simuler des conditions de déficit hydrique de manière contrôlée, afin d'évaluer la réponse des plants à différentes intensités de stress.

Les caractères quantitatifs phénotypiques ont été mesurés à trois moments clés :

1. **Avant l'application du stress hydrique**, pour établir la ligne de base des caractères agro-morphologiques et physiologiques des individus.
2. **Au cours du stress hydrique**, pour suivre les modifications induites par la restriction d'eau sur les traits phénotypiques.
3. **Après réhydratation**, pour évaluer la capacité de récupération et la résilience des plants face au déficit hydrique.

Cette démarche permet de relier les variations phénotypiques observées aux génotypes des 143 individus issus du backcross F8 × ICS1, facilitant ainsi l'identification des QTLs

2.3.4.2. Détermination des caractères phénotypiques

Les caractères quantitatifs phénotypiques considérés pour cette étude sont au nombre de dix : la hauteur, le diamètre au collet, le nombre de feuilles, la surface foliaire totales, la biomasse sèche racinaire, le ratio racine surface foliaire, la transpiration, le contenu relatif en eau, la teneur en chlorophylle a et b.

- **Hauteur des plants**

La hauteur des plantes a été mesurée à l'aide d'un mètre ruban, en prenant la distance entre le collet et l'apex.

- **Diamètre au collet**

Le diamètre au collet des plantes est mesuré au contact du sol à l'aide du pied à coulisse.

- **Nombre de feuilles totales**

Le nombre de feuilles de chaque plante a été compté manuellement, en considérant uniquement les feuilles vertes (chlorophylliennes).

- **Surface foliaire totale**

La surface foliaire totale est égale à la surface foliaire élémentaire multipliée par le nombre de feuilles de chaque plante (Kouamé *et al.*, 2021). La surface élémentaire est déterminée en multipliant la longueur moyenne de trois feuilles et la largeur moyenne de trois feuilles affectées par un coefficient de $\Pi/4$.

$$(\text{SFT; cm}^2) = ((a \times b) \times (\Pi/4)) \times \text{NFT}$$

Avec :

$$\Pi = 3.14 ;$$

a = Longueur de la feuille ;

b = Largeur de la feuille ;

NFT = Nombre de feuille total.

- **Détermination de la biomasse sèche racinaire**

Pour l'obtention de la biomasse sèche racinaire, les plantes ont été soigneusement déracinées, puis les racines ont été séparées de la partie aérienne. Elles ont ensuite été délicatement secouées afin d'éliminer les résidus de sol adhérents. Elles ont ensuite été placées dans une étuve (HPPeco Series Peltier Climate Chamber, 108 L) à 65 °C pendant 24 h. Après séchage, les racines ont été pesées à l'aide d'une balance électronique de précision (WA PCB 2500-2) de précision 10^{-2} g. La biomasse sèche racinaire correspond ainsi à la masse (en grammes) de matière organique obtenue après séchage.

- **Ratio racine/surface foliaire**

Le ratio racine/surface foliaire est le rapport de la biomasse sèche racinaire et la surface foliaire. Ce ratio renseigne sur le lien entre le développement racinaire par rapport à la canopée. Il renseigne également sur la croissance du système racinaire. Ce ratio est défini comme suit :

$$\text{RLR} = \text{BRD}/\text{SFT}$$

Avec :

BRD = Biomasse Sèche Racinaire (g) ;

SFT = Surface Foliaire Totale (cm²) ;

RLR = Ratio racine surface foliaire (g /cm²).

- **Transpiration de la plante**

La transpiration (TR) de chaque plante a été mesurée par pesée des pots. La veille de l'application du stress hydrique, les pots contenant le substrat-plantes étaient arrosés à saturation et couverts d'un film plastique pour éviter l'évapotranspiration du sol puis pesés à l'aide d'une balance électronique (pd). Vingt-quatre heures (24h) après l'application du stress hydrique, chaque pot a été repesé (Pd1j). Le taux de transpiration (TR) a été calculé par la formule suivante :

$$\text{TR (g)} = (\text{pd} - \text{pdsj}) \times 1000$$

- **Contenu relatif en eau des feuilles**

Pour déterminer le contenu relatif en eau (CRE), une feuille complètement développée au sommet des plantes a été collectée avant midi. Les feuilles ont été pesées pour enregistrer le poids frais (FW), puis immergées dans de l'eau distillée pendant 24 heures à l'ombre et pesées à nouveau pour enregistrer le poids turgescent (TW). Les échantillons ont été ensuite séchés à 65 °C pendant 24 h et pesés pour enregistrer les poids secs (DW). Les données ont été enregistrées pour chaque plantes. Le CRE (%) a été calculé à l'aide de la formule suivante :

$$\text{CRE (\%)} = \frac{(\text{FW} - \text{DW})}{(\text{TW} - \text{DW})} \times 100$$

- **Teneur en chlorophylle a et b**

La teneur en chlorophylle a et b des feuilles a été déterminée à une semaine avant, puis une semaine après l'application du stress hydrique.

Le volume de l'extrait brut pigmentaire (V) a été déterminé pour la masse (m) de feuilles utilisées. L'absorbance des extraits pigmentaires est mesurée au spectrophotomètre à 470 nm, 647nm et 663nm contre un échantillon témoin réalisé avec l'acétone. Les teneurs en

chlorophylle a et b des feuilles sont exprimées en mg/g de feuilles et sont calculées par les formules suivantes (Lichtenthaler & Buschmann, 2001) :

CHL A (mg/g de feuilles) $[12,25 \times DO663 - 2,79 \times DO647] \times V/1000 \text{ m}$;

CHL B (mg/g de feuilles) $[21,5 \times DO647 - 5,10 \times DO663] \times V/1000 \text{ m}$;

Avec : V : volume de l'extrait brut (ml), m : masse des feuilles fraîches utilisées (g) ;

CHL (A) : chlorophylle a ; CHL (B) : chlorophylle b et DO : densité optique.

2.3.4.3. Analyses statistiques des données phénotypiques

Une analyse de variance (ANOVA) a été réalisée pour les dix caractères phénotypiques, en considérant les classes de survie des plants après le stress hydrique comme facteur explicatif. L'analyse a permis d'évaluer l'impact de ces caractères sur la variabilité phénotypique et de détecter d'éventuelles différences significatives entre les plants vivants et morts à la fin de l'expérimentation. La corrélation entre tous les caractères phénotypiques a été évaluée par la méthode de corrélation de Pearson à l'aide du package R corrplot (Wei & Simko 2017). Le seuil de significativité a été déterminé à 0,05. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide des logiciels SAS 9.4 et R version 4.1.2 (R Core Team, 2023).

2.3.4.4. Détermination des caractères génotypiques

La détermination des caractères génotypiques permet d'identifier les régions du génome associées à la variation des caractères phénotypiques d'intérêt, facilitant ainsi, la détection des QTLs (Quantitative Trait Loci). Cette approche constitue un outil essentiel pour relier les génotypes aux traits quantitatifs et pour orienter la sélection assistée par marqueurs dans les programmes d'amélioration génétique.

2.3.4.4.1 Extraction d'ADN génomique

Des échantillons de feuilles fraîches et mature par plant ont été utilisés pour extraire l'ADN génomique. L'extraction de l'ADN a été réalisée suivant la méthode MATAB (Mixed Alkyl Trimethyl Ammonium Bromide) comme décrit par Risterucci *et al.* (2000) avec des modifications mineures. La qualité de l'ADN extrait a été vérifiée par électrophorèse dans un gel d'agarose à 0,8 % et la quantité est déterminée à l'aide du spectrophotomètre Nanodrop 8000 (Thermo-Scientific). L'extraction de l'ADN a été réalisé au Laboratoire Central de Biotechnologie du CNRA.

2.3.4.4.2. Génotypage par séquençage

Le génotypage par séquençage a été réalisé sur le grand plateau de génotypage du CIRAD à Montpellier (France). La méthodologie de génotypage par séquençage (GBS) a comporté les

étapes de digestion par utilisation d'une ou plusieurs enzymes de restriction des ADN génomiques, de ligation des adaptateurs comprenant des codes-barres, de mélange de l'ensemble des fragments, d'amplification par réaction PCR et d'estimation de la qualité de la banque avant son passage sur le séquenceur (Elshire *et al.*, 2011).

- **Digestion de l'ADN**

Les échantillons (ADN et adaptateurs) ont été digérés pendant deux heures à 75°C avec deux enzymes de restriction PstI et MseI adaptées au cacaoyer dans des volumes de 20 mL contenant une solution tampon de BSA 100x.

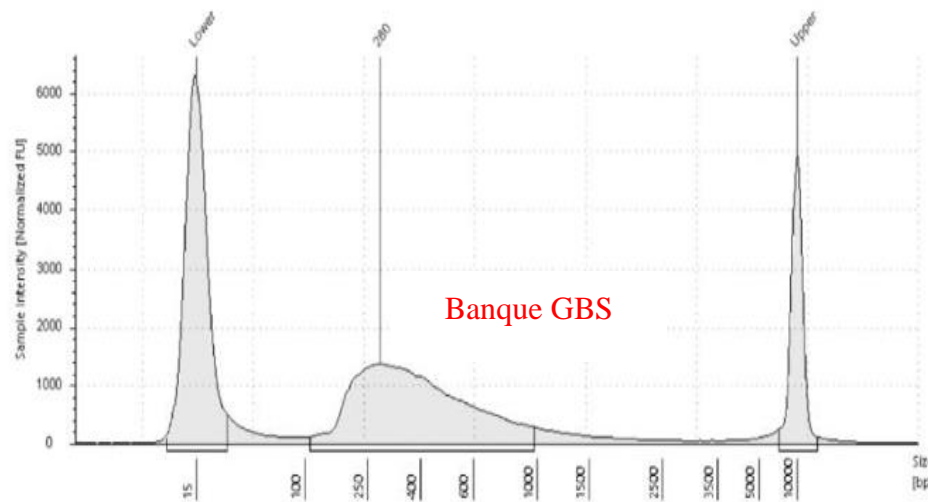
- **Ligation**

Les adaptateurs ont été ligaturés aux extrémités collantes en ajoutant 30 µl d'une solution contenant 1,666 µl de tampon ligase avec ATP et T4 ligase (640 unités d'extrémité cohésives) (New England Biolabs) à chaque puits. Les échantillons ont été incubés à 22 °C pendant 1 h et chauffés à 65 °C pendant 30 min pour inactiver la ligase T4. L'ensemble des 96 échantillons d'ADN digérés, chacun avec un adaptateur de code-barres différents, ont été combinés (5 µl chacun) et purifiés à l'aide d'un kit commercial (QIAquick PCR Purification Kit ; Qiagen, Valencia, CA) selon les instructions du fabricant. L'ensemble des échantillons d'ADN ont été regroupés dans un pool de 50 µl afin de former une banque d'ADN.

- **Amplification par réaction PCR**

Les fragments de restriction contenus dans les banques d'ADN ont ensuite été amplifiés par PCR. Le cycle de température consistait en 72 °C pendant 5 min, 98 °C pendant 30 secondes suivi de 18 cycles de 98 °C pendant 30 secondes, 65 °C pendant 30 secondes, 72 °C pendant 30 secondes avec une étape finale d'extension à 72 °C pendant 5 min. Ces pools d'échantillons amplifiés constituent une « banque » de séquençage. Cette banque est visualisée avec l'appareil « tape station » afin de se s'assurer de la qualité de la banque avant séquençage. La taille de cette banque doit être supérieure à 200 pb. La taille des fragments de cette banque a été fixée supérieure à 200 pb afin de garantir une amplification PCR fiable, d'assurer un polymorphisme suffisant et de permettre une qualité optimale des analyses de génotypage (figure 13).

B1: CNRA-GBSCacao-UDI6-7



Sample Table

Well	Conc. [ng/ul]	Sample Description	Alert	Observations
B1	9.65	CNRA-GBSCacao-UDI6-7		

Peak Table

Size [bp]	Calibrated Conc. [ng/ul]	Assigned Conc. [ng/ul]	Peak Molarity [nmol/l]	% Integrated Area	Observations
15	8.00	-	821	-	Lower Marker
280	9.65	-	53.1	100.00	
10000	3.25	3.25	0.500	-	Upper Marker

Figure 13 : Illustration d'une banque de génotypage par séquençage

- **Séquençage des banques**

Avant le séquençage, les banques GBS ont été purifiées et 1 ml de cette banque a été chargé sur une station d'électrophorèse automatisée Experion H (BioRad, Hercules, CA) pour l'évaluation de la taille des fragments. Le séquençage des banques GBS a été effectué sur la plateforme GENEWIZ d'Azenta, située à San Diego, en Californie, en utilisant la technologie Illumina NovaSeq (lectures en mode paired-end, 2×150 pb).

2.3.4.5. Analyse des données de séquençage

Après le séquençage à haut débit, les fichiers FASTQ générés ont fait l'objet d'un processus rigoureux de filtration et de traitement des données en plusieurs étapes. Le traitement des données issues de GBS a débuté par un processus de démultiplexage, s'en est suivi le contrôle qualité, puis l'alignement des séquences sur le genome de référence et se termine par l'appel

des variants SNPs. Toutes ces étapes ont été réalisées sur un cluster et ont nécessité l'utilisation des outils bio informatiques.

- **Démultiplexage**

Durant cette étape, les adaptateurs et les séquences d'amorces ont été retirés, puis chaque séquence brute a été attribuée à son individu d'origine lors du démultiplexage, réalisé à l'aide du logiciel GBSX (Herten *et al.*, 2015).

- **Contrôle qualité des séquences**

La qualité des séquences brutes a été contrôlée et ces séquences brutes ont été nettoyées à l'aide des outils FastQC (Brown *et al.*, 2017) et Cutadapt (Martin, 2011). Ainsi, le pourcentage de guanine (G) et de cytosine (C) de chaque plante a été déterminé afin de réaliser le contrôle qualité et de déterminer le taux de contamination par individu (figure 14).

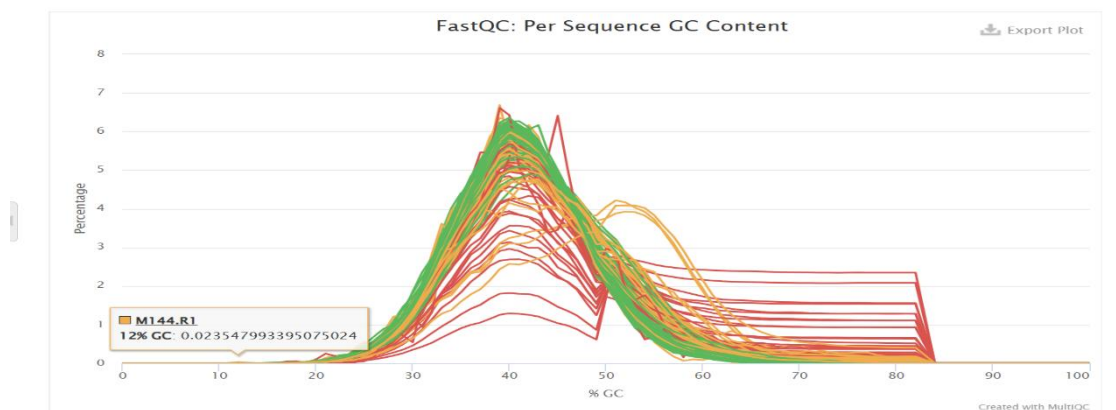


Figure 14 : Illustration du pourcentage de guanine et de cytosine de chaque séquence d'ADN étudié

- **Alignement des Séquences**

Les séquences obtenues ont été alignées sur le génome de référence du cacao *Criollo* B97-61/B2, version 2 (Argout *et al.*, 2017), en utilisant l'algorithme *end-to-end* implémenté dans le logiciel Bowtie2.

- **Appel des variants SNP**

L'appel des variants génétiques dans le génome a été réalisé à l'aide du logiciel NGSEP v 5.0.0 (Perea *et al.*, 2016). Les variants de type SNP ont ensuite été filtrés à l'aide de l'outil VCFtools

(Danecek *et al.*, 2011), afin de garantir la fiabilité des marqueurs retenus. Ces marqueurs SNP filtrés respectaient les critères suivants : taux de données manquantes inférieur à 10 % et une fréquence allélique de l'allèle mineur (MAF) d'au moins 0,05. Pour filtrer et retirer les données manquantes, une phase d'imputation a été réalisée à l'aide du logiciel Beagle (Ayres *et al.*, 2012). Le séquençage des 143 génotypes de cacaoyers a permis de générer environ 1,4 milliard de paires de séquences. Après les étapes de filtration et d'imputation, seuls 1 977 marqueurs SNP ont été conservés pour les analyses génétiques.

2.3.4.6. Structure de la population

La structure de la population a été déduite à partir des données de génotypage en utilisant la méthode d'analyse en composante principale via le package LEA (Frichot & François, 2015) dans le logiciel R. Les simulations ont été effectuées à partir des informations génotypiques de 1 977 marqueurs SNP et de 238 génotypes. Ces 238 génotypes comprenaient 143 génotypes de la population étudiée et 96 témoins de référence utilisés pour caractériser la diversité génétique de cette population. Les 96 témoins de référence appartenaient à 15 groupes génétiques. Sur ces 15 groupes génétiquement différenciés, 11 ont été identifiés et nommés de manière cohérente conformément à Motamayor *et al.* (2013). Il s'agit des groupes génétiques suivants : Amelonado, Caqueta, Contamana, Criollo, Curaray, Guyane, Iquitos, Marañon, Nacional, Nanay et Purús. Les quatre groupes génétiques restants nouvellement identifiés ont été nommés en fonction de leurs emplacements géographiques respectifs conformément à Argout *et al.* (2023), Apaporis, Panguí, Napo et Tiwinza.

2.3.4.7. Cartographie des associations

Les analyses de cartographie d'association (GWAS) pour identifier les Quantitative Trait Loci (QTLs) de résistance à la sécheresse ont été réalisées avec deux packages statistiques implémentés dans le logiciel R. Le premier package a été Génome Association and Prediction Integrated Tool (GAPIT) version 3 (<https://github.com/jiabowang/GAPIT3> ; Wang & Zhang, 2021). Le deuxième package a été Bayésien Generalized Linear Regression (BGLR) version 1.1.0 (Pérez & de Los Campos 2014). Ces analyses ont été effectuées pour l'ensemble des dix caractères phénotypiques étudiés, à l'aide de 1977 marqueurs SNPs.

- **Cartographie d'association avec le package GAPIT**

Parmi les méthodes statistiques implémentées dans le package GAPIT, cinq modèles statistiques ont été utilisés dans notre étude. Il s'agit du modèle linéaire généralisé (GLM) (Nelder & Wedderburn, 1972), du modèle linéaire mixte (MLM), du modèle compressé (CMLM) (Zhang *et al.*, 2010), du modèle à probabilité circulaire unifiée fixe et aléatoire

(FarmCPU) (Liu *et al.*, 2016) et du modèle BLINK (information bayésienne et de déséquilibre de liaison) (Huang *et al.*, 2019). Les seuils d'association marqueurs-caractères phénotypiques ($-\log_{10}P > 4,5$) ont été déterminés par la correction de Bonferroni comme $\alpha/\text{no de SNP}$ ($\alpha = 0,05$, nombre de SNP = 1 977). Pour visualiser la distribution des associations significatives entre les marqueurs génétiques (SNPs) et les traits phénotypiques étudiés, des diagrammes Q-Q et Manhattan ont été générés à l'aide du programme interne de GAPIT. Les graphiques de Manhattan décrivent la distribution génomique des associations de marqueurs, tandis que les graphiques Q-Q évaluent les valeurs p observées par rapport aux valeurs attendues (Liu *et al.*, 2019).

- **Cartographie d'association avec le package BGLR**

Dans cette étude, le modèle bayésien Bayes C, implémenté dans le package BGLR sous R, a été utilisé comme approche complémentaire pour l'analyse statistique des associations marqueurs-trait. Ce modèle postule qu'une grande partie des marqueurs n'a aucun effet sur le caractère étudié. Les hyperparamètres du modèle bayésien Bayes C suivants ont été utilisés : nombre d'itérations = 100,000; longueur du burn-in = 10,000; thinning (intervalle d'échantillonnage de la chaîne de Markov) = 15 ; et probIn = 0,01. ProbIn est un paramètre spécifique au modèle Bayes C. Il représente la probabilité a priori qu'un marqueur donné soit inclus dans le modèle. La valeur de 0,01 signifie que seulement 1% des marqueurs sont supposés avoir un effet non nul a priori (Zhao *et al.*, 2021).

La probabilité d'inclusion a posteriori (PI) de chaque marqueur, calculée à partir de l'ensemble des interactions de la chaîne MCMC, a été utilisée pour déterminer la significativité des marqueurs. Dans notre étude, un seuil de significativité de $PI \geq 0,10$ a été fixé, ce qui signifie qu'un marqueur est considéré comme significatif s'il est inclus dans le modèle dans au moins 10 % des interactions associées à l'effet réel du caractère étudié. Pour chaque marqueur (SNP) significatif identifié, la fréquence génotypique (0= homozygote pour l'allèle de référence, 1= hétérozygote, 2= homozygote pour l'allèle alternatif) a été analysée. L'analyse génotypique a été réalisée en effectuant une Anova, un test t et un test de Duncan. Les boxplots ont été générés avec le package "ggplot2" dans R (version 4.1.2).

TROISIÈME PARTIE : RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. DÉTERMINATION DES CARACTÉRISTIQUES MORPHO-PÉDOLOGIQUES ET HYDRODYNAMIQUES DES SOLS

L'étude développée dans cette première partie est essentielle, car elle vise à analyser l'influence du déficit hydrique sur les facteurs édaphiques du sol et sur son fonctionnement global. Elle permet d'examiner comment cette contrainte modifie les paramètres morpho-pédologiques, hydrodynamiques et chimiques qui conditionnent la disponibilité en eau et en nutriments pour le cacaoyer. Cette approche constitue un cadre d'interprétation indispensable pour comprendre les performances agro-morphologiques observées chez les cacaoyers soumis au déficit hydrique et pour appréhender les mécanismes de résilience des systèmes de production face aux variations climatiques.

3.1.1. Caractéristiques morphologiques des sols

3.1.1.1. Sols de la zone de Divo

La figure 15 présente la description morphologique des profils pédologiques des sols de Divo. Les résultats obtenus révèlent que les sols de Divo sont stratifiés en quatre horizons bien distincts aussi bien dans le haut que dans le bas de versant : horizon A11, horizon A12, horizon B1 et horizon B2.

Dans le haut du versant, le premier horizon A11 avec une épaisseur de 5cm (0 -5 cm), une couleur brun (7,5 YR 4/3 ; 7,5 YR 4/1) est très humifère. Cet horizon possède des racines de tailles millimétriques à centimétriques à orientation subhorizontale. La texture est de type limono-argilo-sableux avec une structure polyédrique subanguleuse à grumeleuse avec 0 % d'éléments grossiers. Cet horizon est très poreux et possède une transition nette. Il présente également un bon drainage interne (Figure 15).

Le deuxième horizon A12 de 32 cm d'épaisseur (5 - 37 cm) et de couleur brune (7.5 YR 5/4 ; 7.5 YR 4/3) est humifère. Il a une structure générale polyédrique subanguleuse à grumuleuse au niveau des racines avec la présence de quelques racines de tailles millimétriques à centimétriques à orientation sub-horizontale. Il possède une texture argilo-sableuse et une structure grumeleuse avec 0,75 % d'éléments grossiers. Il est poreux, possède une limite irrégulière et une transition onduleuse (figure 15).

Le troisième horizon B1, avec une épaisseur de 44 cm (37-81cm) est de couleur brun rougeâtre (7.5 YR 5/6). Sa structure est de type polyédrique subanguleuse avec une texture sablo-argileuse. Cet horizon est poreux et possède quelques racines de tailles millimétriques à centimétriques à orientation sub-horizontale. L'horizon B1 possède un bon drainage interne.

Le quatrième horizon B2, avec une épaisseur de 42 cm (81-123cm) est de couleur brun rougeâtre (7.5 YR 5/8). Il présente une structure polyédrique subanguleuse et une texture sablo-argileuse. Cet horizon est poreux et possède quelques racines de tailles millimétriques à centimétriques à orientation sub-horizontale. Il a un bon drainage interne (figure 15).

Dans le bas du versant, le premier horizon A11 a une épaisseur de 5 cm (0-5 cm). Il est très humifère avec une couleur brune (7,5 YR 4/3 ; 7,5 YR 4/1) et possède de nombreuses racines de tailles millimétriques à centimétriques. Cet horizon est très poreux et possède une limite irrégulière. Il a une texture limono-argilo sableuse et une structure polyédrique subanguleuse à grumeleuse avec des racines à orientation préférentielle sub-horizontale. Il présente également un bon drainage interne et la transition entre les deux horizons est nette.

Le deuxième horizon A12, avec une épaisseur de 32 cm (5 - 37 cm) est humifère avec une couleur brun (7.5 YR 5/4 ; 7.5 YR 4/3) et possédant de nombreuses racines de tailles millimétriques à centimétriques. Cet horizon possède une texture argilo sableuse et une structure polyédrique subanguleuse à grumuleuse avec 0,31 % d'éléments grossiers. Il présente un bon drainage interne et une transition onduleuse avec une limite irrégulière entre les horizons (figure 15).

Le troisième horizon B1 avec une épaisseur de 44 cm (37-81 cm) a une couleur brun rougeâtre (7.5 YR 5/6). Cet horizon a texture sablo-argileuse et une structure polyédrique subanguleuse. Il est poreux, possédant quelques rares racines (mm et cm) à orientation préférentielle subhorizontale. Il a également un bon drainage interne (Figure 15).

Le quatrième horizon B2 avec une épaisseur de 42 cm (81-123 cm) est de couleur brun rougeâtre (7.5 YR 5/8). Il a une texture sablo-argileuse et une structure générale polyédrique subanguleuse. Il est poreux avec la présence de quelques rares racines (mm et cm) à orientation préférentielle subhorizontale. Il a un bon drainage interne (figure 15).

Les fosses décrites dans la zone de Divo ont une profondeur de 120 cm au moins. Les horizons de surface sont humifères. Ces sols présentent une texture sablo argileuse et une structure grumeleuse. Les horizons sont meubles, poreux et envahis par de nombreuses racines de tailles millimétriques à centimétriques avec une orientation sub-horizontale. Les horizons de surface drainent bien l'eau. Les sols décrits dans cette zone sont des Ferralsols (figure 15).

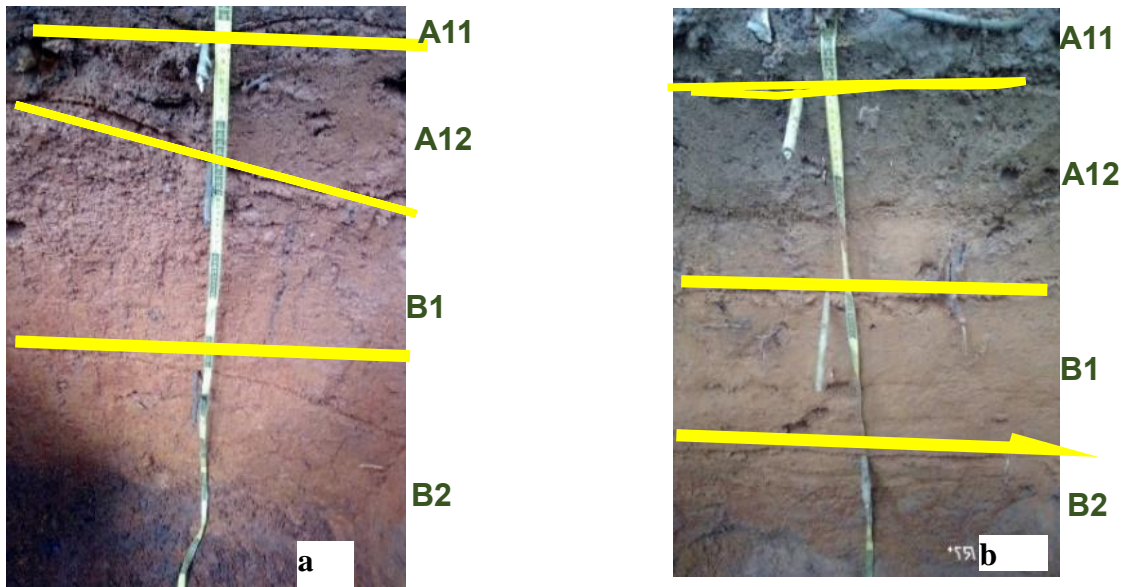


Figure 15: Profils pédologiques des sols de la zone de Divo : haut versant (a), bas versant (b)

3.1.1.2. Sols de la zone d'Abengourou

La figure 14 présente la description morphologique des profils pédologiques des sols d'Abengourou. Les résultats obtenus révèlent que les sols dans la partie du haut versant sont stratifiés en quatre horizons bien distincts : horizons A11, A12, B1 et B2. Par contre, les sols dans la partie du bas versant sont stratifiés en cinq horizons bien distincts : horizons A11, A12, B11, B12 et B13.

Dans le haut du versant, le premier horizon A11, est caractérisé par une profondeur de 8 cm (0-8 cm) de couleur brun (7,5 YR 4/3) et est très humifère. Il possède une texture limo argilo sableuse et une structure générale polyédrique subanguleuse. Il est poreux avec une présence de quelques racines de tailles millimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Cet horizon a un bon drainage interne, transition graduelle et une limite irrégulière (figure 16).

Le deuxième horizon A12, est caractérisé par une épaisseur de 19 cm (8-27 cm) de couleur brun (7,5 YR 3/4) et peu humifère. Il a une texture limono-argilo-sableuse et une structure générale polyédrique subanguleuse. Il est poreux avec la présence de nombreuses racines (mm) à orientation subhorizontale. Cet horizon présente un bon drainage interne, une transition graduelle et une limite irrégulière.

Le troisième horizon B1 est caractérisé par une profondeur de 43 cm (27-70 cm) de couleur brun rougeâtre (7.5 YR 2.5/6). Il a une texture argile sableuse et une structure polyédrique subanguleuse avec une forte proportion d'éléments grossiers 58,82 %. Il est poreux et possède

de rares racines de tailles millimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Cet horizon a un bon drainage interne, une transition graduelle et une limite est irrégulière.

Le quatrième horizon B2, avec une épaisseur de 43 cm (70-113 cm) est de couleur brun rougeâtre (5 YR 5/6). Il a une texture sablo-argileuse et une structure polyédrique subanguleuse. Il possède quelques rares racines de tailles millimétriques à orientation subhorizontale. Il présente un bon drainage interne (figure 16).

Dans le bas du versant, le premier horizon A11 se caractérise par une profondeur de 6 cm (0-6 cm) de couleur brun (5 YR 3/4) et très humifère. Il a une texture limo argilo sableuse et une structure polyédrique subanguleuse à agrumuleuse avec une présence de 9,44 % d'éléments grossiers. Il possède quelques racines de tailles millimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Il est très poreux, avec un bon drainage interne, une transition graduelle et une limite irrégulière (figure 16).

Le deuxième horizon A12, se caractérise par une épaisseur de 23 cm (6-29 cm) de couleur brun (5 YR 4/6) et peu humifère. Il a une texture sablo-argileuse et une structure polyédrique subanguleuse à grumeleuse avec une forte proportion 33,33 % d'éléments grossiers. Cet horizon est poreux, il possède de nombreuses racines de tailles centimétrique à orientation préférentielle subhorizontale. Il a un bon drainage interne, une transition graduelle et une limite plus ou moins régulière (figure 16).

Le troisième horizon B 11, est caractérisé par une épaisseur de 26 cm (54 - 80 cm) de couleur brun rougeâtre (5 YR 5/8). Il a une texture argilo-sableuse et une structure polyédrique subanguleuse à grumeleuse avec une forte proportion 56,66 % d'éléments grossiers. Cet horizon est poreux, il possède de nombreuses racines de tailles centimétrique à orientation préférentielle subhorizontale. Il a un bon drainage interne, une transition graduelle et une limite plus ou moins régulière (figure 16).

Le quatrième horizon B12, d'épaisseur 22 cm (76 – 98 cm) a une couleur brun rougeâtre (5 YR 5/8). Il a une texture argilo-sableuse et une structure friable avec une forte proportion 62,5 % d'éléments grossiers. Cet horizon est poreux, il possède de nombreuses racines de tailles centimétrique à orientation préférentielle subhorizontale. Il présente un bon drainage interne, une transition graduelle et une limite plus ou moins régulière (figure 16).

Le cinquième horizon 13, se caractérise par une épaisseur 18 cm (98-116 cm) de couleur brun rougeâtre (5 YR 5/8). Une structure fragmentaire avec 55.55 % d'éléments grossiers. Cet horizon est poreux, il possède de nombreuses racines de tailles centimétrique à orientation préférentielle subhorizontale. Il a un bon drainage interne (figure 16).

Les fosses décrites dans la zone d'Abengourou ont une profondeur de 120 cm au moins. Les horizons de surface sont humifères. Ces sols ont une texture sablo argileuse et une structure grumeleuse en surface. Ces horizons sont meubles, poreux et sont envahis par de nombreuses racines de tailles millimétriques à centimétriques avec orientation sub-horizontale. Dans ces horizons de surface, le sol draine bien l'eau. La contrainte majeure est la présence d'éléments grossiers à forte proportion (52,9 %) à 29 cm de profondeur. Les sols décrits dans la zone d'Abengourou sont des Ferralsols (figure 16).

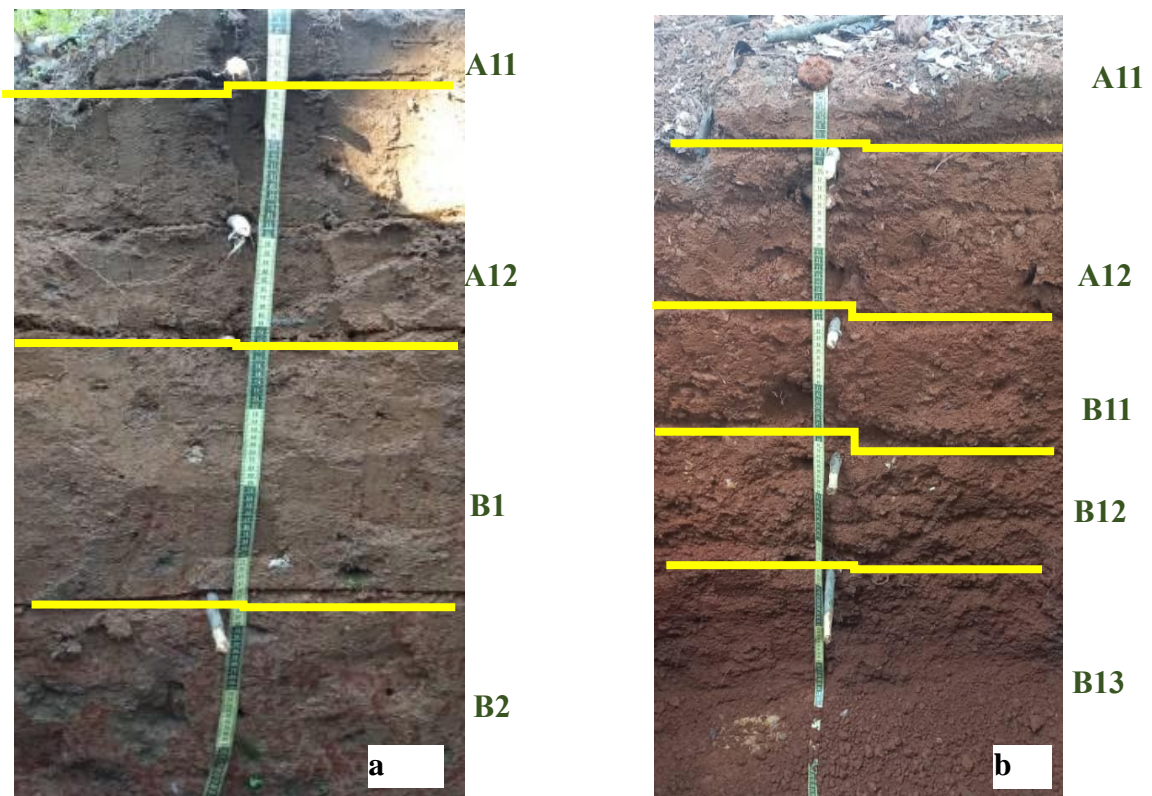


Figure 16: Profils pédologiques des sols d'Abengourou : haut versant (a), bas versant (b)

3.1.1.3. Sols de la zone de Bouaflé

La description morphologique des profils pédologiques des sols de Bouaflé révèle que les sols de Bouaflé sont stratifiés en quatre horizons bien distincts dans la partie haut du versant comme dans la partie bas du versant. Les profils pédologiques des sols du haut du versant sont constitués des horizons A11, A12, B1 et B2, par contre les profils pédologiques des sols du bas versant sont constitués des horizons A01, A11, B1 et B2 (figure 17).

Dans le haut du versant, le premier horizon A11 se caractérise par une épaisseur de 5 cm (0 à 5 cm) de couleur brun (7,5 YR 4/3 ; 7,5 YR 4/1) et très humifère. Il a une texture limono-

argileuse sableuse et une structure polyédrique subanguleuse à grumeleuse. Il est très poreux, et présente quelques racines tailles millimétriques à centimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Cet horizon présent également un bon drainage interne, une transition nette et la limite est régulière (figure 17).

Le deuxième horizon A12 se caractérise par une épaisseur de 32 cm (5 - 37 cm) de couleur brun (7.5 YR 5/4 ; 7.5 YR 4/3) et humifère. Il a une texture argilo sableuse et une structure polyédrique subanguleuse à grumuleuse au niveau des racines. Cet horizon est poreux, et présente quelques racines de tailles millimétriques à centimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Il a un bon drainage interne, une transition onduleuse et une limite irrégulière (figure 17).

Le troisième horizon B1 présente une épaisseur de 44 cm (37 - 81 cm) une couleur brun rougeâtre (7.5 YR 5/6). Il a une texture argilo sableuse et une structure polyédrique subanguleuse à grumuleuse avec 47,22 % d'éléments grossiers. Cet horizon est poreux, et présente quelques racines tailles millimétriques à centimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Il a un bon drainage interne, une transition onduleuse et une limite irrégulière

Le quatrième horizon B2 est caractérisé par une épaisseur de 42 cm (81- 123cm) de couleur brun rougeâtre (7.5 YR 5/8). Il a une texture sablo-argileuse et une structure polyédrique subanguleuse. Cet horizon est poreux, et présente quelques racines tailles millimétriques à centimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Il a un bon drainage interne (figure 17).

Dans le bas du versant, le premier horizon A01 se caractérise par une épaisseur de 4 cm (0 à 4 cm) de couleur brun foncé (5 YR 3/2) et très humifère. Il a une texture sablo argileuse et une structure polyédrique subanguleuse à grumeleuse. Il est très poreux et présente plusieurs racines tailles millimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Il présente également un bon drainage interne, une transition nette et une limite régulière (figure 17).

Le deuxième horizon A11 d'épaisseur 20 cm (20 à 40 cm) de couleur brun (5 YR 4/3) est très humifère. Il a une texture sablo argileuse et une structure polyédrique subanguleuse à grumeleuse avec 6,6 % d'éléments grossiers. Il est très poreux, et présente plusieurs racines tailles millimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Cet horizon présente un bon drainage interne, une transition nette et une limite régulière (figure 17).

Le troisième horizon B1 avec une épaisseur de 11 cm (40 à 51 cm) est de couleur brun (5 YR 4/4) et humifère. Il a une texture sablo argileuse et une structure polyédrique subanguleuse avec

52,2 % d'éléments grossiers. Il est très poreux, et présente plusieurs racines tailles millimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Il présente également un bon drainage interne, une transition nette et une limite est régulière (figure 17).

Le quatrième horizon B2 avec une épaisseur de 69 cm (51 à 120cm) est de couleur brun (5 YR 4/4). Il a une texture sablo argileuse et une structure polyédrique subanguleuse avec 30,43% d'éléments grossiers. Il est très poreux, et possède plusieurs racines de tailles millimétriques à orientation préférentielle subhorizontale. Il présente également une transition nette entre les deux horizons et la limite est régulière (figure 17).

Les fosses décrites à Bouaflé dans le haut du versant ont une profondeur de 120 cm. Quant à celles du bas du versant, elles ont une profondeur inférieure à 120 cm. Les horizons de surface sont humifères. Ces sols ont une texture sablo argileuse et une structure subanguleuse à grumuleuse. Ces horizons sont poreux et sont envahis par de nombreuses racines de tailles millimétriques à centimétriques avec orientation sub-horizontale. Dans les horizons de surface le drainage interne est moyen. La contrainte majeur des fosses du haut de versant est la présence d'éléments grossiers de 47,22 % à 37 cm de profondeur et la contrainte majeure au bas du versant est la présence d'élément grossiers également de 30,43 % à 51 cm de profondeur. Les types de sols rencontrés dans la zone de Bouaflé sont des ferralsols (figure 17).

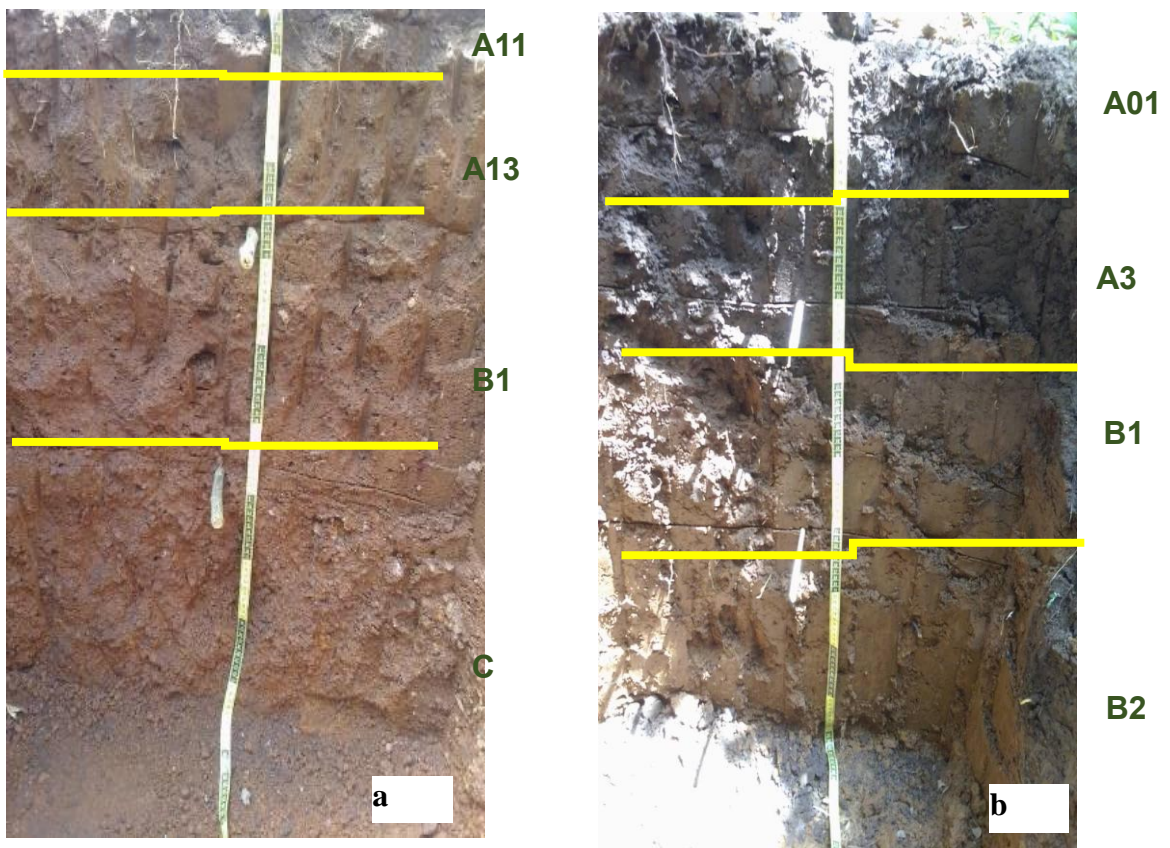


Figure 17: Profils pédologiques des sols de Bouaflé : haut versant (a), bas versant (b)

3.1.2. Caractéristiques chimiques des sols

L'analyse de la variance réalisée sur les paramètres chimiques des sols a montré une différence significative pour l'ensemble des éléments chimiques, à l'exception du potassium assimilable (K⁺), dans les zones de Divo, Abengourou et Bouaflé (tableau IV).

La zone de Divo se distingue par des caractéristiques chimiques relativement élevées, notamment pour les paramètres pH eau (7,4), carbone organique (1,85 %), rapport C/N (11,25), calcium échangeable (81,90 Cmol·kg⁻¹) et magnésium échangeable (3,20 Cmol·kg⁻¹).

En revanche, les zones d'Abengourou et de Bouaflé présentent des valeurs plus faibles et statistiquement similaires pour plusieurs paramètres chimiques, notamment le pH eau (7,10 et 6,95), le carbone organique (1,05 % et 1,20 %), le rapport C/N (9,9 et 10,15) ainsi que le magnésium échangeable (9,5 Cmol·kg⁻¹ et 7,5 Cmol·kg⁻¹). La zone de Bouaflé a présenté les plus faibles caractéristiques chimiques en Ca²⁺, Mg²⁺ et en CEC avec des valeurs respectives de 66,80 Cmol/Kg ; 7,50 Cmol/Kg et 15,93 Cmol/Kg.

Par ailleurs, les zones de Divo et d'Abengourou ont présenté de fortes capacités d'échanges cationiques avec des valeurs respectives de 17,21 Cmol/Kg et 17,06 Cmol/Kg.

Par ailleurs, dans les zones de Divo, d'Abengourou et de Bouaflé, les propriétés chimiques du pH, du rapport Carbone/Azote et la capacité d'échanges cationiques ont été conformes aux normes chimiques de la production du cacaoyer (tableau IV).

Tableau IV : Caractéristiques chimiques des sols des zones d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo

Paramètres	Unités	Zones				CV	P	Norme
		Abengourou	Bouaflé	Divo	Moyenne			
pHeau		7,10b	6,95b	7,40a	7,15	2,79	<0,001	(5,1-7)
C org	(%)	1,05b	1,20b	1,85a	1,36	48,68	<0,001	(1,7-3,2)
C/N		9,90b	10,15b	11,25a	10,48	8,62	0,0055	(9,5-15,5)
P ass		39,35a	39,50a	23,20b	34,01	8,42	<0,001	(12-25)
K ⁺		4,25a	4,35a	3,95a	4,18	13,56	0,5865	(0,2-1,2)
Ca ²⁺	Cmol/Kg	59,50c	66,80b	81,90a	64,4	7,23	<0,001	(4-18)
Mg ²⁺		9,50b	7,50b	13,20a	10,38	52,14	<0,001	(0,9-4)
CEC		17,06a	15,93b	17,21a	16,73	4,07	<0,001	(12-30)

CV (%) : Coefficient de variation ; P : Probabilité. Les moyennes suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5%, et celle de lettre identique sont statistiquement égales selon le test de Student-Newman-Keuls, pHeau = Ph de l'eau, C/N = Le rapport carbone azote, CEC= la capacité d'échanges cationiques, P_{ass} = Phosphore assimilable, K⁺ = Potassium, Ca²⁺ = Calcium, Mg²⁺ = en magnésium, Corg = Carbone organique
N.B : les valeurs entre parenthèses représentent des normes chimiques

3.1.3. Caractéristiques hydrodynamiques des sols

3.1.3.1. Perméabilité du sol

Le tableau V présente les valeurs de perméabilité observées dans les trois zones d'étude. Les valeurs de la perméabilité du sol ont été de 620,92mm/h à Abengourou, de 360,16 à Bouaflé et de 220,86 mm/h à Divo

Tableau V : Perméabilité du sol des zones d'études

	Ksat (mm/h)
Abengourou	620,92
Bouaflé	360,16
Divo	220,86

Ksat : perméabilité du sol

3.1.3.2. Densité apparente, humidité pondérale et réserve utile en eau des sols

La figure 16 présente la variation des propriétés hydrodynamiques dans les zones de production de Divo, Abengourou et Bouaflé.

Les valeurs de la densité apparente (d_a) des sols ont varié de 1,2 à 2,56 g/cm. Dans les zones de Divo et d'Abengourou les plus fortes valeurs de la densité apparente ont été observées dans les profondeurs de 0-20cm avec des valeurs respectives de 2,4 et 2,56 g/cm. A Bouaflé, la plus forte valeur de la densité apparente (1,92) a été obtenue dans les horizons 20-40 (figure 18).

Les valeurs de la porosité (P_{or}) des sols ont varié de 9,36% à 52,50%. Dans toutes les zones de Divo, Abengourou et Bouaflé les plus fortes valeurs de la porosité des sols ont été observées dans les horizons 0-20 cm. Les valeurs ont été respectivement de 48,49%, 45,60% et 52,50 %.

Les niveaux d'humidité pondérale (h_p) du sol ont varié significativement avec des valeurs atteignant 3,88%. Les fortes valeurs d'humidité pondérale dans les profondeurs de 0-20 cm ont été observées dans les zones de Divo et de Bouaflé. Ces valeurs de l'humidité pondérale ont été respectivement de 2,32% et de 3,38 %. Dans la zone d'Abengourou, les fortes valeurs de l'humidité pondérale (3,66%) ont été observées dans les profondeurs de 20-40cm.

Les taux d'éléments grossiers (e_g) les plus élevés à Divo, Abengourou et Bouaflé ont été observés dans les horizons 20-40cm. Ces valeurs ont été respectivement de 48%, 70,1% et 36,46% (figure 18).

La réserve utile (r_u) en eau a varié de 0,91 à 5,45 mm. Les réserves utiles en eau les plus élevées dans la zone de Divo et de Bouaflé ont été obtenues dans les profondeurs de 0-20cm avec des

valeurs respectives de 5,45mm et 4,24mm. Dans la zone d'Abengourou, la réserve utile (4,51mm) la plus élevée a été obtenue dans les profondeurs de 20 - 40cm (figure 18).

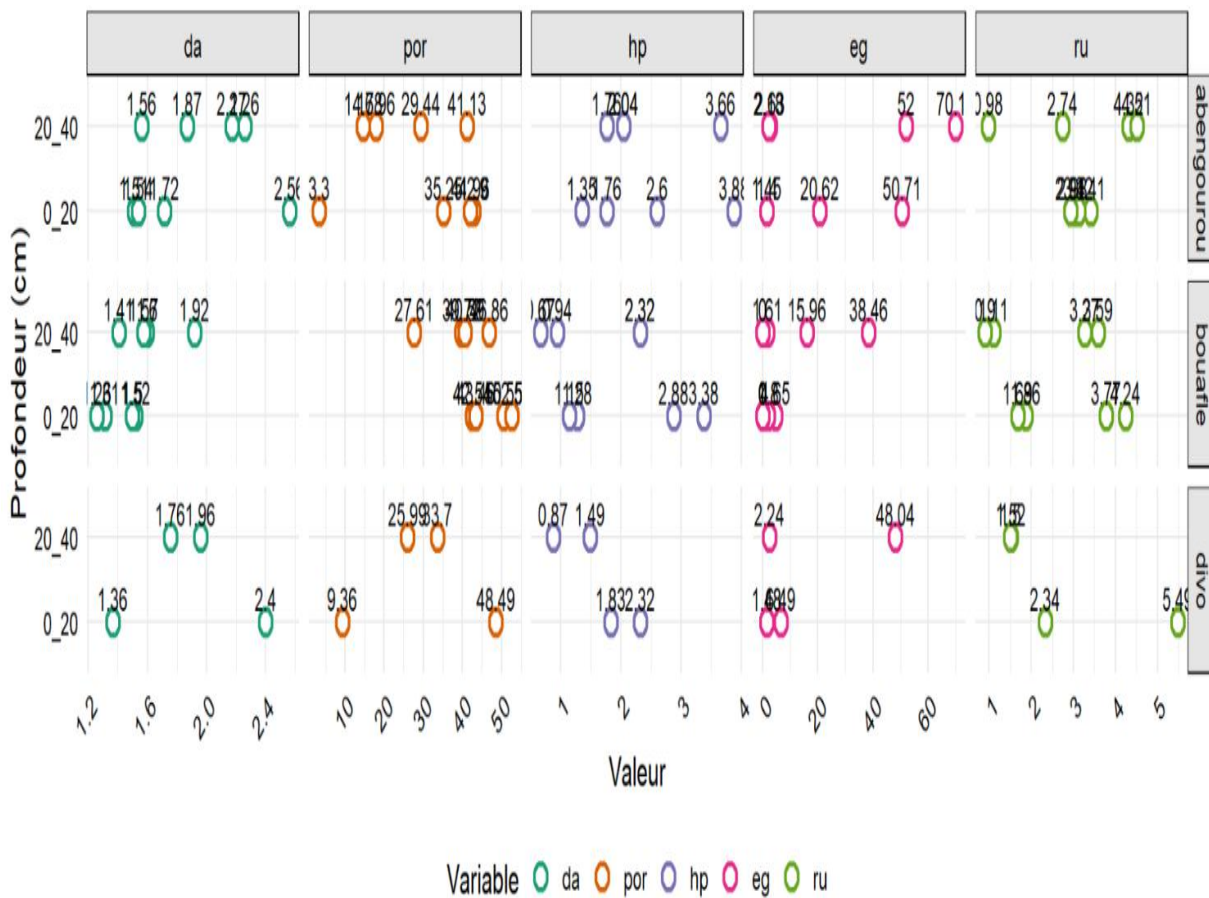


Figure 18 : Variation des propriétés hydrodynamique du sol en fonction des profondeurs du sol des zones d'étude (Divo, Abengourou et Bouaflé).

da : la densité apparente (g/cm), représentée par des cercles verts ; por : la porosité (%), représentée par des cercles orange ; hp : l'humidité (%), représentée par des cercles violets ; eg : la teneur en éléments grossiers (%), représentée par des cercles roses ; ru : réserve utile (mm), représentée par des cercles de couleur vert olive.

3.1.3.3. Relation entre les propriétés hydrodynamiques du sol

La matrice de corrélation entre les différents paramètres hydrodynamiques du sol dans les zones de Divo, Abengourou et Bouaflé permet d'observer les liens entre ces variables (tableau VI). Une corrélation négative et significative a été observée entre la densité apparente (da) et la porosité (por) dans toutes les zones ($r = -1$). Une corrélation positive et significative a été observée entre la densité apparente (da) et la réserve utile (ru) à Divo ($r = 0,691^*$). Une corrélation positive et significative a également été observée entre l'humidité pondérale (hp) et la réserve utile (ru) à Divo ($r = 0,847^{**}$) et dans la zone de Bouaflé ($r = 0,984^{***}$). Une corrélation négative et significative a été observée entre la réserve utile (ru) et le taux

d'éléments grossiers aussi bien dans la zone d'Abengourou ($r = -0,811$) que dans celle de Bouaflé ($r = -0,688^*$) (tableau VI).

Tableau VI : Matrice de corrélation des paramètres hydrodynamiques du sol dans les zones d'étude

Paramètres	por	hp	Eg	Ru	Zone d'étude
da	-1***	- 0,721*	-0,566*	0,44	Abengourou
	-1***	- 0,763*	0,890**	-0,752*	Bouaflé
	-1***	0,428	0,054	0,691*	Divo
por		0,721*	0,566*	-0,440	Abengourou
		0,763*	-0,890**	0,752*	Bouaflé
		-0,428	-0,054	-0,691*	Divo
hp			0,539	-0,076	Abengourou
			-0,620	0,984***	Bouaflé
			-0,149	0,847**	Divo
eg				-0,811*	Abengourou
				-0,688*	Bouaflé
				-0,459	Divo

da : la densité apparente ; por : la porosité ; hp : l'humidité ; eg : la teneur en éléments grossiers ; ru : réserve utile ; *corrélation significative, ** Corrélation hautement significative, ***Corrélation très hautement significative

3.1.4. Discussion

L'étude des caractéristiques des propriétés morpho-pédologiques et hydrodynamiques des sols a montré des différences entre la zone de Divo, d'Abengourou et de Bouaflé. La description morphologique des sols des trois zones d'étude a permis d'identifier des sols profonds d'au moins 120 cm. Cette profondeur pourrait contribuer à l'enracinement optimal des cacaoyers. Ceci pourrait également favoriser la remontée de l'eau dans les horizons de surface durant les périodes de déficit hydrique du sol. Nous avons également observé une texture sablo-argileuse et une structure grumeleuse dans les zones d'étude. Ces caractéristiques seraient à l'origine de la disponibilité des éléments minéraux du sol et favoriseraient le développement des racines. En somme, les différentes caractéristiques morphologiques des sols observées aussi bien dans les zones à faibles pluviométrie (Abengourou et Bouaflé) et la zone à pluviométrie favorable pour le cacaoyer sont typiques des ferralsols. En effet, selon Koko *et al.* (2014), le déficit hydrique à court terme ne modifie pas les types de sols. Les travaux de Kotaix *et al* en 2024 ont permis d'identifier des ferralsols sous les cultures de cacaoyers aussi bien dans les zones à faible pluviométrie que dans les zones à pluviométrie favorable pour le cacaoyer.

En revanche, des taux d'éléments grossiers de 58% ont été observé dans la zone d'Abengourou et de 47% dans la zone de Bouaflé dans les 100 premiers centimètres de profondeur des sols

Cette forte présence d'éléments grossiers observés dans les deux zones à faible pluviométrie pourrait indiquer que le déficit hydrique dégrade la structure du sol. Ainsi, les particules fines du sol pourraient être facilement transportés par le vent ou l'eau lors d'un évènement pluvieux et les éléments grossiers restent en place, augmentant leurs pourcentages dans les horizons superficiels de ces sols. Selon Koko *et al.*, (2014), le déficit hydrique appauvrit le sol en éléments fins, ce qui augmente mécaniquement la concentration des éléments grossiers dans les horizons superficiels réduisent considérablement la réserve en eau du sol.

Concernant les propriétés chimiques des sols, le pH de l'eau mesuré dans toutes les zones d'étude était compris entre 6,95 et 7,4. Cette variation de pH qui s'inclut dans les normes internationales de la cacao culture établie par snoeck *et al.* (2016), sont des valeurs optimales pour un développement du cacaoyer dans ces zones. Cet intervalle de pH assure de manière significative l'activité biologique du sol et la biodisponibilité de la majorité des nutriments essentiels aux plantes tels que le potassium et les bases échangeables (Kotaix *et al.*, 2024).

Concernant la matière organique, les sols des zones d'Abengourou et de Bouaflé ont présenté des teneurs inférieures (1,05 % ; 1,22 %) à celles de Divo (1,82 %). Le déficit hydrique pourrait réduire la présence de matière organique à Abengourou et Bouaflé, et la forte teneur de cette matière organique à Divo pourrait être due au régime hydrique favorable de cette zone. En effet le régime hydrique conditionne l'activité biologique du sol, qui responsable de la décomposition de la litière en matière organique dans les horizons superficiels du sol (Ouattara *et al.*, 2017). Les travaux réalisés par Snoeck *et al.* (2016) ont présentés une forte présence de matières organiques comprises entre 1,7 % et 3,2 % dans les horizons superficiels du sol dans les zones à régime hydrique favorable pour la cacaoculture.

S'agissant du rapport carbone azote, toutes les zones d'études ont présenté des valeurs inférieures à $11,5 \text{ Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$. Selon Snoeck *et al.* (2016), le rapport carbone azote est peu affecté par régime hydrique et il dépend généralement de l'âge de la culture installée sur ce sol. Lorsque les plants de cacaoyers se développent, la demande en carbone et en azote est forte et pourrait entraîner des carences dans le sol au cours de leurs développements. Les travaux menés par Kotaix *et al.*, (2024) sur la fertilisation des cacaoyers ont présenté des carences pour le rapport carbone azote du sol dans des plantations âgés de plus de 10 ans de cacaoyers.

Les teneurs en potassium mesurées dans les différentes zones sont supérieures à la moyenne recommandée. Elles s'échelonnent de $58,75 \text{ Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ à Abengourou, $66,42 \text{ Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ à Bouaflé, jusqu'à $78,27 \text{ Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ à Divo, bien au-delà de la valeur optimale de $0,7 \text{ Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ proposée par Snoeck *et al.* (2016). Ces fortes concentrations pourraient s'expliquer par la rétention du potassium dans les horizons édaphiques, favorisée par la structure du sol.

Les teneurs moyennes du calcium enregistrées dans les trois zones (9,15 $\text{Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ à Abengourou, 7,17 $\text{Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ à Bouaflé et 14,82 $\text{Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ à Divo) respectent les seuils de référence pour la culture du cacaoyer, qui se situent entre 5 et 8 $\text{Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ (Snoeck *et al.*, 2016). Cela témoigne d'un niveau de disponibilité du calcium optimal pour le bon fonctionnement physiologique des plantes. Cependant, les teneurs en magnésium sont nettement inférieures aux normes agronomiques, avec des valeurs de 0,22 $\text{Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ à Abengourou, 0,87 $\text{Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ à Bouaflé, et 0,35 $\text{Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ à Divo, alors que la teneur optimale recommandée est de l'ordre de 5 $\text{Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ (Snoeck *et al.*, 2016). Ces déficiences pourraient être imputées à la nature des argiles présentes dans les sols, lesquelles se saturent rapidement et favorisent ainsi, la lixiviation des cations échangeables, en particulier le magnésium.

Les valeurs de la capacité d'échange cationique (CEC) obtenues dans les trois zones d'étude sont comprises entre 12 et 30 $\text{Cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$. Cet intervalle des valeurs de CEC est recommandé pour les sols destinés à la culture du cacaoyer (Snoeck *et al.*, 2016). Ces valeurs élevées pourraient résulter de la basicité relative des sols, de leur texture sablo-argileuse, ainsi que de leur capacité à retenir les éléments nutritifs.

Les caractéristiques hydrodynamiques des sols diffèrent d'une zone d'étude à l'autre. Les valeurs de perméabilité obtenues pour l'ensemble des zones d'étude sont supérieures à 180 mm/h selon la norme établit par EPNAC en 2013. Ces valeurs traduisent une bonne aptitude à l'infiltration de l'eau dans le sol aussi bien les zones à déficit hydrique (Abengourou et Bouaflé) et pour la zone à régime hydrique favorable (Divo). En effet l'infiltration de l'eau du sol dépend plutôt de la texture et de la structure et non du régime hydrique de la zone.

Dans l'ensemble des trois zones d'étude, la porosité diminuait avec la profondeur du sol. Cela signifie que les horizons superficiels sont plus poreux que les horizons sous-jacents. Selon Yéboua *et al.* (2010), les Ferralsols tropicaux sont fortement lessivés, l'argile contenue dans les couches superficielles migre dans les horizons sous-jacents en raison de la porosité. Le dépôt d'argile dans les horizons sous-jacents élimine les vides entre les grains de sable et augmente la densité apparente des horizons les plus profonds (Brady & Weil, 2002).

Les teneurs en humidité pondérale des horizons de profondeur sont plus élevées que celles des horizons de surface. Cela pourrait être dû à la présence de racines de cacaoyers dans les profondeurs de 0 à 20 cm, qui pourraient puiser l'eau nécessaire à leur survie (Kouakou *et al.*, 2021).

La matrice de corrélation présente une forte corrélation négative avec la densité apparente (d_a) dans l'ensemble des zones étudiées, soulignant ainsi l'importance d'une structure du sol bien équilibrée. Ce résultat montre que les sols plus denses sont naturellement moins poreux selon

Kouakou *et al.* (2021). Une forte corrélation négative entre la porosité et la teneur en éléments grossiers (eg) a été observée dans les zones de Bouaflé et d'Abengourou. Cela indique qu'une forte proportion d'éléments grossiers limite la porosité de ce sol et pourrait limiter la réserve utile en eau du sol pour le bon développement des cacaoyers dans ces zones.

À Divo par contre, la réserve utile en eau présente une corrélation positive et significative avec l'humidité (hp) et la densité apparente (da), ce qui indique une bonne rétention d'eau dans ces sols. Les travaux de Kouakou *et al.* (2021) ont obtenu des corrélations similaires concernant les paramètres hydrodynamiques du sol dans la zone de Brobo située au centre de la Côte d'Ivoire.

En somme, les sols des différentes zones d'études sont basiques et disposent du complexe absorbant répondant aux normes de production du cacaoyer. En plus, les sols de la zone de Divo disposent d'un fort taux de matière organique propice au développement des cacaoyers. Sur la base de ces analyses, Divo se distingue comme la zone la plus favorable pour la culture du cacaoyer, grâce à sa richesse en carbone organique, en calcium et en magnésium, ainsi qu'à sa capacité élevée d'échange cationique. Abengourou, bien qu'ayant une fertilité plus modérée, présente une bonne disponibilité en phosphore, ce qui peut favoriser une croissance racinaire vigoureuse. Bouaflé, en revanche, pourrait nécessiter des amendements pour améliorer la disponibilité en magnésium et augmenter la matière organique afin de compenser son faible potentiel de rétention de nutriments.

Conclusion partielle

Les résultats obtenus indiquent que le déficit hydrique à court terme n'entraîne pas de modification du type de sol, les unités pédologiques demeurant stables dans les différentes zones d'étude. Dans les zones d'Abengourou et de Bouaflé, le déficit hydrique s'est traduit par une augmentation relative de la proportion d'éléments grossiers, accompagnée d'une diminution du carbone organique et de la réserve utile en eau. Ainsi, bien que la structure fondamentale des sols ne soit pas modifiée, le déficit hydrique agit sur des paramètres clés liés à la disponibilité en eau et à la fertilité, susceptibles d'influencer la croissance et la performance agro-morphologique du cacaoyer.

3.2. VÉRIFICATION DE LA LÉGITIMITÉ PARENTS ET DESCENDANTS DES FAMILLES DE CACAOYERS ÉTUDIÉES

L'enjeu de cette analyse est de garantir la conformité génétique des familles d'hybrides étudiés issus des croisements contrôlés. L'objectif est de s'assurer que les performances agromorphologiques observées sont effectivement liées aux combinaisons génétiques attendues, condition indispensable pour l'étude de l'effet du déficit hydrique sur les caractéristiques agromorphologiques des familles d'hybrides étudiées et pour les travaux ultérieurs de cartographie des QTLs.

3.2.1. Polymorphisme des marqueurs

Le pourcentage de polymorphisme des marqueurs (P_{95} %) a été de 100 % pour les clones parents. Au niveau des descendance, ce pourcentage a varié de 57,14 % (UPA402×UF676) à 92,66 % (UPA409×IFC1), avec une moyenne de 77,29 % (tableau VII).

Tableau VII : Pourcentage de polymorphisme au sein de chaque population

Populations	Nombre de marqueurs SNP	Pourcentage de polymorphisme
Parents	84	100 %
Descendances		
(UPA409×IFC1)	84	92,86%
(T79/501×IFC5)	84	89,29%
(POR×T50/501)	84	89,29%
(UPA608×IFC412)	84	88,10%
(SCA6×ICS1)	84	82,14%
(IMC67×IFC1)	84	77,38%
(IFC720×ICS46)	84	75,00%
(UPA409×POR)	84	75,00%
(T85/799×IFC15)	84	71,43%
(MOQ413×SCA6)	84	71,43%
(UPA603×UF667)	84	69,05%
(PA150×POR)	84	66,67%
(UPA402×UF676)	84	57,14%
Moyenne	84	77,29%

3.1.2.2. Diversité génétique chez les clones parents et dans la descendance des familles d'hybrides étudiées

Dans la population de clones parents, la diversité est caractérisée par un nombre moyen d'allèles obtenu par locus (A) de 2, avec un nombre d'allèles efficaces (A_e) de 1,69. Les taux

d'hétérozygotie observés (H_o) et attendus (H_e) sont respectivement de 0,33 et de 0,39%. La valeur de l'indice de fixation (F_{is}) dans cette population est de 0,18.

Dans les populations d'hybrides, le nombre d'allèles par locus a varié de 1,57 (UPA402×UF676) à 1,92 (UPA409×IFC1) avec une moyenne de 1,77. Le nombre moyen d'allèles efficaces (A_e) a varié de 1,57 (UPA402×UF676) à 1,92 (UPA409×IFC1), avec une moyenne de 1,77. L'hétérozygotie attendue a été plus faible que l'hétérozygotie observée ($H_o = 0,42$ et $H_e = 0,30$). Quant à l'indice de fixation (F_{is}), il a varié de -0,52 (UPA402×UF676) à -0,16 (POR×T50/501) pour une moyenne de -0,34 (tableau VIII).

Tableau VIII : Valeurs des paramètres de diversité génétique évalués au sein des familles d'hybrides et des clones

Populations	A	Ae	Ho	He	F _{is}
Parents	2 ± 0	1,69± 0,02	0,33± 0,02	0,39± 0,01	0,18± 0,04
Descendances					
(UPA409×IFC1)	1,92± 0,02	1,64± 0,03	0,48± 0,03	0,36± 0,01	-0,29± 0,05
(T79/501×IFC5)	1,89± 0,03	1,60± 0,03	0,45± 0,03	0,34± 0,01	-0,29± 0,05
(POR×T50/501)	1,89± 0,03	1,61± 0,03	0,40± 0,03	0,35± 0,01	-0,16± 0,05
(UPA608×IFC412)	1,88± 0,03	1,67± 0,03	0,48± 0,03	0,37± 0,01	-0,29± 0,05
(SCA6×ICS1)	1,82± 0,04	1,55± 0,03	0,42± 0,03	0,32± 0,01	-0,29± 0,04
(IMC67×IFC1)	1,77± 0,04	1,55± 0,04	0,43± 0,03	0,31± 0,02	-0,36± 0,03
(UPA409×POR)	1,75± 0,04	1,50± 0,04	0,45± 0,04	0,28± 0,02	-0,48± 0,04
(IFC720×ICS46)	1,75± 0,04	1,56± 0,04	0,39± 0,03	0,31± 0,02	-0,24± 0,05
(T85/799×IFC15)	1,71± 0,05	1,46± 0,04	0,39± 0,03	0,27± 0,02	-0,39± 0,04
(MOQ413×SCA6)	1,71± 0,05	1,50± 0,04	0,41± 0,03	0,28± 0,02	-0,40± 0,04
(UPA603×UF667)	1,69± 0,05	1,48± 0,04	0,37± 0,03	0,27± 0,02	-0,32± 0,05
(PA150×POR)	1,66± 0,05	1,43± 0,04	0,37± 0,03	0,25± 0,02	-0,41± 0,04
(UPA402×UF676)	1,57± 0,05	1,42± 0,04	0,37± 0,04	0,23± 0,02	-0,52± 0,04
Moyenne	1,77 ± 0,04	1,54 ± 0,04	0,42 ± 0,03	0,30 ± 0,02	-0,34 ± 0,04

A = nombre d'allèles, Ae = nombre d'allèles efficaces, Ho =hétérozygotie observée, He = hétérozygotie attendue, Fis = indice de fixation

3.2.3. Différenciation génétique entre les clones parents et les familles d'hybrides étudiées

L'analyse de la variance moléculaire n'a pas révélé de différence significative entre les parents et les familles d'hybrides ($F_{ST} = 0,12$; $p = 0,323$). Il est ressorti de cette analyse que 1 % de la variance totale est attribuée à la variance inter-population et 99 % à la variance intra-population. Les valeurs d'indice de fixation entre populations (F_{is}) et pour l'ensemble des populations (F_{it}) ont été respectivement de -0,29 et -0,13. Le coefficient de différenciation (F_{ST}) obtenu indique une différenciation génétique modérée entre les clones et leurs descendances. La valeur du flux de gènes Nm par population est de 2,8 (tableau IX).

Les coefficients de différenciation génétique (F_{ST}) et les distances génétiques (D) ont été calculés pour chaque paire de familles d'hybrides et de clones, L'analyse des deux matrices

obtenues a révélé une différenciation (F_{ST}) et distance génétique (D) relativement importante entre les populations. La valeur de la F_{ST} a varié de 0,035 (entre F13 et F15) à 0,145 (entre F1 et F3) (Tableau IX), tandis que les distances génétiques entre les familles ont varié de 0,022 (entre F13 et F15) à 0,153 (entre F1 et F3) (tableau X). En effet, les familles ayant présenté une faible différenciation génétique (F_{ST} compris entre 0 et 0,05) sont les suivantes : F2 et F3 (avec 0,05) ; F2 et F10 (0,04), F2 et F14 (0,04) ; F3 et F14 (0,05) ; F5 et F13 (0,05) ; F6 et F13 (0,05) ; F6 et F15 (0,04) ; F7 et F13 (0,04) ; F7 et F15 (0,04) ; F10 et F14 (0,04) ; F13 et F15 (0,03).

Tableau IX : Analyse de la variance moléculaire (AMOVA) et mesures de la diversité génétique entre les familles d'hybrides et les clones parents

Sources variation	ddl	SCE	CM	Composante de Variance (%)	Pourcentage de variation (%)	Valeur de P	Valeurs moyennes
inter population	13	13,24	1,02	0,008	1	0,323	-
intra-population	37	36,58	0,99	0,989	99	-	-
Total population	50	49,82	-	0,997	100	-	-
Fis	-	-	-	-	-	-	-0,29 ± 0,02
Fit	-	-	-	-	-	-	-0,13 ± 0,02
FST	-	-	-	-	-	-	0,12 ± 0
Nm	-	-	-	-	-	-	2,8 ± 0,42

ddl : degré de liberté, SCE : somme des carrés des écarts, CM : somme des carrés moyens, F_{ST} : coefficient de différenciation génétique des sous populations, Fis : indice de fixation de Wright de la sous population, Nm : flux de gènes par population, Fit : indice de fixation de Wright de la population totale

Tableau X : Matrice des coefficients de différenciation génétique (F_{ST}) calculés ente les familles d'hybrides

	F1	F2	F3	F5	F6	F7	F8	F10	F11	F12	F13	F14
F2	0,096											
F3	0,145	0,055										
F5	0,077	0,067	0,114									
F6	0,092	0,077	0,114	0,067								
F7	0,090	0,070	0,115	0,068	0,061							
F8	0,114	0,074	0,102	0,105	0,087	0,086						
F10	0,092	0,044	0,075	0,064	0,066	0,060	0,079					
F11	0,088	0,057	0,096	0,074	0,081	0,074	0,061	0,063				
F12	0,099	0,068	0,109	0,073	0,089	0,084	0,071	0,081	0,051			
F13	0,097	0,064	0,106	0,059	0,052	0,042	0,095	0,059	0,071	0,089		
F14	0,105	0,045	0,058	0,069	0,070	0,085	0,084	0,046	0,074	0,088	0,061	
F15	0,102	0,063	0,121	0,062	0,048	0,047	0,099	0,063	0,076	0,090	0,035	0,075

Les codes F indique les familles d'hybrides

Tableau XI : Matrice des distances génétiques (D) calculées entre les familles d’hybrides

	F1	F2	F3	F5	F6	F7	F8	F10	F11	F12	F13	F14	F15
F1													
F2	0,085												
F3	0,153	0,066											
F5	0,051	0,059	0,121										
F6	0,073	0,079	0,133	0,052									
F7	0,067	0,063	0,125	0,051	0,048								
F8	0,105	0,089	0,126	0,106	0,089	0,088							
F10	0,076	0,051	0,090	0,054	0,061	0,048	0,093						
F11	0,068	0,051	0,104	0,058	0,076	0,064	0,060	0,060					
F12	0,084	0,072	0,128	0,060	0,090	0,078	0,076	0,089	0,048				
F13	0,072	0,056	0,113	0,042	0,037	0,029	0,100	0,049	0,058	0,086			
F14	0,098	0,051	0,069	0,061	0,067	0,084	0,098	0,049	0,073	0,098	0,053		
F15	0,075	0,050	0,126	0,043	0,032	0,034	0,101	0,049	0,061	0,082	0,022	0,064	

Les codes F indiquent les familles d’hybrides

3.2.4. Structuration génétique des clones parents et des familles d’hybrides

3.2.4.1. Analyses en coordonnées principales (PCoA)

La distribution des clones parents (violets) et des descendants (noirs) suivant les axes 1 et 2 de l’analyse en coordonnées principales (PCoA) est présentée dans la figure 19. Ces deux axes contribuent à 37,29 % de la variabilité totale. La répartition des individus dans le plan factoriel 1 et 2 met en évidence deux grands groupes suivant l’axe 1. Le premier groupe (I) est composé des clones parents SCA6, POR, ICS46, UF667, MOQ 413 et ICS1, ainsi que de leurs descendants. Le groupe II est composé des parents IMC67, T85/799, PA150, UPA402, UPA409, IFC 5 et leurs descendants. L’axe 2 structure chaque groupe (I et II) en deux sous-groupes (I1, I2, II1 et II2) selon la proximité des descendants et des clones parents. Le sous-groupe I1 rassemble les descendants proches du parent SCA6. Les autres parents et descendants du groupe I sont regroupés au sein du sous-groupe I2. Le sous-groupe II1 rassemble les témoins IMC67, UPA409, UPA402, T85/799, PA150 et leurs descendants. Quant au sous-groupe II2, il regroupe le clone parent IFC5 et les descendants qui lui sont proches (figure 19).

IFC1), (T85/799 X IFC15), (T79/501 X IFC5), (PA150 X POR), (UPA603 X UF667) (figure 21).

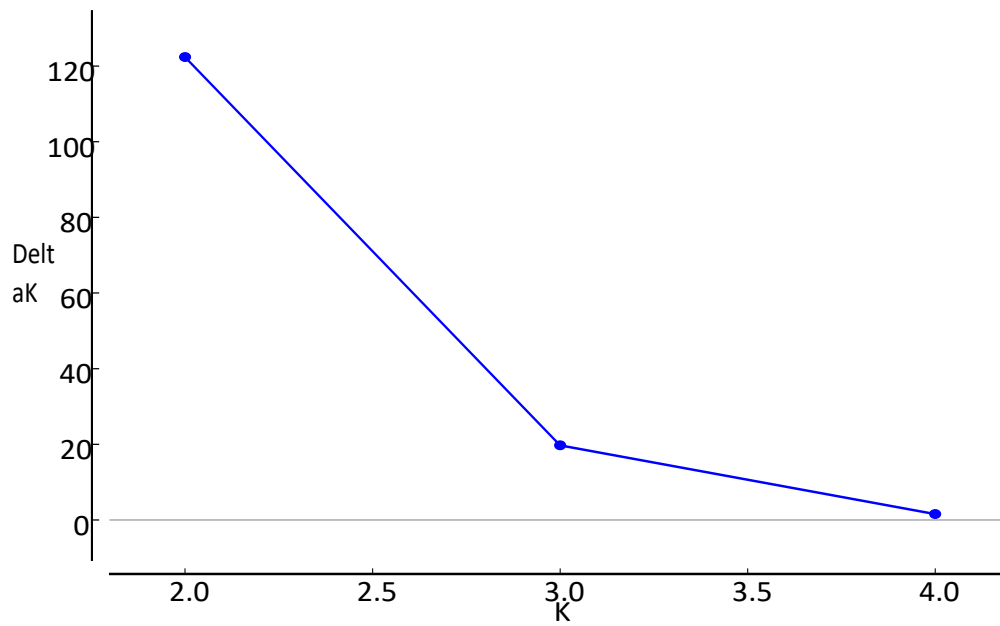


Figure 20 : Graphique illustrant les valeurs de delta K et de K, permettant de déterminer que le nombre optimal de clusters est égal à 2

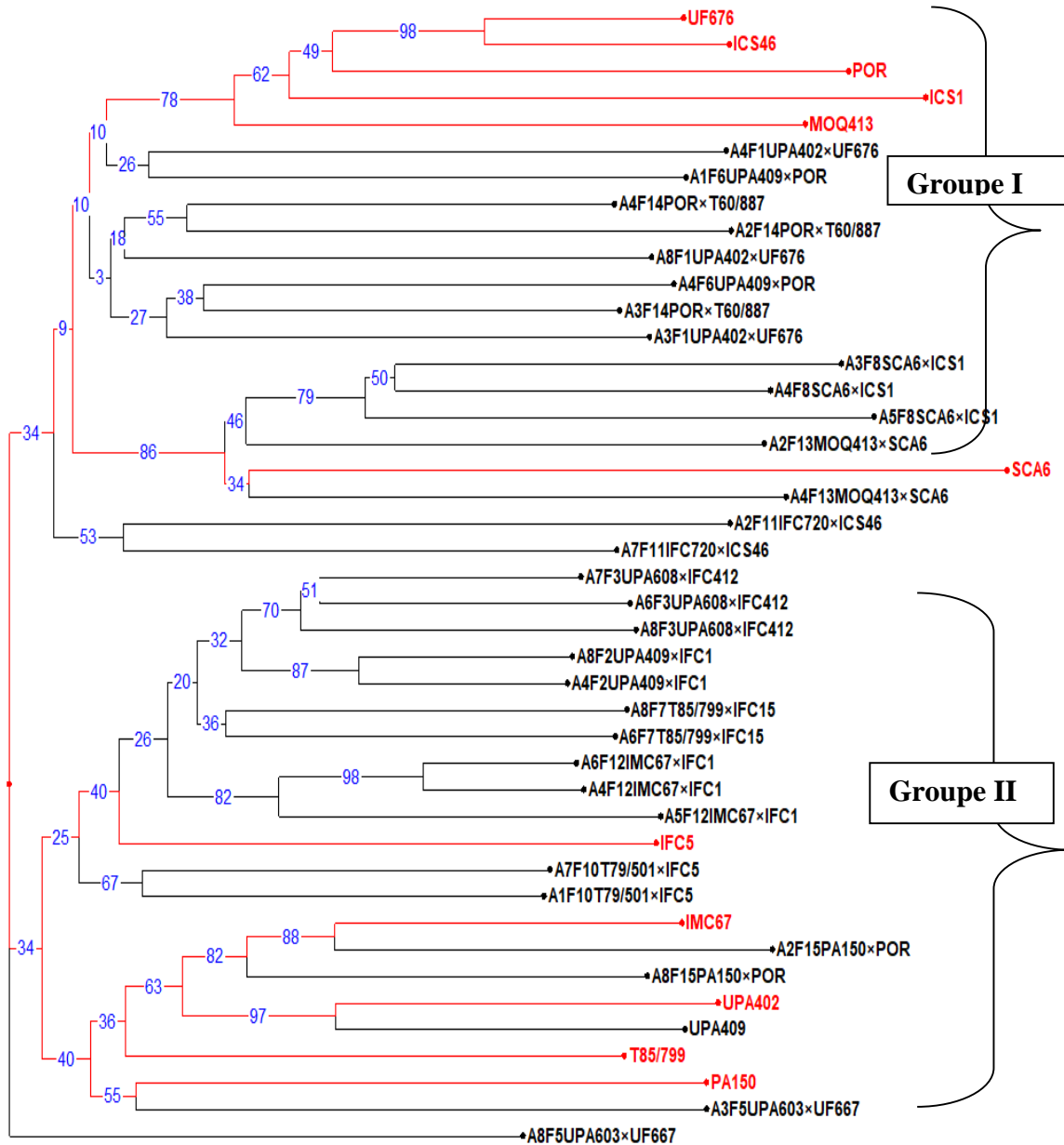


Figure 21 : Dendrogramme de la structuration des familles d'hybrides et clones parents de *Theobroma cacao* à l'aide de 84 marqueurs SNPs

3.2.4.3. Structure génétique suivant les fréquences alléliques des clones parents et des familles d'hybrides

La figure 22 présente la structure génétique des deux populations (parents et descendants) et la contribution de chaque cluster à la constitution des individus. Ces clusters sont associés à plusieurs génotypes témoins. Le cluster 1 (rouge) est associé aux clones parents Trinitario (POR, ICS1, UF676), Contamana (SCA6), Criollo (ICS46). Le cluster 2 (vert) rassemble les clones parents Forastero Haut Amazonien (UPA 402, UPA409, T85/799), Iquitos (IMC 67), Amelonado (IFC5) et Maranon (PA150). L'analyse de la figure indique qu'il y a 16 hybrides dont la constitution génétique est fortement influencée par le cluster 1 (rouge). Par contre, on note que 23 descendants hybrides présentent une forte contribution du cluster 2 (vert). Aussi, l'analyse de la structure des familles d'hybrides et des clones a révélé que les familles F9 (PA150 X IFC5), F15 (PA150 X POR), F12 (IMC67 X IFC1), F14 (POR X T50/501), F11 (IFC720 X ICS46) et F8 (SCA6 X ICS1) et de F13 (MOQ413 X SCA6 ont des taux d'appartenance (valeur de Q) inférieurs à 0,80 avec les groupes génétiques Maranon (PA150), Iquitos (IMC67), Criollo (POR et ICS46) et Contamana (SCA6).

3.2.5. Discussion

Les résultats des analyses de légitimité des parents et des descendants des familles d'hybrides de cacaoyer ont été réalisés à l'aide de 84 marqueurs SNPs informatifs. Ces analyses ont révélé une grande variabilité au sein des populations des clones parents.

Une variabilité similaire a également été observée au sein des familles d'hybrides de cacaoyer. Cette importante variabilité génétique a également été observée dans une étude de diversité génétique et parenté de variétés paysannes de cacao (*Theobroma cacao* L.) de Honduras et de Nicaragua avec 70 marqueurs SNPs (Ji *et al.*, 2013).

Une différenciation génétique non significative entre les parents et les descendants ($p = 0,323$) a été mise en évidence dans cette étude. Cela indique qu'il existe une ressemblance significative entre les clones parents et leurs descendants, Des résultats similaires ($P = 0,285$) ont été observés dans une étude sur la diversité génétique et les liens de parenté entre les cacaoyers de Bogua et ceux d'Utcubamba, dans le nord du Pérou, utilisant 192 marqueurs SNP (Danilo *et al.*, 2022).

Le nombre moyen d'allèles par locus observé dans cette étude, compris entre 1,57 et 1,92, reflète une diversité génétique notable aussi bien chez les descendants (moyenne de 1,77) que chez les parents (moyenne de 2). Cette richesse allélique traduit la présence d'une importante variabilité au sein des deux populations, un résultat en accord avec les travaux antérieurs sur *Theobroma cacao*. En effet, Guiraud *et al.* (2025a) avaient déjà souligné une diversité allélique élevée dans cette espèce, tandis que Danilo *et al.* (2022) ont rapporté des valeurs comparables, avec des moyennes de 1,52 et 1,59 allèles par locus dans différentes populations. Ces similitudes indiquent que la richesse allélique est une caractéristique constante et significative des populations de cacaoyers, quelle que soit leur origine.

La forte diversité observée peut s'expliquer par le système d'auto-incompatibilité gaméto-sporophytique propre au cacaoyer (Royaert *et al.*, 2011 ; Lanaud *et al.*, 2017). Ce mécanisme biologique empêche l'autofécondation et favorise les croisements entre individus génétiquement distincts, ce qui accroît la recombinaison et le maintien de la variabilité allélique au sein des populations. En comparaison avec d'autres espèces autogames, où l'autofécondation tend à réduire la diversité, le cacaoyer bénéficie ainsi, d'un mécanisme naturel de maintien de la variabilité génétique.

Cette richesse allélique constitue un atout majeur pour les programmes de conservation et d'amélioration génétique. Une diversité élevée augmente les chances d'identifier des allèles associés à des caractères d'intérêt (tolérance au stress hydrique, résistance aux maladies,

productivité), et offre donc une meilleure base pour la sélection. Comme l'ont indiqué Bataillon *et al.* (1996), une variabilité génétique importante favorise la résilience des populations face aux pressions environnementales et facilite la mise en œuvre de stratégies de gestion durable des ressources génétiques.

Les résultats ont montré que la diversité génétique intra-population (H_s) représentait 99 % de la diversité totale ($H_t = 100\%$), contre seulement 1 % pour la diversité inter-population. Cette répartition indique que la variabilité génétique est principalement maintenue au sein des populations, tandis que les différences entre populations restent limitées. De telles observations sont fréquentes chez le cacaoyer et confirment l'existence d'un fort brassage génétique dû à son système de reproduction allogame (Ouédraogo *et al.*, 2005).

Cette forte diversité intra-population constitue un atout majeur en amélioration génétique, car elle fournit un large réservoir de gènes potentiellement associés à des caractères d'intérêt agronomique, tels que la tolérance au déficit hydrique, la résistance aux maladies ou encore l'amélioration de la productivité. Dans ce contexte, les parents et leurs descendants issus de croisements simples apparaissent comme une ressource génétique précieuse pour divers programmes de sélection.

En particulier, la richesse génétique mise en évidence pourrait être exploitée dans les programmes de sélection récurrente et réciproque actuellement conduits en Côte d'Ivoire (Pokou *et al.*, 2009 ; Guiraud *et al.*, 2025a).

L'hétérozygotie attendue (H_e) a été estimée à 0,30 chez les descendants et à 0,39 chez les parents, traduisant une diversité génétique modérée à élever dans les deux populations. La valeur plus élevée observée chez les parents suggère que ces derniers constituent un réservoir génétique plus riche, dont la descendance n'exprime qu'une partie de la variabilité initiale.

Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus par Gopaulchan *et al.* (2020), qui ont rapporté un H_e de 0,32 lors d'une étude de diversité génétique du cacaoyer en République Dominicaine à partir de 180 marqueurs SNPs. La proximité de ces valeurs indique que la diversité génétique observée dans nos populations se situe dans la même gamme que celle observée dans d'autres zones de production. En revanche, les valeurs de H_e obtenues sont supérieures à celles rapportées par Padi *et al.* (2015) ($H_e = 0,24$), qui ont utilisé 64 loci SNPs pour examiner la diversité et la filiation de plus de 2 500 cacaoyers au Ghana.

Les valeurs de l'indice de fixation (FIS) ont varié de $-0,52$ à $-0,16$ chez les descendance hybrides et ont atteint 0,18 chez les clones parentaux. Ces valeurs, toutes inférieures à 1, traduisent globalement un excès d'hétérozygotie au sein des populations étudiées (Wright, 1965). L'excès d'hétérozygotes observé chez les descendants peut s'expliquer par la

combinaison de génotypes issus de croisements contrôlés, favorisant l'expression d'une variabilité génétique plus élevée que celle attendue sous l'équilibre de Hardy–Weinberg.

Chez les parents, la valeur légèrement positive de l'indice (0,18) indique une tendance à une légère déficience en hétérozygotes, ce qui pourrait refléter soit un effet de dérive génétique, soit une structuration génétique liée à l'origine des clones utilisés comme géniteurs. Cependant, cette valeur reste relativement faible, suggérant que la diversité génétique demeure élevée dans l'ensemble. Ces résultats confirment la nature hautement allogame du cacaoyer, dont le système d'auto-incompatibilité gaméto-sporophytique limite fortement l'autofécondation et favorise la production d'individus hétérozygotes. L'excès d'hétérozygotie observé, particulièrement marqué dans les descendances hybrides, constitue un atout pour l'amélioration génétique, puisqu'il accroît les possibilités de sélection d'individus présentant des combinaisons géniques favorables.

Les résultats ont révélé de faibles différenciations génétiques ($F_{ST} < 0,05$) ainsi que de faibles distances génétiques ($0,03 < D < 0,09$) entre les familles d'hybrides F2, F8, F10, F11, F12, F13 et F14 et leurs parents respectifs. Ces valeurs traduisent une forte proximité génétique entre les clones parentaux et leur descendance, confirmant ainsi, la transmission fidèle d'une grande partie de la variabilité génétique parentale aux générations suivantes. En d'autres termes, les familles hybrides étudiées partagent une base génétique très similaire à celle de leurs géniteurs, ce qui reflète la cohérence attendue dans le cadre de croisements contrôlés.

Ces résultats rejoignent ceux rapportés par Jaime *et al.* (2017), qui ont mis en évidence des distances génétiques faibles ($0,06 < D < 0,07$) entre les cacaoyers des régions du Chucho et du Beni en Colombie. Dans ce cas également, la faible divergence entre populations traduisait une forte similarité génétique, suggérant que ces groupes partageaient une origine commune ou des échanges de gènes récents. L'observation de valeurs faibles de F_{ST} et de D dans cette étude met en évidence que, malgré la diversité intra-population relevée précédemment, la différenciation entre parents et descendants reste limitée. Ce constat est cohérent avec le mode de reproduction du cacaoyer, espèce allogame, et confirme que les descendants issus de croisements simples conservent une forte identité génétique avec leurs parents.

Par ailleurs, l'analyse en composantes principales (ACP) et la classification ascendante hiérarchique (CAH) ont permis de mettre en évidence un regroupement des clones parentaux SCA6, PA150, POR, IFC5 et IMC67 avec leurs descendances respectives. Cette proximité traduit une continuité génétique entre les géniteurs et leur progéniture, confirmant que ces clones partagent une forte proportion de gènes avec les familles issues de leur croisement. En

d'autres termes, les descendances hybrides héritent de manière marquée des signatures génétiques parentales, ce qui témoigne d'un faible brassage génétique entre générations.

Ces résultats corroborent ceux de Koffi *et al.* (2022) chez le cocotier, où les auteurs ont observé un schéma similaire de regroupement entre géniteurs et descendances. Ils attribuaient cette tendance au rôle déterminant du géniteur mâle dans la transmission des allèles, ce qui pourrait expliquer les similarités ou les différences observées entre les descendances. Dans le cas du cacaoyer, l'apport du géniteur mâle semble également jouer un rôle prépondérant dans la structuration génétique des descendances, renforçant ainsi, les proximités parent-descendant mises en évidence par l'ACP et la CAH.

L'analyse de la structure génétique des familles d'hybrides et des clones a montré que les familles F9 (PA150 × IFC5), F15 (PA150 × POR), F12 (IMC67 × IFC1), F14 (POR × T50/501), F11 (IFC720 × ICS46), F8 (SCA6 × ICS1) et F13 (MOQ413 × SCA6) présentent des taux d'appartenance (valeur de Q) inférieurs à 0,80 par rapport aux groupes génétiques d'origine : Maranon (PA150), Iquitos (IMC67), Criollo (POR et ICS46) et Contamana (SCA6). Ces valeurs de Q suggèrent que ces descendances ne s'alignent pas totalement sur un seul groupe génétique, mais résultent plutôt d'un mélange d'origines génétiques, reflétant l'hybridation entre groupes distincts.

Cette observation est cohérente avec les résultats rapportés par Li *et al.* (2021) dans une étude sur les variétés traditionnelles de Madagascar, où les individus présentant des valeurs de Q inférieures à 0,80 étaient considérés comme issus de plusieurs lignées génétiques et fortement influencés par leurs géniteurs. De manière similaire, les descendances étudiées ici montrent une composition génétique mosaïque, reflétant la diversité héritée de leurs parents issus de différents groupes génétiques.

Conclusion partielle

L'analyse moléculaire de la variance a révélé un lien de parenté significatif entre les descendants analysés des familles d'hybrides et leurs géniteurs ($P = 0,323$). Le dendrogramme a confirmé l'existence de relations génétiques étroites entre ces descendants et leurs parents. Ces résultats indiquent que les pieds sélectionnés et analysés pour chaque famille d'hybrides issues des croisements manuels au CNRA sont légitimes.

3.3. EFFET DU DÉFICIT HYDRIQUE DU SOL SUR LES CARACTÈRES AGRO-MORPHOLOGIQUES DES CACAOYERS

L'enjeu de cette étude réside dans la caractérisation de la réponse phénotypique des différentes familles d'hybrides face aux conditions environnementales, en particulier au déficit hydrique du sol. Il s'agit de comprendre comment les contraintes édapho-climatiques influencent la croissance, le développement végétatif et la production des cacaoyers.

L'objectif est d'évaluer et de comparer les performances agro-morphologiques des différentes familles d'hybrides dans les zones étudiées, afin d'identifier les géotypes les plus tolérants au déficit hydrique et les mieux adaptés aux conditions locales. Cette démarche contribue à la sélection d'un matériel végétal performant et résilient face aux variations climatiques

3.3.1. Analyse de la variance des caractères morpho-physiologiques

L'analyse de variance a révélé des effets Zone, Famille et de leur interaction (Zone × Famille) significatifs ($p < 0,00$) pour l'ensemble des caractères morphologiques étudiés : Hauteur (Ht), Circonférence (Circ), Densité de frondaison (Dfrd), Surface foliaire (Surf), Intensité de flush (Intflush) et Note de sécheresse (Notsech) (Tableau XII).

Tableau XII : Analyse de variance des critères zones et familles pour l'ensemble des caractères morphologiques des cacaoyers

Source	DDL	Ht (m)		Circ (cm)		Dfrd		Surf (cm ²)		Intflush		Notsech	
		F	Pr> F	F	Pr> F	F	Pr> F	F	Pr> F	F	Pr> F	F	Pr> F
<i>Zone</i>	2	2	<0,00	4	<0,00	4	<0,00	1	0,001	2	<0,00	4	<0,00
			1		1		1				1		1
<i>Famille</i>	14	51	<0,00	5	<0,00	4	<0,00	1	<0,00	8	<0,00	5	<0,00
			1		3		1		0		1		4
<i>Zone*</i>	28	2	<0,00	2	<0,00	2	<0,00	2	0,001	2	<0,00	3	0,001
<i>Famille</i>			1		1		1				1		

Nb : Ht : hauteur, Circ : Circonférence, Dfrd : Densité de frondaison, Surf : Surface foliaire, Intflush : Intensité de flush, Notsech : Note de sensibilité à la sécheresse

3.3.1.1. Effet de la zone d'étude sur les caractères morphologiques des cacaoyers

L'analyse de la variance a révélé un effet hautement significatif de la zone sur l'ensemble des paramètres étudiés ($p < 0,0001$) (Tableau XIII).

Pour la hauteur des plants (Ht), la zone de Divo a été caractérisée par la moyenne la plus élevée ($5,80 \pm 1,43$ m), suivie d'Abengourou ($5,22 \pm 1,25$ m), tandis que Bouaflé a présenté la plus faible valeur ($4,36 \pm 0,93$ m). Les différences entre les zones ont été statistiquement significatives. Concernant la circonférence du tronc (Circ), Divo a affiché la valeur moyenne

la plus élevée ($50,32 \pm 11,21$ cm), devant Abengourou ($47,12 \pm 11,18$ cm) et Bouaflé ($43,15 \pm 10,10$ cm). Une différence significative a été observée entre les zones.

Pour la densité de frondaison (Dfrd), les zones de Bouaflé et d'Abengourou ont présenté des valeurs statistiquement similaires et plus élevées, tandis que Divo a enregistré la plus faible moyenne ($2,05 \pm 0,41$). La surface foliaire (Surf) a été significativement plus élevée à Divo ($265,85 \pm 77,80$ cm²) comparativement à Abengourou ($217,90 \pm 76,69$ cm²) et Bouaflé ($217,12 \pm 74,15$ cm²).

En ce qui concerne l'intensité de flush (Intflush), la valeur la plus élevée a été observée à Bouaflé ($2,00 \pm 0,78$), alors que Divo et Abengourou ont présenté des moyennes plus faibles et statistiquement comparables. Enfin, la note de sensibilité à la sécheresse (Notsech) a été significativement plus élevée à Bouaflé ($2,82 \pm 0,62$), tandis que Divo et Abengourou ont affiché des valeurs similaires et plus faibles (Tableau XIII).

Tableau XIII : Comparaisons des moyennes des caractères morphologiques selon les zones d'étude

Zone	Ht (m)	Circ (cm)	Dfrd	Surf (cm²)	Intflush	Notsech
Abengourou	5,22±1,25b	47,12±11,18b	2,50±0,65a	217,90±76,69c	1,67±0,54b	2,01±0,80b
Bouaflé	4,36±0,93c	43,15±10,10c	2,78±0,82a	217,12±74,15a	2,00±0,78a	2,82±0,62a
Divo	5,80±1,43a	50,32±11,21a	2,05±0,41b	265,85±77,80a	1,64±0,36b	2,01±0,62b
Moyenne	5,27	47,57	2,37	233,62	1,84	2,22
CV (%)	22,53	21,48	23,88	21,66	25,86	28,83
P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

Nb : CV (%) : coefficient de variation, Les moyenne suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5%, Ht : hauteur, Circ : Circonférence, Dfrd : Densité de frondaison, Surf : Surface foliaire, Intflush : Intensité de flush, Notsech : Note de sensibilité à la sécheresse

3.3.1.2. Classement par zone de production des familles d'hybrides pour les paramètres de vigueur des cacaoyers

Les paramètres de vigueur végétative ont concerné la hauteur, la circonférence et la densité de frondaison des cacaoyers. L'analyse de la variance a révélé des différences significatives ($P < 0,05$) entre les familles d'hybrides pour la hauteur, la circonférence et la densité de frondaison des cacaoyers étudiés (tableau XIV).

Les hauteurs des cacaoyers ont significativement varié ($p < 0,01$) d'une famille d'hybrides à l'autre dans les zones d'étude. À Abengourou, elles ont varié de 4,23 m (F6) à 6,32 m (F14), avec une moyenne de 5,22 m et un coefficient de variation de 21,74 %. Les familles les plus performantes ont été F14 (6,32 m) et F10 (6,25 m). Dans la zone de Bouaflé, les hauteurs ont

varié de 3,69 m (F12) à 5,03 m (F15) avec une moyenne de 4,35 m et un coefficient de variation de 19,75 %. Les meilleures familles ont été F11 (4,96 m) et F15 (5,03 m). S'agissant de la zone de Divo, ces valeurs ont varié de 5,06 m (F3) à 6,73 m (F8), avec une moyenne de 5,8 m et un coefficient de variation de 23,47 %. La famille F8 (6,73 m) a présenté la plus grande hauteur des cacaoyers (tableau XIV).

Les circonférences des cacaoyers mesurées à 50 cm du sol, ont significativement varié ($p < 0,001$) d'une famille à l'autre dans les zones d'étude. S'agissant de la zone d'Abengourou, les circonférences ont varié de 39,43 m (F1) à 54,64 m (F14), avec une moyenne de 47,12 m pour la zone et un coefficient de variation de 21,95 %. Les meilleures familles ont été F8 (53,50 m), F2 (54,40 cm) et F14 (54,64 cm). Les circonférences de la zone de Bouaflé, ont varié de 35,94 cm (F9) à 47,47 cm (F8) avec une moyenne de 42,95 cm et un coefficient de variation de 20,55 %. Les meilleures familles ont été F8 (47,47 cm) et F11 (47,42 cm). Concernant la zone de Divo, les circonférences ont varié de 46 cm (F2) à 56,77 cm (F10), avec une moyenne de 50,32 cm et un coefficient de variation de 21,63 %. La meilleure famille a été F10 (56,77 cm) (tableau XIV).

La densité de frondaison des cacaoyers d'Abengourou a varié de 2,10 (F6) à 3,19 (F2) avec une moyenne de la zone de 2,53 et un coefficient de variation de 21,88%. La meilleure famille a été F2 (3,19). Ces valeurs dans la zone de Bouaflé, ont varié de 2,42 (F12) à 3,37 (F8) avec une moyenne de la zone de 2,9 et un coefficient de variation de 22,55 %. La meilleure famille a été F8 (3,37). Les densités de frondaison de la zone de Divo, ont varié de 1,85 (F7) à 2,29 (F10) avec une moyenne de la zone de 2,05 et un coefficient de variation de 19,78%. La meilleure famille a été F10 (2,29) (tableau XIV).

Tableau XIV : Comparaison des 15 familles d'hybrides pour la hauteur, la circonférence et la densité de frondaison en fonction des zones d'études

Famille	Hauteur (m)			Circonférence (Cm)			Densité de frondaison		
	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo
F14	6,32±1,29a	4,28±0,69ab	5,27±1,27bcd	54,64±12,91a	45,00±7,24ab	47,28±1,97ab	2,77±0,69abc	3,00±0,53ab	1,89±0,07ab
F10	6,25±1,09a	4,77±1,03ab	6,20±0,97abcd	51,45±12,56abc	43,94±10,11ab	56,77±2,82a	2,66±0,46abcd	3,16±0,51ab	2,29±0,07a
F4	5,91±1,09ab	4,24±0,90ab	5,78±1,35abcd	44,31±9,52abc	41,94±11,36ab	50,98±1,91ab	2,29±0,50bcd	2,89±0,73ab	2,06±0,07ab
F8	5,79±1,49ab	4,75±1,25ab	6,73±1,41a	53,50±14,52a	47,47±11,25a	53,17±3,20ab	2,85±0,61ab	3,37±0,80a	2,05±0,07ab
F15	5,61±1,51ab	5,03±1,02a	6,09±1,28abcd	47,13±10,78abc	45,76±12,02ab	50,57±2,86ab	2,14±0,76cd	2,69±0,75ab	2,22±0,06ab
F9	5,30±0,71abc	3,85±1,03ab	6,41±1,51abc	49,34±9,81abc	35,94±7,02b	52,29±2,39ab	2,68±0,52abcd	2,81±0,65ab	2,10±0,09ab
F7	5,25±1,04abc	3,90±0,65ab	5,59±1,50abcd	50,84±9,32abc	40,10±8,76ab	47,28±1,74ab	2,60±0,52abcd	2,73±0,65ab	1,85±0,07b
F2	5,05±1,17bcd	3,85±0,99ab	5,46±1,03bcd	54,40±8,50a	46,66±6,62ab	46,00±1,88b	3,19±0,56a	3,00±0,63ab	1,93±0,07ab
F12	4,94±0,56cd	3,69±0,51ab	6,56±0,74ab	47,49±8,66abc	37,90±10,88ab	52,65±2,06ab	2,84±0,58ab	2,42±0,53b	2,01±0,06ab
F5	4,84±1,19cd	4,08±0,77ab	5,43±1,34bcd	41,91±9,52bc	45,35±10,46ab	48,54±2,57ab	2,42±0,32bcd	2,69±0,48ab	1,92±0,09ab
F1	4,83±1,50cd	4,28±0,51ab	5,13±1,70cd	39,43±10,86c	38,80±9,35ab	46,72±2,30ab	2,28±0,61bcd	2,76±0,72ab	2,10±0,11ab
F13	4,69±1,05cde	4,49±0,66ab	6,19±1,76abcd	46,00±13,04abc	45,09±11,69ab	49,00±2,04ab	2,51±0,53bcd	2,70±0,67ab	2,12±0,08ab
F3	4,61±0,94cd	4,50±0,37ab	5,06±0,79d	40,46±6,50c	44,25±3,45ab	47,25±1,59ab	2,40±0,49bcd	2,57±0,53ab	2,14±0,07ab
F11	4,53±1,06d	4,96±1,01a	5,38±1,93bcd	42,64±6,71bc	47,42±12,45a	56,06±3,29ab	2,25±0,44bcd	3,14±0,77ab	2,17±0,09ab
F6	4,23±0,72d	4,42±0,62ab	5,76±1,31abcd	42,42±8,04bc	43,69±8,63ab	51,42±3,36ab	2,10±0,59d	3,07±0,64ab	1,98±0,06ab
Moyenne	5,22	4,35	5,8	47,12	42,95	50,32	2,53	2,9	2,05
Cv (%)	21,74	19,75	23,47	21,95	20,55	21,63	21,88	22,55	19,78
P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,002	<0,001	0,01	<0,001

CV (%) : Coefficient de variation ; Les moyenne suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5%, selon le test de Student-Newman-Keuls

3.3.1.2. Classement par zone de production des familles d'hybrides pour les paramètres végétatifs et de sensibilité à la sécheresse

L'analyse de la variance a révélé un effet hautement significatif ($P < 0,05$) de la famille, de la zone d'étude et de l'interaction famille x zone d'étude pour les surfaces foliaires et l'intensité de flush (tableau XV). En ce qui concerne la sensibilité à la sécheresse des cacaoyers, l'analyse a montré un effet hautement significatif de la famille et de l'interaction famille x zone à Divo et à Abengourou. L'effet d'interaction famille x zone d'étude n'a pas été significatif à Bouaflé ($P = 0,06$).

Les valeurs des surfaces foliaires ont différencié de manière significative ($P < 0,001$) entre les familles d'hybrides d'une zone à l'autre. Dans la zone d'Abengourou, elles ont varié de 237,47 cm² (F7) à 301,86 cm² (F9) avec une moyenne de la zone de 217,9 cm² et un coefficient de variation de 33,09%. Quant aux surfaces foliaires de la zone de Bouaflé, elles ont varié de 189,72 cm² (F3) à 257,27cm² (F15) avec une moyenne de la zone de 217,9 cm² et un coefficient de variation de 33,09 %. La meilleure famille a été F15 (257,27cm²). Dans la zone de Divo, elles ont varié de 216,21 cm² (F5) à 307,66 cm² (F13) avec une moyenne de la zone de 252,21 cm² et un coefficient de variation de 29,26 %. Les meilleures familles dans cette zone ont été F13 (307,66 cm²) et F15 (296,69 cm²) (tableau XV).

L'intensité de flush a varié de manière significative ($P < 0,001$) entre les familles d'une zone d'étude à l'autre. A Abengourou, les intensités de flush ont varié de 1,13 (F11) à 2,06 (F12) avec une moyenne de la zone de 1,67 et un coefficient de variation de 28,74 %. Les meilleures familles ont été F13 (1,89) et F12 (2,06). Dans la zone de Bouaflé, les intensités de flush ont varié de 1,00 (F2) à 2,85 (F11) avec une moyenne de la zone de 2,00 et un coefficient de variation de 43,90 %. Les meilleures familles ont été F11(2,85) et F10 (2,72). Cette intensité dans la zone de Divo a varié de 1,49 (F2) à 1,79 (F10) avec une moyenne de la zone de 1,64 et un coefficient de variation de 20,84%. La meilleure famille a été F10 (1,79) (tableau XV).

La sensibilité des cacaoyers à la sécheresse a varié ($P < 0,05$) d'une famille d'hybride à une autre dans toutes les zones d'étude. À Abengourou, les notes de sensibilité au stress hydrique ont varié de 1,43 (F2) à 2,72 (F13) avec une moyenne de la zone de 2,01 et un coefficient de variation de 36,92 %. La meilleure famille a été F2 (1,43). Dans la zone de Bouaflé, les notes de sensibilité au stress hydrique ont varié de 2,33 (F12) à 3,12 (F3) avec une moyenne de la zone de 2,82 et un coefficient de variation de 23,85%. La meilleure famille a été F12 (2,33). Dans la zone de Divo, elles ont varié de 1,76 (F15) à 2,36 (F8) avec une moyenne de la zone de 2,01 et un coefficient de variation de 27,48%. Les meilleures familles ont été F4 (2,28) et F8 (2,36) (tableau XV).

Tableau XV : Comparaison des 15 familles d'hybrides pour la surface foliaire, l'intensité de flush et la sensibilité à la sécheresse des cacaoyers en fonction des zones d'étude

Famille	Surface foliaire (cm ²)			Intensité de flush			Sensibilité à la sécheresse		
	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo
F9	301,86±109,30a	215,01±95,04ab	270,52±77,63ab	1,77±0,50ab	1,82±0,84abc	1,70±0,27ab	1,76±0,49ab	2,75±0,77ab	1,83±0,13ab
F5	294,51±95,04ab	227,55±67,62ab	216,21±40,31c	1,83±0,40ab	2,14±0,80abcd	1,71±0,46ab	1,97±0,61ab	2,62±0,51ab	1,95±0,12ab
F1	289,54±74,97ab	238,12±89,05ab	263,51±77,29ab	1,58±0,51ab	1,80±1,08abcd	1,70±0,40ab	1,84±0,65ab	2,86±0,74ab	1,90±0,15ab
F11	279,67±90,57ab	206,02±56,00ab	280,15±67,76ab	1,13±0,42c	2,85±0,50a	1,77±0,44ab	1,94±0,69ab	2,92±0,82ab	2,18±0,13ab
F2	267,91±71,74ab	224,37±109,56ab	266,45±71,41ab	1,47±0,43ab	1,00±0,92d	1,49±0,26b	1,43±0,82b	2,50±0,54ab	2,12±0,07ab
F12	262,72±57,55ab	216,96±63,07ab	265,27±77,88ab	2,06±0,41a	2,11±0,26ab	1,54±0,25ab	1,96±0,94ab	2,33±0,50b	2,19±0,13ab
F4	261,17±67,31ab	209,88±67,34ab	282,22±61,87ab	1,54±0,65ab	1,94±0,48ab	1,75±0,44ab	2,31±0,88ab	2,78±0,63ab	2,28±0,15a
F13	258,77±58,90ab	218,05±68,30ab	307,66±90,96a	1,89±0,41a	1,45±0,22bcd	1,77±0,43ab	2,72±0,80a	3,09±0,53a	2,01±0,12ab
F3	257,21±64,58ab	189,72±80,49b	272,09±66,08ab	1,45±0,64ab	1,00±0,66d	1,59±0,24ab	2,06±0,51ab	3,12±0,35a	2,14±0,10ab
F10	256,95±60,53ab	222,52±97,97ab	279,33±74,76ab	1,88±0,43ab	2,72±0,51a	1,79±0,36a	1,72±0,77ab	2,94±0,77ab	1,79±0,09b
F14	256,27±40,21ab	190,74±47,48b	261,42±60,88ab	1,66±0,49ab	1,22±0,16abcd	1,53±0,34ab	1,75±0,83ab	2,66±0,50ab	1,82±0,10b
F15	255,40±56,99ab	257,27±69,00a	296,69±71,72a	1,73±0,56ab	1,76±0,25bcd	1,63±0,29ab	2,04±0,78ab	3,00±0,57a	1,76±0,09b
F8	250,86±71,58ab	200,66±48,33b	237,51±78,41bc	1,83±0,58ab	1,94±0,72ab	1,50±0,29b	2,35±0,91ab	2,94±0,82ab	2,36±0,13a
F6	248,09±83,28ab	250,98±81,65ab	245,31±58,66abc	1,70±0,40ab	2,00±0,49ab	1,49±0,3b	2,42±0,81ab	2,69±0,63ab	2,09±0,16ab
F7	237,47±94,99b	190,07±47,27b	278,02±78,33ab	1,60±0,50ab	2,57±0,88ab	1,61±0,34ab	1,64±0,70bc	2,73±0,80ab	1,74±0,09b
Moyenne	217,9	217,12	265,85	1,67	2	1,64	2,01	2,82	2,01
Cv	33,09	33,09	29,26	28,74	43,9	20,84	36,92	23,85	27,48
P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,06	<0,001

CV (%) : Coefficient de variation ; Les moyenne suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5%, selon le test de Student-Newman-Keuls, *p* : probabilité.

3.3.2. Analyse de la variance des caractères phénologiques des cacaoyers

L'analyse de variance a mis en évidence un effet zone, un effet famille et d'interaction (zone*famille) significatif pour les caractères phénologiques des cacaoyers à l'exception de l'effet zone non significatif pour le taux de chérelles wiltées (tableau XVI)

Tableau XVI : Analyse de variance des critères zones et familles pour l'ensemble des caractères phénologiques des cacaoyers

Source	Intflo			Boutflo		Flepa		Cherelle		Chewilt		Tchwilt	
	DDL	F	Pr>F	F	Pr>F	F	Pr>F	F	Pr>F	F	Pr>F	F	Pr>F
Zone	2	3	<0,001	3	<0,001	2	<0,001	3	<0,001	2	<0,001	3	2,27
Famille	14	70	<0,001	98	<0,001	45	<0,001	84	<0,001	0	<0,001	18	<0,001
Zone*Famille	28	3	<0,001	3	<0,001	3	<0,001	3	0,012	12	<0,001	3	<0,001

Nb : Intflo : Intensité de floraison ; Boutflo : Bouton floraux ; Flepa : Fleurs épanouies ; Cherelle : Chérelles Saines ; Chewilt : Chérelles wiltées ; Tchwilt : Taux de chérelle wiltées.

3.3.2.1. Effet de la zone d'étude sur les caractères phénologiques des cacaoyers

L'analyse de la variance a révélé un effet famille, un effet zone et un effet d'interaction zone*famille significatifs ($P<0,001$) pour tous les paramètres phénologiques mesurés. Les cacaoyers de la zone de Divo ont présenté les intensités de floraison (1,53), le nombre de boutons floraux (146,81), le nombre de fleurs épanouies (55,16), le nombre de chérelles saines (78,05) et de chérelles wiltées (36,09) les plus élevés. Quant aux cacaoyers de la zone de Bouaflé, ils ont obtenu les plus faibles valeurs pour le nombre de boutons floraux (26,90), le nombre de chérelles saines (12,13), de chérelles wiltées (11,50) et du taux de chérelles wiltées (49,38 %). La zone d'Abengourou a présenté un fort taux de chérelles wiltées (49,38) (tableau XVII).

Tableau XVII : Comparaison des zones d'études pour les caractéristiques phénologiques

Zones	Intensité de floraison	Boutons floraux	Fleurs épanouies	Chérelles saines	Chérelles wiltées	Taux de chérelle wiltées (%)
Abengourou	1,11±0,05b	77,45±7,77b	12,59±1,15b	28,02±1,58b	18,19±1,32b	49,38±1.79a
Bouaflé	1,14±0,04b	26,90±2,90c	10,07±0,85b	12,13±1,21c	11,50±0,86c	35,41±1.96c
Divo	1,53±0,01a	146,81±6,60a	55,16±2,90a	78,05±2,69a	36,09±1,43a	46,09±1.22b
Moyenne	1,26	83,72	25,94	39,4	21,92	43,93
CV	19,4	53,16	55,37	44,27	45,14	33,97
P	<0,001	<0,001	<0,001	0,024	<0,001	2,27

CV (%) : Coefficient de variation ; Les moyenne suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5%, selon le test de Student-Newman-Keuls

3.3.2.2. Classement des 15 familles d'hybrides pour les paramètres floraison

Les paramètres de floraison ont concerné l'intensité de floraison, le nombre de boutons floraux et le nombre de fleurs épanouies des cacaoyers. L'analyse de la variance a révélé une différence significative ($P < 0,05$) entre les familles d'hybrides dans toutes les zones étudiées (tableau XVIII).

L'intensité de floraison a varié de 1,72 (F1) à 3,08 (F11) dans la zone d'Abengourou, avec une moyenne de la zone de 2,23 et un coefficient de variation de 15,76%. La meilleure famille a été F11 (3,08). Concernant la zone de Bouaflé, l'intensité de floraison a varié de 1,33 (F7) à 3,35 (F2) avec une moyenne de la zone de 2,31 et un coefficient de variation de 27,47%. La meilleure famille dans cette zone a été F2 (3,35). Quant à la zone de Divo, elle a varié de 2,60 (F14) à 3,80 (F5) avec une moyenne de la zone de 3,15 et un coefficient de variation de 13,28%. Les familles F5 (3,80) et F3 (3,60) ont présenté les plus fortes intensités de floraison (tableau XVIII).

S'agissant du nombre de boutons floraux de la zone d'Abengourou, il a varié de 33,53 (F1) à 231,66 (F14) avec une moyenne de la zone de 77,45 et un coefficient de variation de 64,42%. La famille F14 (231,66) a obtenu le plus grand nombre de boutons floraux. Concernant la zone de Bouaflé, le nombre de boutons floraux a varié de 7,77 (F5) à 50,89 (F10) avec une moyenne de la zone de 26,14 et un coefficient de variation de 59,07 %. Les familles F10 (50,89) et F14 (45,57) ont présenté les nombres de boutons floraux les plus élevés. Dans la zone de Divo, le nombre de boutons floraux a varié de 94,30 (F13) à 239,85 (F6) avec une moyenne de la zone de 146,81 et un coefficient de variation de 40,28%. Les familles F6 (239,85) et F10 (216,44) ont présenté le nombre le plus élevé de boutons floraux (tableau XVIII).

Dans la zone d'Abengourou, le nombre de fleurs épanouies a varié de 5,52 (F13) à 27,75 (F14) avec une moyenne de la zone de 12,59 et un coefficient de variation de 85,22 %. Les familles d'hybrides F14 (27,75) et F6 (21,22) ont obtenu les nombres les plus élevés de fleurs épanouies. Concernant la zone de Bouaflé, le nombre de fleurs épanouies a varié de 2,19 (F13) à 16,10 (F11) avec une moyenne de la zone de 9,45 et un coefficient de variation de 62,04 %. Les familles F11 (16,10) et F14 (15,78) ont obtenu les nombres de fleurs épanouies les plus élevés. Le nombre de fleurs épanouies a varié de 34,08 (F12) à 94,40 (F10) dans la zone de Divo avec une moyenne de la zone de 55,16 et un coefficient de variation de 44,89%. Les familles d'hybrides F10 (94,4), F6 (84,5) et F11 (65,25) ont obtenu le plus grand nombre de fleurs épanouies (tableau XVIII).

Tableau XVIII : Comparaison des 15 familles d'hybrides pour l'intensité de floraison, le nombre de boutons floraux et de fleurs épanouies en fonction des zones d'étude

Famille	Intensité de floraison			Nombre de boutons floraux			Fleurs épanouies		
	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo
F11	3,08±0,46a	2,89±0,25ab	3,28±0,22abc	79,20±16,92abc	32,30±6,59ab	163,95±23,94abc	11,06±3,57ab	16,10±4,16a	65,25±13,51ab
F8	2,73±0,22ab	2,30±0,45abc	3,25±0,20abc	67,70±18,25bc	32,11±7,72ab	151,88±30,39abc	10,50±2,61ab	14,52±3,46ab	60,08±11,85ab
F1	1,72±0,13b	2,42±0,19abc	3,34±0,19abc	33,53±8,05c	32,72±9,43ab	159,04±30,84abc	8,76±2,23ab	11,11±4,19ab	57,28±10,94ab
F3	2,55±0,31ab	2,66±0,37abc	3,60±0,23a	38,40±8,46c	12,50±6,99ab	121,26±12,87abc	12,05±5,99ab	6,25±2,90ab	43,38±6,12ab
F10	2,45±0,11ab	2,05±0,33abc	3,14±0,21abc	82,26±16,88abc	50,89±17,18a	216,44±27,53a	17,73±4,22ab	14,21±2,50ab	94,40±13,05a
F4	2,31±0,20ab	2,78±0,21ab	3,11±0,18abc	105,63±29,11ab	25,78±4,09ab	120,96±18,78bc	16,73±4,94ab	11,78±2,78ab	45,19±7,53ab
F13	2,31±0,15ab	2,26±0,39abc	3,44±0,18abc	37,82±10,74c	8,80±2,23ab	94,30±22,25c	5,52±1,48b	2,19±0,79b	36,80±8,44b
F5	2,26±0,20ab	2,73±0,28abc	3,80±0,20a	62,11±17,91abc	7,77±2,80b	115,12±19,47bc	9,29±2,76ab	2,61±1,09b	42,87±9,04ab
F7	2,23±0,20ab	1,33±0,32c	2,91±0,20abc	38,94±10,21bc	12,47±2,67ab	164,61±22,56abc	6,83±2,08ab	4,73±1,17ab	53,92±6,21ab
F6	2,16±0,29ab	1,42±0,40bc	2,87±0,15abc	139,38±66,66ab	29,58±5,89ab	239,85±41,07a	21,22±8,41ab	8,66±1,80ab	84,50±22,51ab
F2	2,15±0,16ab	3,35±0,37a	3,20±0,24abc	53,70±9,31bc	33,81±9,55ab	108,68±23,57bc	11,52±2,43ab	9,25±2,31ab	35,44±8,50b
F14	2,11±0,16ab	2,56±0,22abc	2,60±0,21c	231,66±82,46a	45,57±9,90a	171,76±30,31abc	27,75±8,29a	15,78±3,79a	64,24±12,12ab
F15	2,00±0,11ab	2,05±0,34abc	3,32±0,19abc	64,12±19,41bc	29,00±8,99ab	158,84±17,62abc	8,25±1,85ab	8,46±2,83ab	57,64±6,25ab
F12	1,88±0,20b	1,57±0,20abc	2,76±0,17bc	65,50±25,36bc	13,35±4,88ab	106,00±11,86bc	5,91±2,35b	4,28±1,39ab	34,08±3,29b
F9	1,80±0,11b	2,37±0,73abc	2,73±0,13bc	93,30±18,44abc	19,15±5,32ab	125,95±31,63bc	15,55±3,43ab	8,85±2,83ab	59,66±18,22ab
Moyenne	2,23	2,31	3,15	77,45	26,14	146,81	12,59	9,45	55,16
CV	15,76	27,47	13,28	64,42	59,07	40,28	85,22	62,04	44,89
P	0,001	0,0003	0,0005	0,001	0,0009	0,001	0,04	0,0006	0,002

CV (%) : Coefficient de variation ; Les moyenne suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5%, selon le test de Student-Newman-Keuls, p : probabilité.

3.3.2.3. Classement des 15 familles d'hybrides pour les caractères de fructification

Les paramètres de fructification ont concerné le nombre de chérelles saines, le nombre de chérelles wiltées et le taux de chérelles wiltées des cacaoyers. A l'exception du taux de chérelles wiltées à Abengourou et à Bouaflé, un effet famille hautement significatif a été observé sur les paramètres de fructification ($P < 0,05$) dans toutes les zones étudiées (tableau XIX).

Concernant le nombre de chérelles saines, il a varié de 12,70 (F13) à 48,75 (F2) dans la zone d'Abengourou avec une moyenne de la zone de 28,02 et un coefficient de variation de 45,04%. Les familles d'hybrides F2 (48,75) et F7 (46,55) ont obtenu les plus fortes productions en nombre de chérelles saines. Pour la zone de Bouaflé, le nombre de chérelles saines a varié de 1,90 (F13) à 29,84 (F4) avec une moyenne de la zone de 11,71 et un coefficient de variation de 70,01 %. La meilleure famille a été F4 (29,84). Quant à la zone de Divo, ce nombre de chérelles saines a varié de 54,00 (F3) à 124,44 (F12) avec une moyenne de la zone de 78,05 et un coefficient de variation de 33,59%. La famille F12 (124,44) a obtenu la plus forte production de chérelles saines (tableau XIX).

Le nombre de chérelles wiltées de la zone d'Abengourou a varié de 8,52 (F13) à 31,80 (F9) avec une moyenne de la zone de 18,19 et un coefficient de variation de 48,15%. Les familles F12 (11,91) et F13 (8,52) ont obtenu les plus faibles productions de chérelles wiltées. S'agissant de la zone de Bouaflé, ce nombre de chérelles wiltées a varié de 4,28 (F13) à 23,78 (F14) avec une moyenne de la zone de 11,69 et un coefficient de variation de 51,26 %. Les familles d'hybrides F13 (4,28), F11 (6,65) et F9 (6,45) ont présenté les plus faibles nombres de chérelles wiltées. Le nombre de chérelles wiltées a varié de 20,73 (F13) à 49,76 (F15) pour la zone de Divo avec une moyenne de la zone de 36,09 et un coefficient de variation de 36,37%.

Le taux de chérelles wiltées a varié uniquement dans la zone de Divo ($P < 0,05$) passant de 29,01 % (F13) à 58,81 (F7), avec une moyenne de zone de 46,09 avec un coefficient de variation de 27,07 %. La F13 (29,01) a présenté le plus faible taux (tableau XIX).

Tableau XIX : Comparaison des 15 familles d'hybrides pour le nombre de cherelles, le nombre de cherelles wiltées et le taux de cherelles wiltées en fonction des zones d'étude

Famille	Nombre de cherelles saines			Nombre de cherelles wiltées			Taux de cherelle wiltées (%)		
	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo
F2	48,75±10,87a	18,73±3,78ab	92,44±8,72ab	22,17±3,83ab	17,00±4,80ab	36,32±4,77ab	54,91±6,13a	47,80±7,99a	45,52±3,91ab
F7	46,55±5,80a	9,25±3,03ab	100,09±12,04ab	16,44±3,46ab	9,52±1,64abc	42,03±4,47ab	60,37±5,33a	44,70±7,51a	58,81±4,51a
F8	35,47±8,59abc	8,22±2,93ab	65,08±10,03bc	11,95±2,56ab	13,23±2,52ab	32,12±3,97ab	44,81±7,20a	43,81±6,96a	38,35±4,47ab
F6	33,64±6,05abc	13,00±2,67ab	71,28±9,91bc	14,66±3,18ab	11,66±3,35ab	25,05±3,79ab	48,37±7,10a	35,19±7,96a	40,86±4,73ab
F4	31,84±5,09abc	29,84±7,56a	80,04±7,97abc	14,84±3,07ab	14,10±3,26ab	46,38±8,61ab	54,17±5,75a	55,47±7,97a	53,25±5,24a
F11	31,15±7,28abc	16,87±6,93ab	59,34±6,54bc	18,20±2,46ab	6,65±1,63c	21,45±3,37ab	61,85±8,75a	32,46±8,52a	41,98±5,21ab
F10	30,61±4,92abc	9,33±2,96ab	70,76±9,57bc	11,73±3,72ab	11,10±1,74ab	32,96±5,18ab	33,37±6,27a	36,30±5,97a	40,44±3,87ab
F9	26,72±6,03abc	6,16±2,24ab	64,75±8,05bc	31,80±4,83a	6,45±1,67c	48,76±7,46ab	54,40±4,88a	25,26±5,45a	44,80±4,19ab
F14	24,42±3,59abc	17,68±5,91ab	80,53±12,77bc	20,91±6,21ab	23,78±3,54ab	48,88±5,00ab	45,15±8,57a	44,16±5,87a	55,36±4,11a
F1	23,55±5,50abc	12,76±3,78ab	97,84±12,34ab	26,84±9,30ab	12,72±3,26ab	38,20±4,41ab	36,55±3,97a	25,31±6,59a	52,80±4,43a
F3	21,06±4,93abc	9,60±3,20ab	54,00±10,37c	21,80±4,50ab	22,50±6,06ab	40,53±7,43ab	55,14±6,18a	41,80±11,15a	52,18±4,32a
F12	20,87±5,09bc	9,80±5,39ab	124,44±14,25a	11,91±3,49b	11,28±4,43ab	24,20±2,79ab	41,48±8,81a	29,83±9,25a	42,63±5,38ab
F15	17,88±3,20bc	5,36±0,86ab	70,50±6,24bc	12,43±2,62ab	7,93±1,66abc	49,76±5,97a	52,68±6,75a	34,16±9,44a	45,83±4,77ab
F5	14,16±3,11c	8,07±3,01ab	55,58±5,50bc	28,82±11,76ab	10,83±3,40ab	32,37±5,18ab	42,78±7,57a	19,08±5,49a	47,62±5,52ab
F13	12,70±2,44c	1,90±0,68b	83,30±9,80abc	8,52±2,14b	4,28±1,32c	20,73±2,54b	49,30±8,86a	21,64±6,62a	29,01±3,33b
Moyenne	28,02	11,71	78,05	18,19	11,69	36,09	49,38	35,41	46,09
CV	45,04	70,01	33,59	48,15	51,26	36,37	35,94	59,66	27,07
P	0,0002	0,0002	0,0001	0,01	0,0001	0,0001	0,06	0,017	0,0003

CV (%) : Coefficient de variation ; Les moyenne suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5%, selon le test de Student-Newman-Keuls, p = probabilité

3.3.3. Analyse de la variance des caractères de production des cacaoyers

L'analyse de variance a mis en évidence un effet zone, un effet famille et d'interaction (zone*famille) significatif pour les caractères de production des cacaoyers (Tableau XX)

Tableau XX : Analyse de variance des critères zones et familles pour l'ensemble des caractères de production des cacaoyers

Source	NFN			NFP		M1fs (g)		TOT		MFF (kg)		Rdt (kg/ha)	
	DDL	F	Pr> F	F	Pr> F	F	Pr> F	F	Pr> F	F	Pr> F	F	Pr> F
Zone	2	2,2	<0,0001	13	<0,0001	1	<0,0001	3	<0,0001	3	<0,0001	3	0,001
Famille	14	10	<0,0001	90	<0,0001	2	<0,0001	84	<0,0001	49	<,0001	82,68	<,0001
Zone* Famille	28	2	<0,0001	23	<0,0001	2	<0,0001	4	0,024	4	<0,001	2	<0,001

NB : NFN : Nombre de fèves normale ; NFP : Nombre de fèves plates ; M1fs : Masse d'une fève sèche ; TOT : total cabosse ; MFF : Masse de fèves fraîches ; Rdt : Rendement

3.3.3.1 Effet de la zone d'étude sur les caractères de production des cacaoyers

Les caractères de production ont été le nombre de fèves normales (NFN), le nombre de fèves plates (NFP), la masse d'une fève sèche (M1fs), le nombre total de cabosse (TOT), la masse de fève fraîche (MFF) et le rendement (Rdt). L'analyse de variance a révélé un effet zone d'étude pour tous les paramètres de production des cacaoyers (tableau XXI). Les cacaoyers de la zone de Divo ont présenté les valeurs du nombre de fèves normales (NFN = 39,59), de la masse d'une fève sèche de cacao marchand (M1fs = 1,21g), de la production totale de cabosses (TOT = 75,04), de la masse de fèves fraîches (MFF = 4,55 kg) et du rendement à l'hectare (Rdt = 2 124,52 kg/ha) les plus élevées. Les cacaoyers de la zone de Bouaflé et d'Abengourou ont présenté simultanément les petites valeurs en nombre de fèves plates (NFP = 1,07 à Abengourou et NFP = 1,13 à Bouaflé). La zone de Bouaflé a présenté les valeurs les plus faibles pour tous les paramètres de production à l'exception du nombre de fèves plates où elle a obtenu les valeurs les plus élevées (tableau XXI).

Tableau XXI : Comparaison des zones d'études pour les paramètres de production

Zone	NFN	NFP	M1fs (g)	TOT	MFF (kg)	Rdt (kg/ha)
Abengourou	38,89±8,60b	1,07±1,88a	1,18±0,24b	32,43±32,11b	2,23±2,17b	1041,80±1015,31b
Bouaflé	37,85±8,38c	1,13±1,90a	1,07±0,28c	15,68±7,14c	0,93±1,19c	437,36±556,26c
Divo	39,59±8,89a	0,56±1,45b	1,21±0,26a	75,04±60,26a	4,55±3,71a	2124,52±1731,86a
Moyenne	39,32	0,72	1,17	45,03	2,81	1311,66
CV	21,66	55,31	18,3	41,55	92,13	92,13
P	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001

CV (%) : Coefficient de variation ; Les moyennes suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5% ; selon le test de Student-Newman-Keuls ; NFN : Nombre de fèves normale ; NFP : Nombre de fèves plates ; M1fs : Masse d'une fève sèche ; TOT : total cabosse ; MFF : Masse de fèves fraîches ; Rdt : Rendement

3.3.3.2. Classement des familles d'hybrides pour les caractères de production des cacaoyers

Les caractères de production ont concerné le nombre de fèves normales (NFN), le nombre de fèves plates (NFP), la masse d'une fève sèche (M1fs), le nombre total de cabosse (TOT), la masse de fève fraîche (MFF) et le rendement (Rdt).

L'analyse de la variance a révélé un effet d'interaction zone*famille significatif ($P < 0,0001$) pour tous les paramètres de production étudiés. Cette interaction zone * famille significative suggère que le classement des familles d'hybrides étudiées diffère d'une zone d'étude à l'autre pour chaque caractère de production (tableau XXII).

Le nombre de fèves normales diffère significativement ($p < 0,001$) entre les 15 familles d'hybrides d'une zone de production à l'autre (tableau XIX). À Abengourou, ce nombre a varié de 33,35 (F14) à 44,57 (F11), avec une moyenne de la zone de 38,89 et un coefficient de variation de 20,75 %. La meilleure famille a été F11 (44,57). Dans la zone de Bouaflé, ce nombre a varié de 32,70 (F13) à 42,62 (F15), avec une moyenne de 37,85 et un coefficient de variation de 21,75 %. La meilleure famille a été F15 (42,62). Dans la zone de Divo, ce nombre a varié de 37,84 (F9) à 42,43 (F10), avec une moyenne de la zone de 39,59 et un coefficient de variation de 39,59 %. La meilleure famille a été F6 (39,95).

Une différence significative ($p < 0,05$) du nombre de fèves plates a été observée entre les 15 familles d'hybrides. À Abengourou, ce nombre a varié de 0,61 (F6) à 2,75 (F1) avec une moyenne de la zone de 1,07 et un coefficient de variation de 70,23 %. La meilleure famille a été F1 (2,75). Dans la zone de Bouaflé, le nombre de fèves plates a varié de 0,18 (F15) à 2,52 (F13) avec une moyenne de la zone de 1,13 et un coefficient de variation de 57,72%. La meilleure famille a été F13 (2.52). Dans la zone de Divo, le nombre de fèves plates a varié de 0,29 (F15) à 0,97 (F10) avec une moyenne de la zone de 0,56 et un coefficient de variation de 44,89%. La meilleure famille a été F10 (0,97) (tableau XXII).

La masse d'une fève sèche de cacao marchand a varié significativement ($p < 0,001$) entre les familles pour l'ensemble des zones étudiées. À Abengourou, cette masse a varié de 0,97 g (F12) à 1,47 g (F2) avec une moyenne de la zone de 1,18 g et un coefficient de variation de 12,73%. La meilleure famille a été F2 (1,47 g). Dans la zone de Bouaflé, la masse d'une fève sèche a varié de 0,87 g (F13) à 1,48 g (F14) avec une moyenne de la zone de 1,07 g et un coefficient de variation de 18,21 %. La famille F14 (1,48 g) a obtenu la meilleure masse. S'agissant de la zone de Divo, cette masse a varié de 0,95 g (F13) à 1,52 g (F6) avec une moyenne de la zone de 1,21 g et un coefficient de variation de 15,44%. La famille F6 (1,52 g) a obtenu la masse la plus élevée (tableau XXII).

Tableau XXII : Comparaison des 15 familles pour le nombre de fèves normales, de fèves plates et le poids d'une fève de cacao marchand en fonction des zones d'études

Familles	Nombres de fèves normales			Nombre de fèves plates			Poids d'une fève sèche (Kg)		
	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo
F11	44,57±9,16a	38,01±7,69abc	38,26±10,97abc	0,71±1,53bc	1,24±2,01abc	0,66±1,46bc	1,19±0,23bcde	1,10±0,22ab	1,28±0,22bc
F12	42,32±8,83ab	38,48±8,93abc	39,00±8,45bc	0,92±1,82bc	1,85±2,28ab	0,63±1,51bc	0,97±0,34f	1,03±0,20abc	1,22±0,11bcde
F4	41,20±9,68ab	36,43±9,42bc	40,91±8,76bc	1,00±1,43bc	1,87±2,86ab	0,41±1,31cd	1,15±0,15cdef	1,02±0,24abc	1,15±0,17defg
F9	40,42±7,35abc	37,30±8,69bc	37,84±8,03c	1,17±1,96bc	1,60±2,60abc	0,36±1,07cd	1,28±0,16abc	0,93±0,23abcde	1,02±0,18fg
F6	40,32±9,58abc	38,95±9,84abc	39,95±8,57abc	0,61±1,03c	0,89±0,97bcd	0,58±1,30bcd	1,27±0,20abc	0,98±0,28abc	1,52±0,21a
F7	39,27±8,81abc	38,46±9,40abc	40,68±9,83abc	1,43±2,19b	1,03±2,02abc	0,65±1,58bc	1,20±0,11bcd	1,00±0,31abc	1,21±0,34cdef
F8	39,24±7,36abc	40,05±7,94abc	39,69±8,54abc	0,73±1,30bc	0,76±1,06bc	0,75±11,76ab	1,27±0,14abc	1,18±0,22b	1,22±0,18bcd
F3	39,12±8,76abc	36,66±8,60abc	41,57±8,79ab	1,24±2,08bc	0,22±0,44cd	0,38±1,08cd	1,16±0,13bcdef	1,27±0,22b	1,24±0,27bcd
F5	38,90±8,49bc	40,56±6,36bc	37,99±8,38c	1,48±2,34b	1,03±1,67bc	0,48±1,38bcd	1,11±0,19def	1,12±0,22ab	1,17±0,22defg
F13	37,93±8,07bc	32,70±6,87c	39,40±8,37bc	0,73±1,52bc	2,52±3,65a	0,42±1,20cd	1,20±0,11bcd	0,87±0,23e	0,95±0,19g
F15	37,85±6,79abc	42,62±3,61a	41,05±8,01ab	0,77±1,69bc	0,18±0,75c	0,29±1,07d	1,03±0,18ef	0,97±0,24abcde	1,22±0,25bcde
F2	37,23±8,85bc	33,51±8,06c	38,46±8,85bc	0,98±1,66bc	0,68±0,92bc	0,77±1,78ab	1,47±0,20a	1,23±0,28b	1,08±0,18fg
F10	37,15±8,54bc	37,40±8,15ab	42,43±9,13a	1,42±2,27b	1,10±1,59abc	0,97±1,90a	1,02±0,16ef	1,02±0,23abc	1,14±0,22efg
F1	35,85±8,01abc	35,69±8,80abc	39,77±9,04abc	2,75±3,03a	0,67±1,36bc	0,69±1,70bc	1,41±0,22ab	1,28±0,27ab	1,34±0,23abc
F14	33,35±7,30c	40,05±5,25abc	39,81±9,38abc	0,79±1,46bc	1,30±2,10abc	0,56±1,36bcd	1,00±0,28ef	1,48±0,19a	1,45±0,19ab
Moyenne	38,89	37,85	39,59	1,07	1,13	0,56	1,18	1,07	1,21
CV	20,75	21,75	21,5	70,23	57,72	44,89	12,73	18,21	15,44
<i>p</i>	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001

CV (%) : Coefficient de variation ; Les moyenne suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5%, selon le test de Student-Newman-Keuls, *P* : Probabilité.

La production totale de cabosses par arbre a varié significativement ($p < 0,001$) entre les 15 familles d'hybrides dans toutes les zones étudiées. À Abengourou, le nombre total de cabosses a varié de 12,80 (F1) à 59,65 (F10), avec une moyenne de 32,43 pour la zone et un coefficient de variation de 29,2 %. La meilleure famille a été F10 (59, 65). Dans la zone de Bouaflé, le nombre total de cabosses a varié de 4,10 (F3) à 26,65 (F10), avec une moyenne de 15,68 pour la zone et un coefficient de variation de 15,08 %. La meilleure famille a été F10 (26,65). Dans la zone de Divo, ce nombre a varié de 50,34 (F6) à 110,92 (F10), avec une moyenne de la zone de 75,04 et un coefficient de variation de 54,08 %. La meilleure famille de cette zone a été F10 avec 110,92 cabosses (tableau XXIII).

La masse de fèves fraîches produites par arbre a varié significativement ($p < 0,001$) entre les 15 familles d'hybrides dans toutes les zones d'étude. À Abengourou, ce poids a varié de 0,89 kg (F1) à 4,43 kg (F2), avec une moyenne de 1,06 kg pour la zone et un coefficient de variation de 133,91 %. La meilleure famille a été F2 (4,43 kg). Dans la zone de Bouaflé, le masse de fèves fraîches a varié de 0,18 kg (F3) à 1,69 kg (F10), avec une moyenne de 0,93 pour la zone et un coefficient de variation de 93,91 %. La meilleure famille a été F10 (1,69 kg). Dans la zone de Divo, la masse de fèves fraîches a varié de 2,82 kg (F2) à 6,64 kg (F10), avec une moyenne de la zone de 4,55 kg et un coefficient de variation de 73,66 %. Les meilleures familles ont été F10 (6,64 kg) et F4 (6,62 kg) (tableau XXIII).

Le rendement des cacaoyers à l'hectare a varié significativement ($p < 0,001$) entre les 15 familles d'hybrides dans toutes les zones d'étude (Tableau XIX). À Abengourou, le rendement a varié de 417,51 kg/ha (F1) à 2 067,51 kg/ha (F2), avec une moyenne de 1 041,8 kg/ha et un coefficient de variation de 87,76 %. La famille F2 (2 067,51 kg/ha) a obtenu le meilleur rendement. Dans la zone de Bouaflé, ce rendement a varié de 152,05 kg/ha (F3) à 792,90 kg/ha (F10) avec une moyenne de 437,36 kg/ha et un coefficient de variation de 113,91 %. La meilleure famille a été F10 avec un rendement de 792, 90 kg/ha. Le rendement des cacaoyers de la zone de Divo a varié de 1 316,74 kg/ha (F2) à 3 098,43 kg/ha (F10) avec une moyenne de la zone de 2 124,7 kg/ha et un coefficient de variation de 73,63 %. Les familles F10 (3098,43 kg/ha) et F4 (3091, 43 kg/ha) ont obtenu les meilleurs rendements à l'hectare (tableau XXIII).

Tableau XXIII : Comparaison des 15 familles pour la production des cabosses, le poids de fèves fraîches et le rendement en fonction des zones d'études

Familie	Nombre total cabosses			Poids de fèves fraîches (kg)			Rendement (kg/ha)		
	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo	Abengourou	Bouaflé	Divo
F10	59,65±40,33a	26,65±17,48a	110,92±67,73a	3,30±2,34ab	1,69±1,19a	6,64±3,78a	1542,76±1095,29ab	792,90±557,20a	3098,43±1763,76a
F8	48,45±39,30a	16,85±18,97abc	82,50±68,90abc	3,26±2,79ab	1,19±1,46abc	4,96±4,34ab	1523,72±1301,86ab	559,16±684,46abc	2316,77±2025,25ab
F2	46,45±38,76ab	14,70±21,89abc	54,00±38,46bc	4,43±3,61a	0,79±1,21b	2,82±2,52b	2067,51±1686,31a	372,30±568,79abc	1316,74±1177,40b
F9	41,65±15,12abc	12,36±13,56abc	100,92±105,14ab	3,22±2,22ab	0,71±1,14abc	4,98±5,24ab	1502,50±1039,18ab	332,80±534,94abc	2327,57±2448,45ab
F7	40,05±27,10abc	15,00±10,53abc	82,92±56,07abc	2,30±1,40abc	0,90±0,97abc	5,11±3,61ab	1074,69±656,90bc	423,39±455,69abc	2384,24±1684,89ab
F5	37,55±36,77abc	12,15±13,79abc	58,96±57,66bc	1,99±1,86bc	0,87±1,00abc	3,54±3,36ab	933,03±869,43bc	408,23±469,49abc	1653,74±1568,29ab
F14	36,00±23,55abc	19,50±20,58abc	64,88±46,02abc	1,71±1,96bc	1,25±1,44abc	4,53±3,71ab	800,41±915,28ab	585,98±674,57abc	2113,47±1731,34ab
F13	32,75±31,38abc	6,00±9,76c	87,19±61,32abc	2,18±2,06bc	0,22±0,40bc	4,44±3,50ab	1019,66±961,89bc	106,14±186,76bc	2072,55±1635,33ab
F3	26,30±19,35bc	4,10±6,70c	71,19±37,10abc	2,10±1,44bc	0,18±0,32c	4,04±2,4ab	980,08± 675,01bc	152,05± 85,02c	1889,34±1140,02ab
F15	24,95±24,98bc	12,75±12,47abc	77,69±43,73abc	1,38±1,57bc	0,61±0,78abc	4,65±2,17ab	645,19±733,90bc	287,62±366,45abc	2171,79±1012,83ab
F6	23,65±20,28bc	24,90±25,97ab	50,34±43,12c	1,93±1,54bc	1,47±1,52abc	3,79±3,47ab	900,97±722,68bc	686,29±709,91ab	1769,83±1622,72ab
F4	20,45±17,32bc	20,95±14,79abc	102,26±74,32ab	1,58±1,42bc	1,04±0,84abc	6,62±5,24a	739,36±666,16bc	489,41±376,27abc	3091,43±2446,72a
F11	18,75±16,14bc	19,05±22,02abc	51,19±42,08c	1,69±1,50bc	1,37±1,88abc	3,17±2,72b	789,30±701,80bc	640,10±879,91b	1479,32±1272,39b
F12	17,10±25,20c	8,80±12,06bc	58,92±41,55bc	1,47±2,17bc	0,47±0,62abc	3,90±2,65ab	690,26±1016,10bc	219,74±292,15abc	1821,15±1240,51ab
F1	12,80±12,25c	15,35±16,30abc	71,69±51,68abc	0,89±0,85c	0,81±0,96ab	5,06±3,83ab	417,51±399,32c	380,23±450,54abc	2361,46±1789,67ab
Moyenne	32,43	15,68	75,04	1,06	0,93	4,55	1041,8	437,36	2124,52
Cv	29,2	15,08	54,08	133,91	93,91	73,66	87,76	113,91	73,66
P	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001

CV (%) : Coefficient de variation ; Les moyenne suivies de différentes lettres sont statistiquement différentes au seuil de 5%, selon le test de Student-Newman- Keuls, P : Probabilité

3.3.4. Structuration des familles d'hybrides étudiées

L'analyse en composantes principales (ACP) et la classification ascendante hiérarchique (CAH) ont permis de mettre en évidence la structuration des 15 familles d'hybrides étudiées en fonction de 18 paramètres. Les 18 paramètres ont été répartis comme suit : 6 paramètres agro morphologiques (hauteur, circonférence, densité de frondaison, surface foliaire, intensité de flush et note de sensibilité des cacaoyers à la sécheresse), 6 paramètres phénologiques (intensité de floraison, nombre de boutons floraux, nombre de fleurs épanouies, nombre de cherelles saines, nombre de cherelles wiltées et taux de cherelles wiltées) et 6 paramètres de production (nombre de fèves normales, nombre de fèves plates, masse de fèves fraîches, production totale de cabosses, masse d'une fève sèche et rendement) des cacaoyers.

3.3.4.1. Structuration des familles d'hybrides dans la zone d'Abengourou

La figure 23 A de l'analyse en composante principale (ACP) a permis de visualiser la distribution des différentes familles en fonction des caractères mesurés dans la zone d'Abengourou. Les deux premiers axes expliquent en cumul 45,9 % de la variance totale (Dim1 : 27,8 %, Dim2 : 18,1 %). La classification ascendante hiérarchique (CAH) (figure 19 B) et la projection dans le plan factoriel de l'ACP ont permis de classer les familles d'hybrides en trois groupes selon leurs aptitudes vis-à-vis des composantes du rendement.

Le groupe 1 (GI) est composé des familles F2, F8, F9 et F10. Ce groupe est caractérisé par des cacaoyers ayant une masse de fèves fraîches, une production de cabosses et un rendement élevé. Ils présentent une forte production de cherelles saines. Ces cacaoyers ont de grande hauteur (Ht) et de forte densité de frondaison (Dfrd).

Le groupe 2 (GII) inclut les familles F3, F5, F6, F7 et F13. Ce groupe se caractérise par des performances intermédiaires, marquées par des niveaux modérés de floraison et de production.

Le groupe 3 (GIII) comprend les familles F1, F4, F11, F12, F14 et F15. Ces cacaoyers présentent des caractéristiques liées à la résistance à la sécheresse (Notsec) et des niveaux de production plus faibles (figure 23 A et figure 23 B).

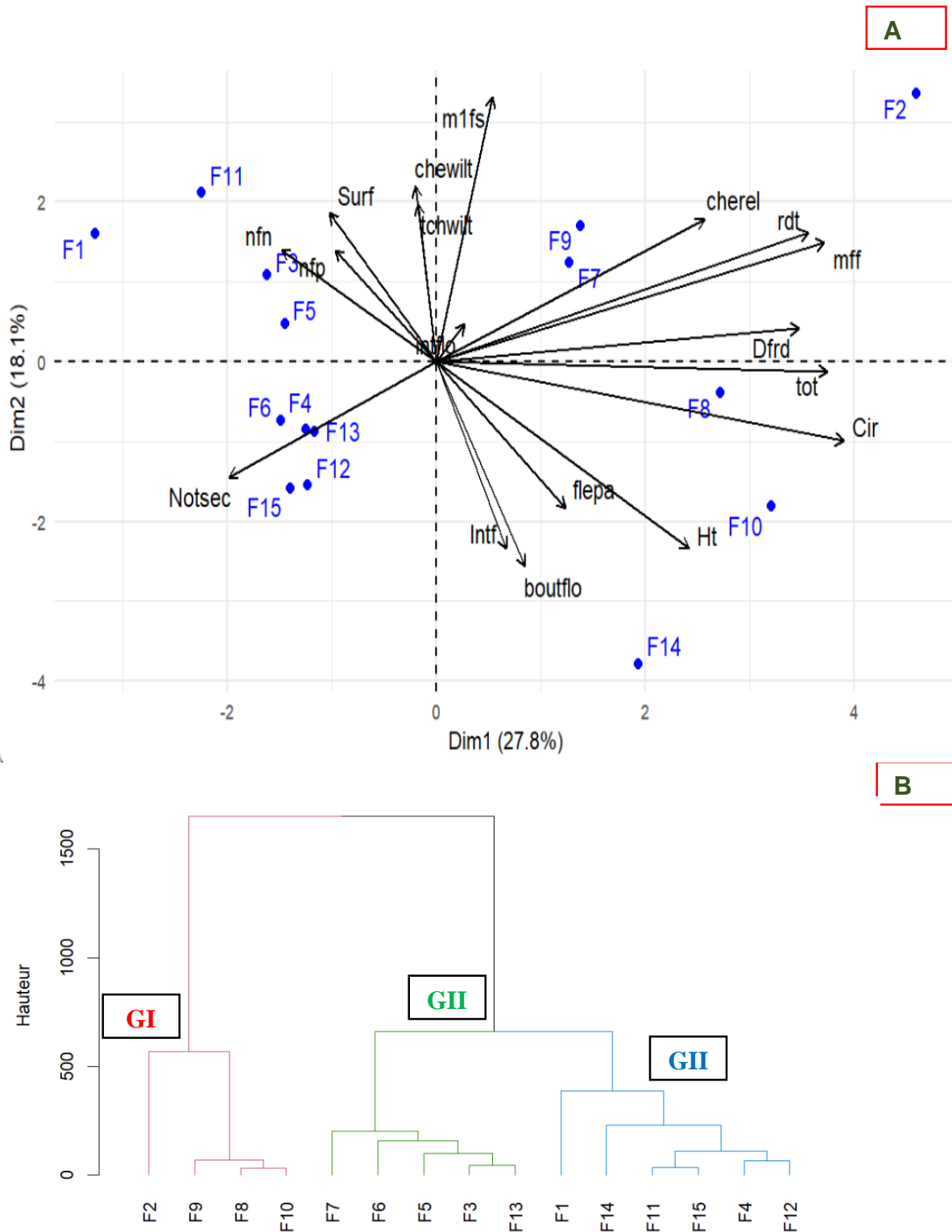


Figure 23 : Structuration des 15 familles d’hybrides par l’analyse en composante principale (A) et la classification ascendante hiérarchique (B) dans la zone d’Abengourou

Ht : hauteur, Cir : circonférence, Dfr : densité de frondaison, Intf : Intensité de flush, Notsec : note de sécheresse, boutflo : bouton de floraison, flepa : fleur épanouies, cherel : cherelle saines, Chewilt : cherelle wiltés, tchwilt : Taux de cherelle wiltées, Intf : intensité de floraison, nfn : nombre de fèves normales, nfp : nombre de fèves plates, rdt : rendement, surf : surface foliaire, m1fs : masse d’une fève sèche, tot : production totale de cabosses, mff : masse de fèves fraîches.

3.3.4.2. Structuration des familles d'hybrides dans la zone de Bouaflé

La combinaison de l'analyse en composantes principales (ACP) (figure 24 A) et de la classification ascendante hiérarchique (CAH) (figure 20 B) a permis de structurer efficacement la diversité observée entre les différentes familles. Les deux premiers axes de l'ACP ont expliqué en cumul 53,6 % de la variance totale (33 % pour Dim1 et 20,6 % pour Dim2) (figure 24 A).

La CAH et l'ACP ont permis d'identifier trois groupes principaux :

- Groupe I (F6, F8, F10, F11, F15) : regroupe des familles associées à des performances modérées, notamment pour les variables de rendement (rdt), production de cabosses (tot) masse de fèves fraîches (mff), surface foliaire (Surf), circonférence des troncs (Cir), de densité de frondaison (Dfrd) et de hauteur (Ht) des cacaoyers ;
- Groupe II (F1, F2, F4, F5, F7, F9) : rassemble des familles présentant des caractéristiques de floraison (intflo, boutflo, flepa), un nombre de fèves normales (nfn), une sensibilité à la sécheresse (Notsec) et la production des cabosses jeunes (cherel) intermédiaires ;
- Groupe III (F3, F12, F13, F14) : caractérisé par des familles ayant des paramètres de vigueur végétative faibles (Ht, Circ et Dfrd). Ces cacaoyers présentent des cabosses sèches faibles sur arbre (chewilt, tchwilt), la masse d'une fève sèche (m1fs), un dénombrement de jeunes cabosses saines (cherel) faible et une floraison (intflo, boutflo) faibles (figure 24 A et figure 24 B).

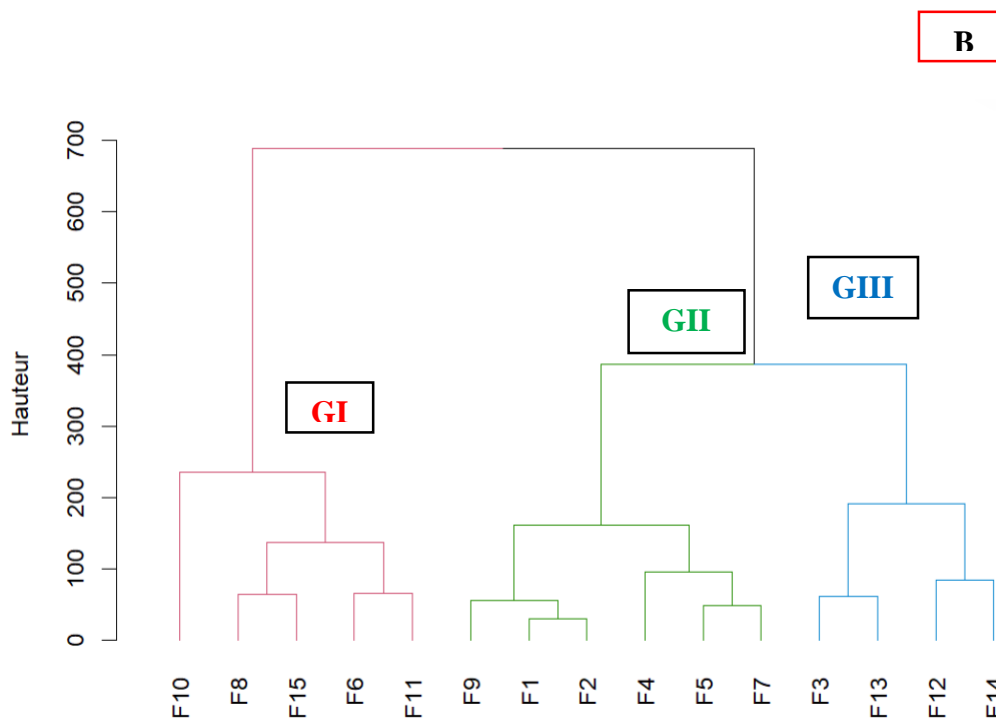
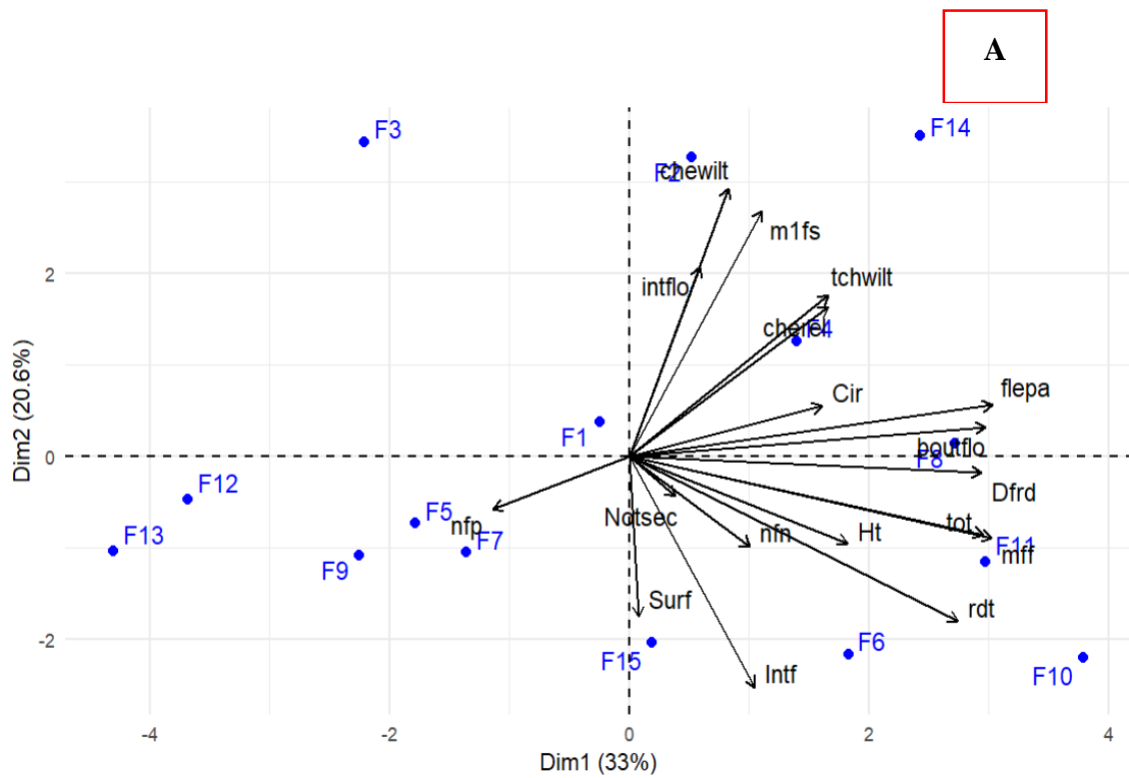


Figure 24 : Structuration des 15 familles d’hybrides par l’analyse en composante principale (A) et la classification ascendante hiérarchique (B) dans la zone de Bouaflé

Ht : hauteur, Cir : circonférence, Dfr : densité de frondaison, Intf : Intensité de flush, Notsec : note de sécheresse, boutflo : bouton de floraison, flepa : fleur épanouies, chere4 : cherelle saines, Chewilt : cherelle wiltés, tchwilt : Taux de cherelle wiltés, Intf : intensité de floraison, nfn : nombre de fèves normales, nfp : nombre de fèves plates, rdt : rendement, surf : surface foliaire, m1fs : masse d’une fève sèche, tot : production totale de cabosses, mff : masse de fèves fraîches.

3.3.4.3. Structuration des familles d'hybrides dans la zone de Divo

L'analyse en composantes principales (ACP) présentée permet de visualiser la distribution des différentes familles en fonction des caractères mesurés dans la zone de Divo (figure 25 A). Les deux premiers axes ont expliqué en cumul 45,3 % de la variance totale (Dim1 : 27,1 %, Dim2 : 18,2 %). La classification ascendante hiérarchique (CAH) (figure 25 B) et la projection dans le plan factoriel de l'ACP ont permis de classer les familles d'hybrides en trois groupes selon leurs aptitudes vis-à-vis des composantes du rendement.

Le groupe 1 (GI) est composé des familles F2, F3, F5, F6, F11 et F12. Ce groupe est caractérisé par des cacaoyers ayant une masse de fèves fraîches, une production de cabosses et un rendement faible. Ces cacaoyers présentent également une forte sensibilité à la sécheresse (Notsech) et une forte intensité de floraison (intflo).

Le groupe 2 (GII) est composée des familles F4 et F10. Ce groupe se situe dans la partie droite du biplot de l'ACP, avec une forte contribution des caractères de production tel que le rendement (rdt), la masse de fèves fraîches (mff) et la production totale de cabosses (tot) Ces cacaoyers présentent également une forte vigueur végétative caractérisée par de fortes densités de frondaison et de grandes circonférences du tronc. La famille F10, en particulier, se distingue dans l'ACP par une très forte valeur sur l'axe Dim1, indiquant un profil de production exceptionnellement élevé.

Le groupe 3 (GIII) comprend les familles F1, F7, F8, F9, F13, F14 et F15. Ces familles sont relativement homogènes et présentent des valeurs intermédiaires pour les paramètres de production et de développement végétatif. Elles sont situées au centre-droit du biplot ACP, associées à des variables telles que la surface foliaire (Surf), la hauteur (Ht), le nombre de fleurs épanouies (flepa) et la masse d'une fève sèche (m1fs) (figure 25 A et figure 25 B).

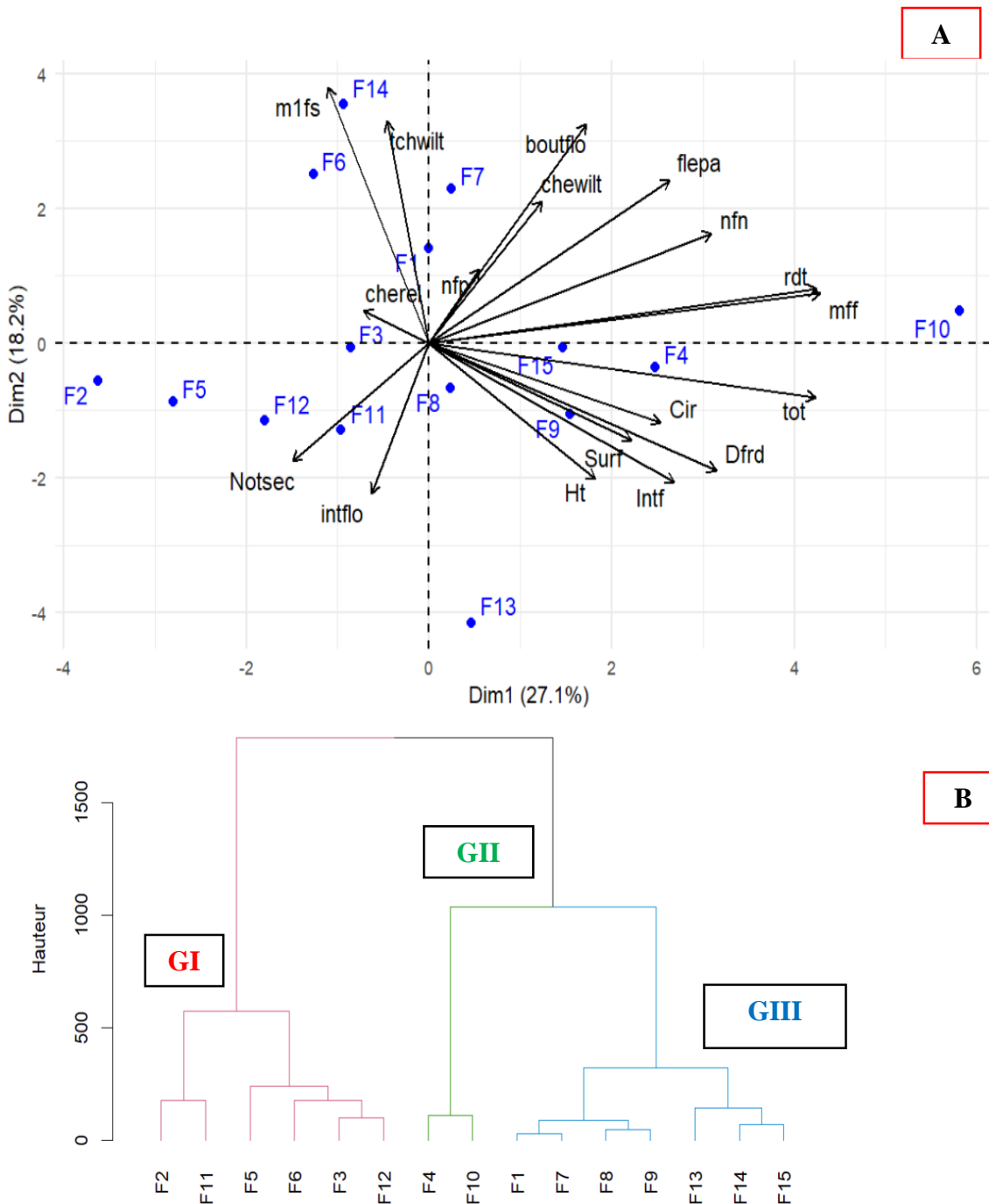


Figure 25 : Structuration des 15 familles d’hybrides par l’analyse en composantes principales (A) et la classification ascendante hiérarchique (B) dans la zone de Divo

Ht : hauteur, Cir : circonférence, Dfr : densité de frondaison, Intf : Intensité de flush, Notsec : note de sécheresse, boutflo : bouton de floraison, flepa : fleur épanouies, cherel : cherelle saines, Chewilt : cherelle wiltés, tchwilt : Taux de cherelle wiltées, Intf : intensité de floraison, nfn : nombre de fèves normales, nfp : nombre de fèves plates, rdt : rendement, surf : surface foliaire, m1fs : masse d’une fève sèche, tot : production total de cabosses, mff : masse de fèves fraîches.

3.3.5. Relation entre les paramètres de développement végétatifs et les composantes du rendement des cacaoyers

La matrice de corrélation a mis en lumière des relations importantes entre les caractéristiques liées aux composantes du rendement des cacaoyers dans les zones de production de Divo, Abengourou et Bouaflé (figure 26). La matrice de corrélation a été réalisée avec dix-huit paramètres mesurés sur les quinze familles d'hybrides. Les dix-huit paramètres ont été répartis comme suit : 6 paramètres agro morphologiques (hauteur, circonférence, densité de frondaison, surface foliaire, intensité de flush et sensibilité des cacaoyers à la sécheresse), 6 paramètres phénologiques (l'intensité de floraison nombre de boutons floraux, nombre de fleurs épanouies, nombre de cherelles saines, nombre de cherelles wiltées et le taux de cherelles wiltées) et 6 paramètres de production (nombre de fèves normales, nombre de fèves plates, masse de fèves fraîches, production totale de cabosses, masse d'une fève sèche et rendement) des cacaoyers.

La matrice de corrélation indique de fortes corrélations positives ($r \geq 0,5$) et significatives entre:

- la masse de fèves fraîches (mff) et la hauteur (hau);
- la masse de fèves fraîches (mff) et la densité de frondaison (dfr) ;
- la masse de fèves fraîches (mff) et le rendement (rdt) ;
- la masse de fèves fraîches (mff) et la production totale de cabosse (tot) ;
- la production total de cabosse (tot) et la hauteur (hau) des cacaoyers ;
- la production totale de cabosses (tot) et la densité de frondaison (dfr) ;
- la production totale de cabosses (tot) et le rendement (rdt) ;
- la production totale de cabosses (tot) et la masse de fèves fraiches (mff) ;
- l'intensité de floraison (Intflo) et le nombre de boutons floraux (btflo) ;
- l'intensité de floraison (Intflo) et le nombre de fleurs épanouies (flepa) ;
- la densité de frondaison (dfr) et la hauteur (hau) ;
- la densité de frondaison (dfr) et la circonférence (cic) ;
- la circonférence (cic) et la hauteur (hau).

La matrice de corrélation indique de fortes corrélations négatives ($r \leq - 0,5$) et significatives entre :

- la masse d'une fève sèche (m1fs) et la hauteur (hau) ;
- la masse d'une fève sèche (m1fs) et l'intensité de flush (Intflush) ;
- la masse d'une fève sèche (m1fs) et la surface foliaire (surf) ;
- la masse d'une fève sèche (m1fs) et la production totale de cabosse (tot) ;

- le nombre de feves plates (nfp) et la surface foliaire (surf) ;
- l'intensité de floraison et le nombre de cherelles willtées ;
- le nombre de cherelles willtées (chewilt) et la circonférence (cic) ;
- la circonférence et le nombre de chérelles wiltées,
- l'intensité de flush et la masse d'une fève sèche (p1fs) ;
- le nombre de boutons floraux (btflo) et de chérelles wiltées (chwilt),
- le nombre de fleurs épanouies (btflo) et de cherelles wiltées (chwilt);
- le nombre de feuilles wiltées et l'intensité de la floraison,
- l'intensité de flush (flush) et la masse d'une fève sèche (m1fs),
- la hauteur et la masse d'une fève sèche (m1fs) (figure 26).

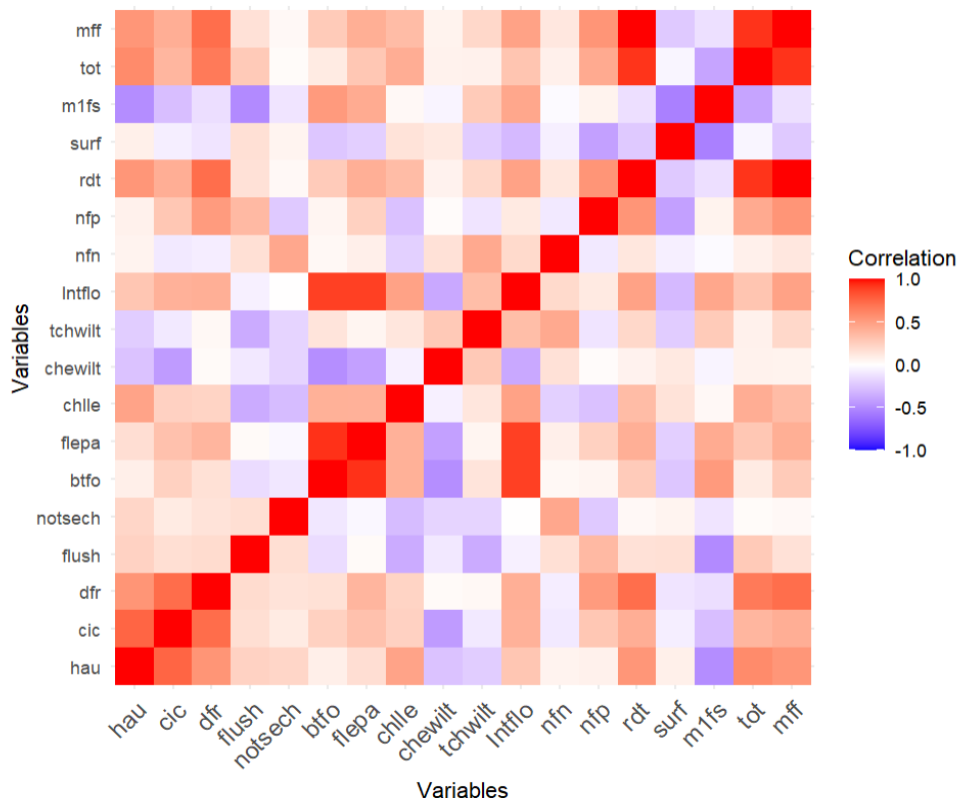


Figure 26 : Matrice de corrélation entre les variables de développement végétatifs et des composantes du rendement

L'orange foncé représente des corrélations positives élevées (proches de +1), tandis que le bleu foncé représente des corrélations négatives élevées (proches de -1), hau : hauteur, Cic : Circonférence, dfr : Densité de frondaison, flush : Intensité de flush, notsech : Note de sécheresse, btfo : Bouton de floraison, flepa : fleur épanouies, chelle : Cherelle saines, Chewilt : cherelles wiltées, tchwilt : Taux de cherelles wiltées, Intflo : Intensité de floraison, nfn : Nombre de fèves normales, nfp : Nombre de fèves plates, rdt : Rendement, surf : surface foliaire, m1fs : masse d'une fève sèche, tot : production totale de cabosses, mff : masse de fèves fraîches

3.3.6. Discussion

L'étude de l'impact du déficit hydrique sur les caractères agro-morphologiques des cacaoyers a été réalisée avec 15 familles d'hybrides implantées dans les trois d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo. L'effet du déficit hydrique du sol a montré un effet significatif sur l'ensemble des caractères agro-morphologiques. A Divo, zone à régime hydrique favorable pour la cacaoculture, les cacaoyers ont présenté les plus grandes hauteurs, circonférences et surfaces foliaires, indiquant une bonne vigueur végétative. Cette performance pourrait être attribuée à des conditions climatiques favorables, notamment une pluviométrie supérieure à 1 200 mm par an et des températures inférieures à 25 °C, qui constituent des facteurs déterminants pour le développement optimal des cacaoyers. Nos résultats corroborent ceux de Guy & Tia (2020), qui ont souligné l'importance de la pluviométrie et de la température comme principales conditions favorisant la productivité cacaoyère. De plus, les caractéristiques pédologiques et physico-chimiques des sols de Divo, sont favorables en termes de structure, fertilité et capacité de rétention en eau, contribuent à soutenir la croissance et la productivité des arbres.

En revanche, les cacaoyers des zones à faible pluviométrie (Abengourou et Bouaflé) se distinguent par des grandes densités de frondaison, reflétant une capacité d'adaptation au déficit hydrique. Les cacaoyers de Bouaflé ont présenté des notes de sensibilité à la sécheresse élevées, probablement en raison des fortes températures observées dans cette zone, qui accentuent l'évapotranspiration et le stress hydrique. Par ailleurs, la teneur élevée en éléments grossiers dans les sols de Bouaflé et d'Abengourou pourrait limiter la disponibilité en eau et en nutriments, expliquant certaines faibles caractéristiques morphologiques observées. Ces résultats sont en accord avec ceux de Tahi *et al.* (2019), qui ont montré que les zones à pluviométrie favorable présentaient des productions supérieures.

En termes de phénologie, les cacaoyers de la zone de Divo présentent une floraison abondante et produisent un nombre important de cherelles saines. Cette performance pourrait être attribuée à la composition chimique favorable des sols, qui se caractérise par des teneurs élevées en matières organiques, en bases échangeables et une capacité d'échange cationique optimale, fournissant ainsi les nutriments nécessaires au développement des fleurs et des jeunes fruits. Ces résultats corroborent ceux de Kotaix *et al.* (2024), qui ont montré que la qualité chimique des sols est un facteur déterminant pour la floraison et la fructification des cacaoyers.

À l'inverse, le déficit hydrique du sol de la zone d'Abengourou a favorisé un taux élevé de cherelles avortées (wiltées). Ce phénomène pourrait s'expliquer par la fréquence des périodes

de sécheresse, qui favorisent la chute des jeunes fruits avant leur maturité, comme l'ont également observé Daymond & Hadley (2008).

La production en termes de nombre de fèves normales par cabosse a été supérieure à 30 dans toutes les zones, respectant ainsi les normes établies par le Conseil du Café-Cacao pour un remplissage optimal des cabosses. Ce paramètre semble davantage dépendre du génotype que de la disponibilité en eau, soulignant l'importance du choix variétal dans l'amélioration de la productivité, comme le suggèrent Cilas & Bastide (2020).

Les résultats montrent une augmentation progressive du rendement des cacaoyers entre les zones d'étude, passant de 400 kg/ha à Bouaflé à 1 000 kg/ha à Abengourou, puis à 2 000 kg/ha à Divo. L'écart de 600 kg/ha entre Bouaflé et Abengourou et de 1 000 kg/ha entre Abengourou et Divo met en évidence l'effet du déficit hydrique du sol sur la productivité du cacaoyer. La disponibilité en eau semble constituer un facteur limitant majeur pour la production du cacaoyer, particulièrement dans les zones à saisons sèches prolongées. Ces observations sont cohérentes avec les travaux d'Asante (2023), qui ont montré qu'une distribution inégale des pluies peut réduire le rendement jusqu'à 50 %, et avec ceux de Daymond *et al.* (2020), indiquant que le rendement du cacao est étroitement lié à la disponibilité en eau.

L'analyse des écarts de rendement entre Bouaflé et Abengourou, puis entre Abengourou et Divo, met donc en évidence que la performance des cacaoyers résulte d'une interaction complexe entre génotype, régime hydrique et qualité pédologique des sols. Cette interaction explique pourquoi certaines zones permettent un rendement optimal tandis que d'autres, malgré l'adaptation des arbres au stress hydrique, restent limitées. Ces observations soulignent l'importance d'une gestion intégrée, combinant la sélection variétale adaptée aux conditions locales et l'aménagement des sols pour maximiser la productivité dans les zones à contraintes pédoclimatiques variables.

La structuration des familles d'hybrides dans les trois zones étudiées a permis de mettre en évidence trois groupes distincts en fonction des caractères agro morphologiques, phénologiques et de production. Ceci montre une variabilité des ressources au sein des familles qui pourrait offrir un meilleur choix variétal pour le sélectionneur.

Il ressort de cette analyse que les familles F8 et F10 se démarquent par leur constance et leur performance dans toutes les zones. Nos résultats sont en accord avec ceux de Kouamé (2025). Pour cet auteur les familles F8 et F10 ont présenté un bon développement agromorphologiques dans la zone de Toumodi, zone à faible pluviométrie. La famille F10 étant issue du croisement entre un Forastero haut amazonien (T79/501) et un Amelonado (IFC5) tandis que la famille F8 est issue du croisement entre un Contamana (SCA 6) et un criollo (ICS1). Ces clones impliqués

dans le croisement de F10 et F14 sont caractérisés par des groupes génétiques haut producteurs et résistants aux maladies (Guiraud *et al.*, 2025). Cela pourrait donner à ces familles, une stabilité de production dans les zones à faible pluviométrie.

Les fortes corrélations observées entre les variables des composantes du rendement offrent des indications utiles dans la sélection des variables des composantes du rendement pour évaluer les génotypes tolérants au déficit hydrique.

Conclusion partielle

Les résultats de cette étude montrent que le déficit hydrique a un impact sur les caractères agro-morphologiques des cacaoyers. Un effet zone, famille et d'interaction zone famille d'hybride a été observé pour tous les paramètres agro-morphologiques à l'exception du taux de cherelles wiltées. La zone de Divo a présenté les meilleures caractéristiques agro-morphologique des cacaoyers. Aussi, deux familles d'hybrides (F8 et F10) des 15 familles étudiées ont conservé leurs caractéristiques agro-morphologiques aussi bien dans la zone à pluviométrie normale que dans les zones à faible pluviométrie

3.4. IDENTIFICATION DES LOCI DE CARACTÈRES QUANTITATIFS DE RESISTANCE AU DÉFICIT HYDRIQUE

L'identification des QTLs a débuté par une analyse de variance des données phénotypiques et par la caractérisation moléculaire de la structure génétique de la population étudiée. Cette étape préliminaire a été indispensable pour vérifier si la population correspondait au schéma génétique attendu d'un backcross (BC₁), évaluer la ségrégation des marqueurs et détecter d'éventuelles anomalies ou individus atypiques.

La connaissance de cette structure génétique a ensuite permis d'orienter de manière appropriée les méthodes de détection des QTLs. En effet, le choix du modèle statistique dépend directement de l'architecture génétique de la population. L'adaptation des approches d'analyse en fonction de la structuration observée a ainsi garanti la pertinence des tests d'association entre les données phénotypiques et génotypiques, tout en renforçant la fiabilité des régions du génome du cacaoyer identifiées comme impliquées dans la tolérance au déficit hydrique.

3.4.1. Analyse des caractères quantitatifs

Les résultats de l'analyse de la variance (ANOVA) ont montré l'existence d'une différence significative ($P < 0,001$) pour tous les caractères phénotypiques étudiés, à l'exception de la biomasse racinaire (DRB) (tableau XXIV).

De fortes corrélations positives et significatives (0,65) ont été observées entre la hauteur (HT) et le diamètre de la tige (CD). Cela signifie que lorsque la hauteur (HT) augmente, le diamètre du collet (CD) tend également à augmenter.

Une très forte corrélation positive et significative (0,82) a également été observée entre le nombre de feuilles (NbL) et la surface foliaire totale (TLA). Cela indique que ces deux variables sont fortement associées, ce qui est logique puisque plus une plante a de feuilles, plus la surface foliaire totale est importante.

Concernant les variables représentant les teneurs en chlorophylles a (CHLA) et b (CHLB), une corrélation positive et significative ($r = 0,85$) a également été observée entre ces deux pigments. Ce résultat est attendu, car les concentrations en chlorophylles a et b sont généralement proportionnelles dans les tissus foliaires, reflétant ainsi leur étroite association dans les complexes photosynthétiques des plantes.

En revanche, une corrélation négative modérée ($r = -0,47$) a été observée entre le nombre de feuilles (NbL) et le ratio racine/surface foliaire (RLR). Ce résultat pourrait suggérer qu'une

augmentation du nombre de feuilles est associée à une réduction relative du développement racinaire, indiquant ainsi un compromis potentiel entre la croissance aérienne et souterraine. De même, la corrélation négative entre la teneur relative en eau (RWC) et le diamètre du collet (CD) ($r = -0,43$) pourrait refléter une redistribution de l'eau dans la plante. Ce lien suggère que les plantes possédant des tiges plus épaisses pourraient présenter une capacité moindre à maintenir une teneur élevée en eau, probablement en raison d'un rééquilibrage physiologique entre le stockage, la croissance structurale et la disponibilité hydrique (figure 27).

Tableau XXIV: Analyse de variance des caractères phénotypiques étudiés

Codes	Unité	Moyenne	CV	F	P
HT	cm	61,55	24,59	46,93	<0,001
CD	cm	0,93	21,66	48,56	<0,001
NbL	-	8,7	44,21	17,59	<0,001
TR	g/j	37,12	25,03	32,97	<0,001
TLA	cm ²	307,49	57,18	35,22	<0,001
CHLA	mg/g	1,13	46,99	10,57	0,0014
CHLB	mg/g	1,21	52,02	18,19	<0,001
RWC	%	17,15	74,15	160,10	<0,001
DRB	g	0,92	53,77	1,80	0,92
RLR	g/cm ²	0,009	24,60	24,60	<0,001
SC	Binaire	2,33	19,92	1,82	<0,001

NB : HT : hauteur des plants avant le stress, CD : Diamètre au collet avant le stress, Nbl : Nombre de feuilles complètement déployées, TR : Transpiration, TLA : Surface foliaire total, CHLA : Teneur en chlorophylle A, CHLB : teneur en chlorophylle B, RWC : Conteneur relatif en eau, DRB : Biomasse sèche racinaire, RLR : ratio racine surface foliaire, SC : Classe de survie.

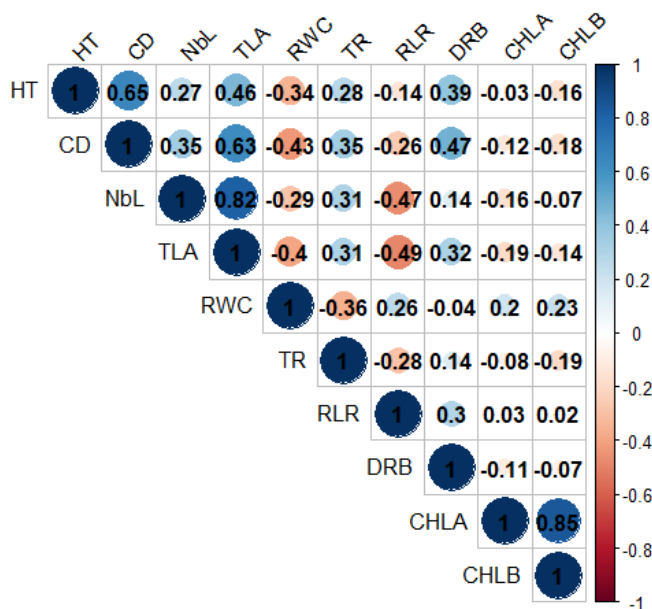


Figure 27: Matrice de corrélation entre les caractères phénotypique étudiés dans la population de type Amelonado

NB : HT : Hauteur des plants avant le stress, CD : Diamètre au collet avant le stress, Nbl : Nombre de feuilles complètement déployées, TR : Transpiration, TLA : Surface foliaire total, CHLA : Teneur en chlorophylle A, CHLB : Teneur en chlorophylle B, RWC : Conteneur relatif en eau, DRB : Biomasse sèche racinaire, RLR : ratio racine surface foliaire, SC : Classe de survie. La couleur bleue indiquant une corrélation positive et le marron une corrélation négative.

3.4.2. Données GBS et alignement sur le génome de *Theobroma cacao*

Le séquençage des bibliothèques GBS a produit environ 1,4 milliard de paires de séquences pour les 143 génotypes de cacaoyer, soit une moyenne de 9,8 millions par individu. Après nettoyage des séquences, environ 77,2 % d'entre elles ont été mappées avec succès sur le génome de référence du cacaoyer. Ce mapping a permis d'identifier un total de 626,190 marqueurs SNP répartis le long du génome du cacaoyer. Après filtrage selon la profondeur de lecture et le taux de données manquantes (cf section Matériels et méthodes), un total de 1 977 marqueurs SNP de haute qualité ont été retenus pour la suite des analyses. La distribution de ces SNP de haute qualité a été étudiée par ailleurs, et les résultats ont montré que les marqueurs étaient distribués sur les 10 chromosomes du génome du cacaoyer (figure 28). Nous pouvons toutefois noter que la répartition des marqueurs le long de chaque chromosome n'est pas uniforme et que les régions centromériques possèdent en moyenne moins de marqueurs SNP que les régions télomériques.



Figure 28 : Graphique de la densité des SNPs sur les 10 chromosomes du cacaoyer dans une fenêtre de taille 1 Mb

L'axe horizontal représente la longueur des chromosomes en Mb. Les différentes couleurs correspondent à la densité des SNPs.

3.4.3. Structure de la population

La structure de la population étudiée a été représentée en analyse en composante principale (ACP) à trois dimensions (figure 29). Les trois dimensions expliquaient 29,94 % de la variation génétique totale, les premières, deuxièmes et troisièmes dimensions imputant respectivement 16,52 %, 9,82 % et 3,6 %. Les trois axes de l'analyse ACP ont permis de séparer les groupes génétiques en fonction de leurs caractéristiques génotypiques. En outre, l'analyse ACP a révélé une forte similitude entre les groupes génétiques 'ABENG' (population étudiée) et Amelonado, car les accessions de ces deux groupes génétiques se chevauchent dans la projection des trois axes. Ainsi, notre population présente de fortes similitudes avec le groupe des Amelonado.

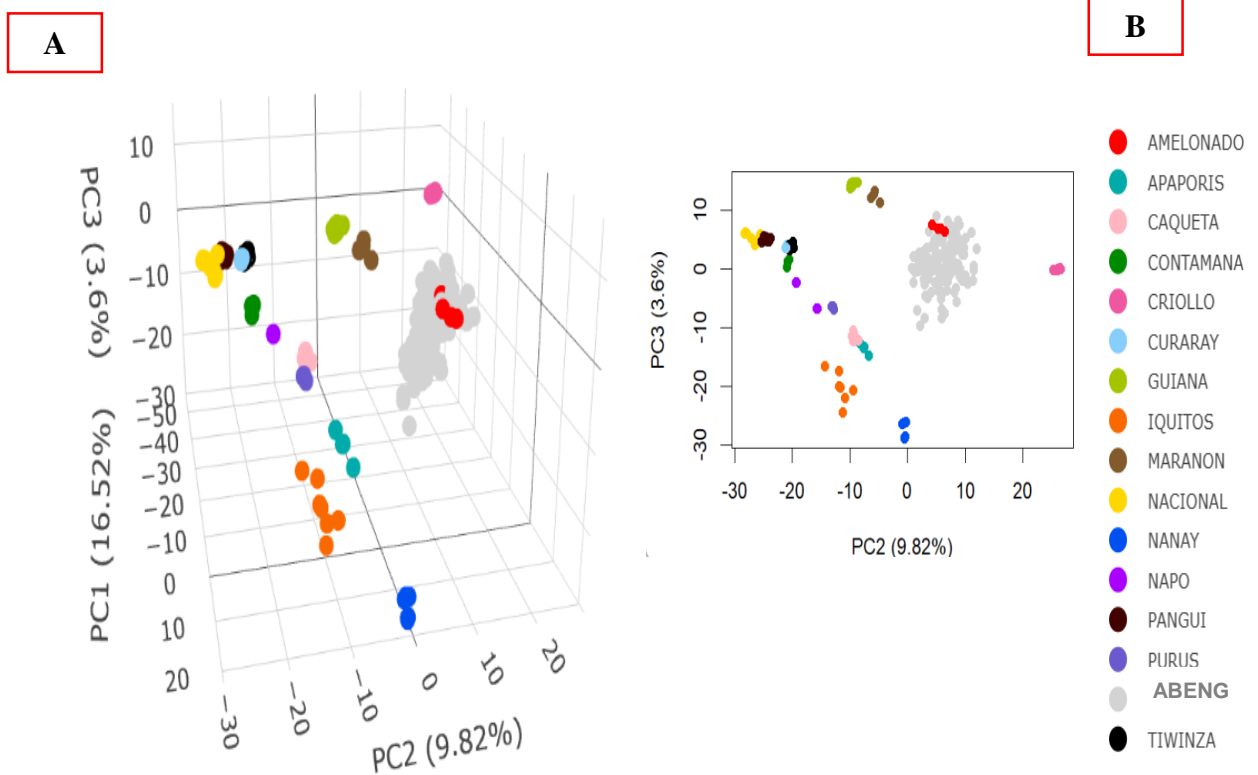


Figure 29 : Analyse en composant principal ACP 3D (A) et ACP 2D (B) de 238 individus basés sur 1977 marqueurs SNP

3.4.4. Cartographie d'association

Les méthodologies statistiques utilisées par GAPIT 3, ont montré un écart manifeste par rapport à la distribution attendue de la valeur $-\log_{10}(P)$ associée à la hauteur des plantes. Cette observation est illustrée par les graphiques quantile-quantile (QQ) associés aux graphiques de Manhattan. Un seul marqueur SNP significatif ($-\log_{10}(P) > 4,5$) associé à la hauteur du cacaoyer a été identifié sur le chromosome 6 (Chr6_19584259) (figure 30). La variance

phénotypique observée (PVE) de ce marqueur a été de 45,83% (tableau XXII). Il a été détecté uniquement par l'approche statistique de BLINK dans GAPIT 3. Pour l'ensemble des autres caractères phénotypiques, aucun marqueur SNP n'a été identifié avec les cinq approches (GLM, MLM, CMLM, FarmCUP et BLINK) utilisées dans GAPIT 3 (Annexe 1).

L'analyse statistique réalisée à l'aide de la méthode Bayes C de BGLR a permis d'identifier un total de trente-deux (32) marqueurs SNP associés à six (6) caractères phénotypiques étudiés (tableau XXI). Ainsi, cinq marqueurs SNP significatifs associés à la hauteur des plantes ont été localisés sur les chromosomes 1, 4 et 6 (figure 31). Par ailleurs, dix-huit marqueurs SNPs significatifs associés au diamètre au collet (DC) ont été identifiés sur les chromosomes 1, 2, 3, 4, 5 et 7 (Annexe 2). Parmi les marqueurs SNPs associés à la hauteur (HT) et au diamètre du collet (DC) des plants, deux marqueurs SNPs ont été colocalisés sur le chromosome 1 (chr1_6076960, chr1_11131810). Trois marqueurs SNPs associés au nombre de feuilles (NBF) ont été identifiés sur les chromosomes 2, 8 et 10 (Annexe 3). Trois (3) marqueurs SNPs associés à la surface foliaire (SFT) ont été identifiés sur les chromosomes 5, 6 et 10 (Annexe 4). Deux marqueurs associés à la biomasse sèche racinaire (BSR) ont été identifiés sur les chromosomes 1 et 9 (Annexe 5), et deux marqueurs associés à la transpiration (TR) ont été identifiés sur le chromosome 4 (Annexe 6). Pour l'ensemble des associations marqueurs et caractères phénotypiques, une différence significative ($P \leq 0,05$) a été observée entre les différentes classes génotypiques des marqueurs SNPs identifiés (Tableau XXI). Pour les caractères phénotypiques tels que la teneur en chlorophylle a (CHLA), la teneur en chlorophylle b (CHLB), le ratio racine surface foliaire (RRS) et le contenu relatif en eau (CRW), aucune association significative n'a été observée. En somme les méthodes statistiques de GAPIT et de BGLR ont permis d'identifier deux marqueurs SNPs significatifs et proches associés à la hauteur des plantes sur le chromosome 6 (Chr6_19584259 et Chr6_19584295).

Tableau XXV : Marqueurs SNP significatifs associés à la hauteur (HT), au diamètre du collet (DC), au nombre de feuilles, à la surface foliaire totale (SFT), à la biomasse sèche racinaire (BSR) et à la transpiration (TR) des cacaoyers identifiés par les modèles BLINK et GAPIT

Caractères phénotypiques	Position marqueur SNPs	Maf (%)	-Log (P value) GAPIT / Probabilité d'inclusion (Pi)_BGLR	PVE_GAPIT / Fréquence génotypique _BGLR	Model GWAS
Hauteur (HT)	Chr6_19584259	5	6,5	45,83%	BLINK.GAPIT3
	Chr1_6076960	22	0,15	0,04	BayesC.BGLR
Hauteur (HT)	Chr1_11131810	27	0,15	0,01	BayesC.BGLR
	Chr6_17877088	49	0,12	0,0044	BayesC.BGLR
	Chr6_17877088	49	0,13	0,004	BayesC.BGLR
	Chr6_19584295	5	0,11	0,0003	BayesC.BGLR
Diamètre au collet	Chr1_6076960	22	0,31	0,001	BayesC.BGLR
	Chr1_6213235	20	0,15	0,01	BayesC.BGLR
	Chr1_10522365	29	0,13	8,00E-04	BayesC.BGLR
	Chr1_11131810	27	0,24	0,0018	BayesC.BGLR
	Chr1_11757597	31	0,13	8,00E-04	BayesC.BGLR
	Chr2_12638999	12	0,2	0,01	BayesC.BGLR
	Chr2_31680051	36	0,13	0,12	BayesC.BGLR
	Chr2_34701294	43	0,14	0,16	BayesC.BGLR
	Chr2_38376641	37	0,11	0,1	BayesC.BGLR
	Chr3_9358861	37	0,25	0,01	BayesC.BGLR
	Chr3_14634576	16	0,13	0,005	BayesC.BGLR
	Chr3_34254574	5	0,15	0,005	BayesC.BGLR
	Chr4_17506503	12	0,14	0,01	BayesC.BGLR
	Chr5_24187915	46	0,22	0,008	BayesC.BGLR
	Chr5_35128245	44	0,13	0,03	BayesC.BGLR
	Chr7_3474832	35	0,19	0,03	BayesC.BGLR
	Chr7_6552451	32	0,12	0,04	BayesC.BGLR
Chr8_560082	5	0,12	0,01	BayesC.BGLR	
Nombre de feuilles (NBF)	Chr2_8437404	36	0,16	0,0003	BayesC.BGLR
	Chr8_8836201	24	0,14	0,002	BayesC.BGLR
	Chr10_17211854	47	0,37	0,003	BayesC.BGLR
Surface Foliaire (SFT)	Chr5_36877520	6	0,16	3,00E-04	BayesC.BGLR
	Chr6_5184718	22	0,11	0,01	BayesC.BGLR
	Chr10_15490519	10	0,15	6,00E-04	BayesC.BGLR
Biomasse sèche racinaire (BSR)	Chr1_4878420	46	0,17	0,001	BayesC.BGLR
	Chr9_22227261	32	0,11	0,001	BayesC.BGLR
Transpiration (TR)	Chr4_19932776	37	0,17	0,002	BayesC.BGLR
	Chr4_19938721	25	0,1	0,002	BayesC.BGLR

NB : PVE : Variance Phénotypique Observée ; Maf : Fréquence de l'allèle mineure

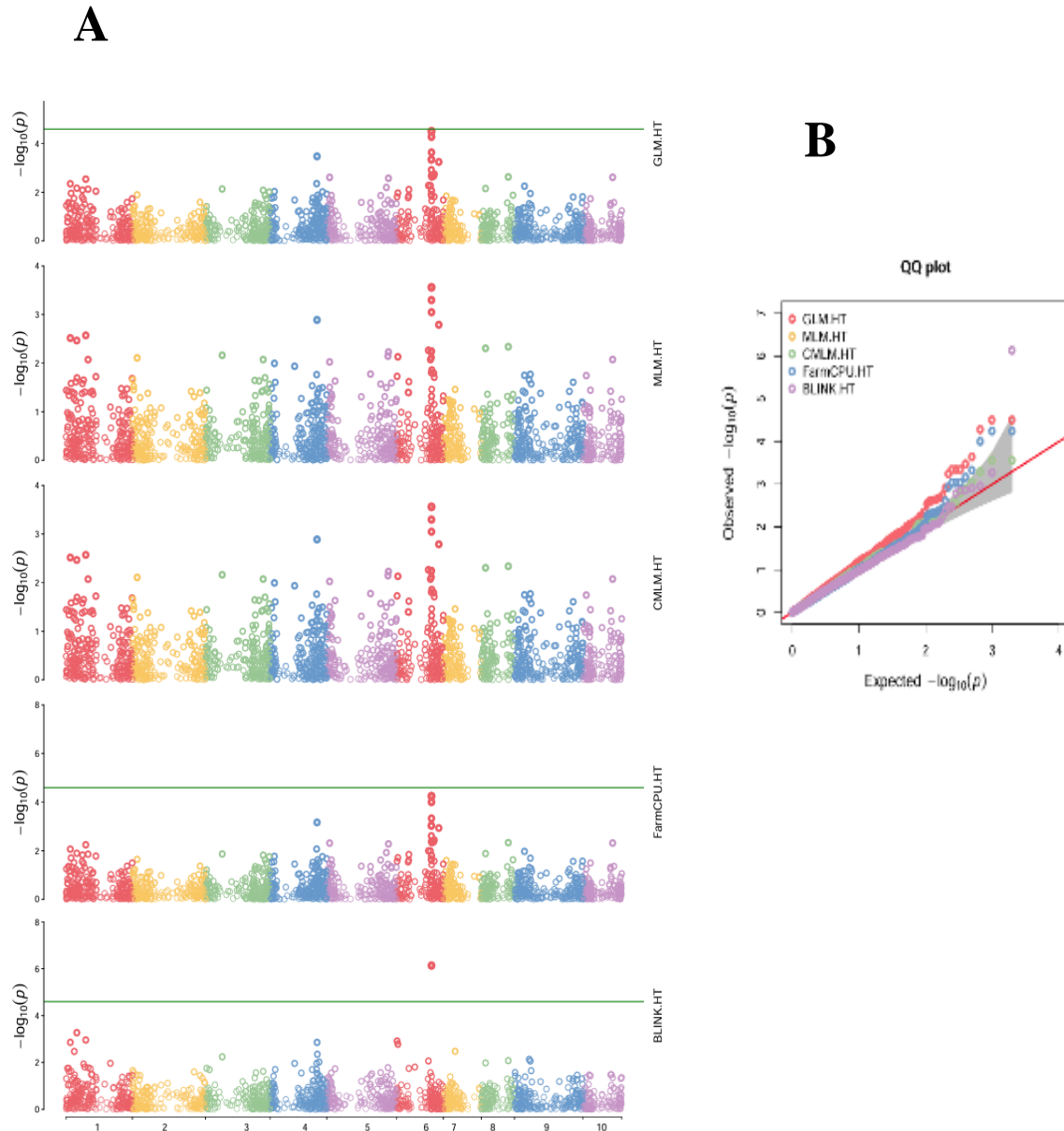


Figure 30 : Graphiques Manhattan multiples (A) et QQ plot (B) illustrant le niveau de signification des SNP associés à la hauteur des plantes à l'aide des modèles GLM, MLM, CMLM, FarmCPU et BLINK dans GAPIT3, dans un panel d'association composé de 142 génotypes.

NB : Le graphique Manhattan (à gauche) représente les chromosomes du cacaoyer sur l'axe des abscisses (x) et les valeurs de LOD ($-\log(P\text{-value})$) sur l'axe des ordonnées (y). Le QQ plot (à droite) montre les valeurs de LOD ($-\log(P\text{-value})$) observées sur l'axe des abscisses (x) et les valeurs de LOD ($-\log(P\text{-value})$) attendues sur l'axe des ordonnées (y).

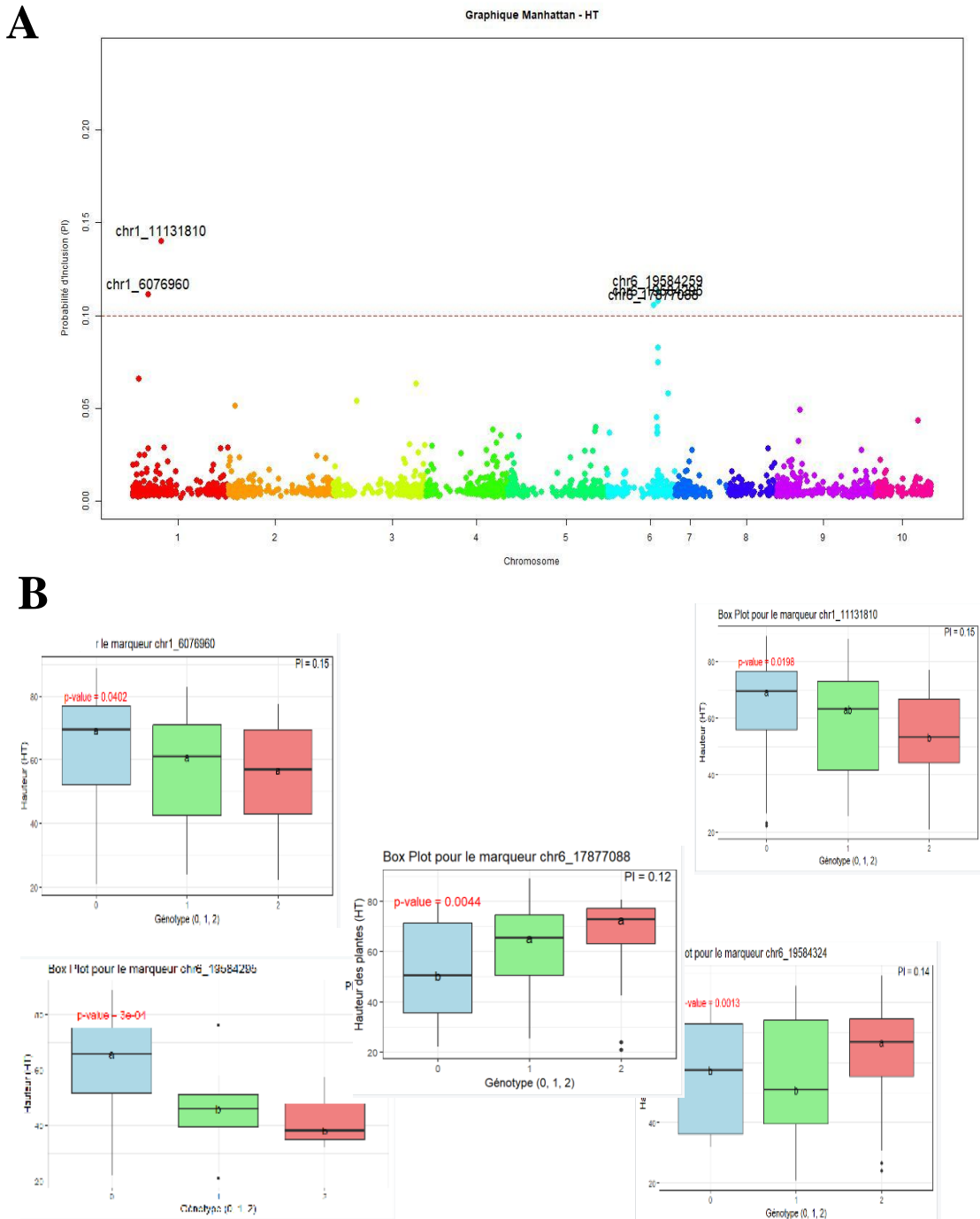


Figure 31 : Graphique de Manhattan indiquant 5 marqueurs SNP associés à la hauteur des cacaoyers (A), la fréquence génotypique des 5 marqueurs associés à la hauteur ayant un Pi supérieur à 0.10 (B).

NB : chaque couleur sur le graphique Manhattan est spécifique à chacun des 10 chromosomes du cacaoyer, le Box-plot en bleu (0= génotypage de l'allèle de référence), Box-plot en vert (1= génotypage de l'allèle hétérozygote), Box-plot en rose (2= génotypage de l'allèle alternatif)

3.4.5. Discussion

L'identification de QTLs associés à la tolérance à la sécheresse a été menée au sein d'une population de 143 génotypes de cacaoyer. L'évaluation phénotypique de cette population a mis en évidence une forte corrélation significative entre les caractères phénotypiques étudiés (HT, DC, NBF, TLA, CHLA, CHLB, RRS, TR et CRE). Conformément aux travaux de Santos *et al.* (2017), ces variables contribueraient à différencier les génotypes de *Theobroma cacao* tolérants au stress hydrique.

Les corrélations significatives observées entre les traits phénotypiques suggèrent qu'ils pourraient être sous contrôle génétique commun. Cette relation pourrait s'expliquer soit par la présence de gènes liés, c'est-à-dire situés à proximité sur le génome, soit par des gènes ayant des effets pléiotropiques, influençant plusieurs caractères à la fois. Ainsi, l'amélioration d'un trait phénotypique pourrait entraîner une amélioration simultanée d'autres traits associés (Koech *et al.*, 2018).

La structuration génétique de la population étudiée, obtenue par une analyse en composante principale à 3 dimensions (3D), a révélé 15 groupes génétiques conformément aux travaux d'Argout *et al.* (2023). Une forte similitude a également été observée entre les groupes génétiques « ABENG » (population de notre étude) et Amelonado. En effet les accessions de ces 2 groupes génétiques se chevauchent dans la projection des 3 axes principaux. Cela pourrait justifier que le matériel végétal étudié appartient au groupe génétique Amelonado.

Selon Xiaopeng *et al.* (2016), il existe deux méthodes de cartographie d'association pour identifier les QTLs. La première est une méthode de cartographie biparentale qui repose sur l'étude de plusieurs descendants issus du croisement entre deux parents. La seconde, est la méthode d'association pangénomique (« Genome-Wide Association Study (GWAS) »). Celle-ci repose sur l'étude d'une large collection de lignées non apparentées (Orazaly *et al.*, 2018). Qu'un QTL soit identifié par la méthode de cartographie biparentale ou par GWAS, l'intérêt qu'on lui donne est corrélé avec la proportion de la variation phénotypique qu'il contrôle mais surtout avec sa stabilité (reproductibilité à travers différents environnements) (Orazaly *et al.*, 2018). Ainsi dans cette étude, la seconde méthode d'identification des QTLs est utilisée car la descendance étudiée est non apparentée. Cette caractérisation de la structure génétique a justifié le choix des méthodes de cartographie d'association, telles que GAPIT et BGLR, comme étant les plus appropriées pour l'identification des QTLs.

La cartographie d'association GWAS réalisée avec le modèle BLINK dans le package GAPIT a permis d'identifier un seul marqueur SNP significatif (Chr6_19584259) sur le chromosome 6, associé à la hauteur des plants de cacaoyer, avec une proportion de variation expliquée (PVE)

élevée de 45,83 %. Le modèle BLINK se distingue par sa forte puissance statistique, notamment pour détecter des interactions complexes entre plusieurs loci, ce qui en fait l'un des outils les plus performants pour les analyses GWAS sous GAPIT (Huang *et al.*, 2019).

Cette méthode a également prouvé son efficacité avec un large catalogue de SNP (Cui *et al.*, 2020) et elle a été classée comme la méthode statistiquement la plus puissante pour les analyses multi-locus pour les GWAS chez les plantes (Wang *et al.*, 2021). Aussi, le seul marqueur identifié par le modèle BLINK, a une proportion de variation phénotypique de la hauteur observée (PVE) importante (45,83%). Cette proportion élevée suggère qu'un gène majeur impliqué dans la croissance des cacaoyers pourrait être localisé dans la région proche du marqueur identifié sur le chromosome 6.

La cartographie d'association GWAS avec le modèle Bayésien C dans BGLR a révélé deux marqueurs situés sur le chromosome 1 (Chr1_6076960 et Chr1_11131810). Ces deux marqueurs sont associés à la fois à la hauteur des plants et au diamètre du collet. En tenant compte de la forte corrélation positive ($r = 0,65$) observée entre ces deux caractères phénotypiques, l'identification de ces deux SNPs suggère que cette région du chromosome 1 joue un rôle clé dans la vigueur végétative de la plante. Cela pourrait indiquer la présence de gènes impliqués dans la croissance, affectant simultanément ces deux caractères.

Avec le modèle BLINK de GAPIT et le modèle Bayes C de BGLR, nous avons trouvé une association significative de deux marqueurs proches (Chr6_19584259 et Chr6_19584295) sur le chromosome 6 associés à la hauteur des plantes. Le fait que les mêmes régions aient été identifiées par deux méthodes différentes renforce l'idée selon laquelle cette région du chromosome 6 est associée à la hauteur des plantes. En outre, dans la mesure où cette étude a permis de mettre en évidence que la hauteur des plantes était fortement corrélée à la mortalité des cacaoyers, nous pouvons formuler l'hypothèse que la hauteur des cacaoyers est un bon proxy pour mesurer la résistance à la sécheresse chez le cacaoyer.

On a pu relever que le modèle BLINK n'a identifié qu'un seul marqueur, tandis que le modèle Bayes C en a détecté 32 marqueurs associés aux caractères étudiés. Cette différence s'explique en partie par les propriétés statistiques propres à chaque méthode. Le modèle BLINK, très rigoureux (ou stringent), réduit le risque de faux positifs, mais peut ne pas afficher certains signaux (faux négatifs), comme illustre l'absence de détection de marqueurs pour DC malgré sa forte corrélation avec HT. À l'inverse, pour le modèle Bayes C, nous avons utilisé un seuil arbitraire de probabilité d'inclusion a posteriori de 10% pour définir un marqueur comme significativement associé aux traits étudiés. Ce seuil relativement bas pourrait expliquer le plus

grand nombre de marqueurs détectés par cette méthode et pourrait entraîner une augmentation arbitraire des associations positives (faux positifs).

Outre la méthode, la réussite de la GWAS dépend de l'utilisation d'échantillons suffisamment grands pour obtenir une puissance statistique suffisante. Dans les études de GWAS sur les êtres humains, des milliers d'individus sont utilisés (Yang *et al.*, 2011). Dans la présente étude GWAS, nous avons utilisé 143 génotypes et 1977 marqueurs SNP. Les petits échantillons, comme ceux utilisés ici, peuvent contribuer à l'augmentation de l'effet des SNP (Utz *et al.*, 2000). Par ailleurs, compte tenu de la répartition des marqueurs sur les chromosomes, il serait également pertinent d'augmenter la couverture des marqueurs moléculaires pour tester l'effet des zones du génome actuellement non couvert par les marqueurs moléculaires. Cette faible couverture pourrait être expliquée par un défaut de digestion des ADNs lors de la préparation des bibliothèques GBS. Enfin, la faible diversité génétique observée dans la population étudiée (un seul groupe génétique), pourrait expliquer le faible nombre de marqueurs associés à la tolérance à la sécheresse chez le cacaoyer identifiés par le modèle BLINK de GAPIT .

Conclusion partielle

La population a initialement été développée selon un schéma de croisement de type backcross (BC). Toutefois, l'analyse de la structure moléculaire, réalisée à partir des marqueurs SNP, a révélé que l'organisation génétique de la descendance correspond au groupe génétique des Amelonado. Les analyses de cartographie d'association ont révélé deux marqueurs proches (Chr6_19584259 et Chr6_19584295) sur le chromosome 6 associés à la hauteur des plantes.

**CONCLUSION, RECOMMANDATION ET
PERSPECTIVES**

Conclusion

La présente étude avait pour objectif d'évaluer l'effet du déficit hydrique sur les caractères agro-morphologiques et de rechercher des QTLs de résistance à la sécheresse chez les cacaoyers résilients. Pour atteindre cet objectif, quatre principaux axes dont les réponses constituent l'essentiel de ce travail, ont été dégagés.

Le premier objectif de ce travail était d'évaluer les caractéristiques morpho-pédologiques et hydrodynamiques du sol des zones d'Abengourou, de Bouaflé et de Divo.

Cette évaluation a mis en évidence des différences notables entre les zones étudiées, tant sur le plan morphologique, hydrodynamique que chimique.

Les sols sont globalement profonds, bien drainés et présentent des textures favorables à l'enracinement des cacaoyers. Toutefois, la présence importante d'éléments grossiers dans les sols d'Abengourou et de Bouaflé constitue une contrainte majeure, car elle limite la réserve utile en eau et affecte la rétention hydrique, élément crucial en période de déficit hydrique.

Sur le plan chimique, le pH est globalement favorable au développement du cacaoyer, mais des déficiences en matière organique ont été observées dans les zones d'Abengourou et de Bouaflé.

Ces carences nutritionnelles pourraient limiter la croissance et la productivité des cacaoyers.

Les propriétés hydrodynamiques confirment une bonne perméabilité et une structure généralement propice à l'infiltration et à l'aération des racines, particulièrement à Divo où la porosité élevée favorise à la fois le drainage et la rétention en eau. Des corrélations significatives entre certains paramètres, notamment entre porosité et densité apparente ou éléments grossiers, soulignent l'importance d'une structure équilibrée du sol pour maintenir une réserve hydrique optimale.

Le deuxième objectif spécifique a été de confirmer la légitimité des parents et des descendants des familles d'hybrides étudiées. Cette étude réalisée avec 84 marqueurs SNPs informatifs, a permis de confirmer la conformité génétique entre les clones parentaux et leurs descendances.

Les analyses ont révélé un fort polymorphisme des marqueurs utilisés, une grande richesse allélique, ainsi qu'un excès d'hétérozygotie au sein des populations étudiées. La faible différenciation génétique entre parents et descendants, corroborée par des valeurs faibles de FST et de distances génétiques, souligne la forte proximité génétique entre ces deux groupes.

Les analyses multivariées (ACP, CAH) ont confirmé ce lien étroit, en regroupant plusieurs clones parentaux avec leurs descendances.

Par ailleurs, l'analyse de la structure génétique a mis en évidence la présence dans certaines familles hybrides des taux d'appartenance inférieurs à 0,80, traduisant un brassage génétique issu de groupes distincts.

Ces résultats montrent non seulement la légitimité des croisements réalisés, mais aussi la diversité génétique disponible au sein de ce matériel, ce qui constitue un atout majeur pour les programmes de sélection, notamment en vue d'améliorer la tolérance au déficit hydrique chez le cacaoyer.

Ces résultats indiquent que la technique de production des semences dans les champs semenciers de cacaoyer adoptée par le CNRA est fiable pour garantir les performances attendues de ces hybrides. Ce travail justifie la grande satisfaction exprimée par les producteurs de cacao concernant les performances des hybrides diffusés à travers les champs semenciers du CNRA.

Le troisième objectif de ce travail était d'évaluer l'effet du déficit hydrique sur les caractères agro-morphologiques des cacaoyers.

L'évaluation de l'effet de la zone de production sur les caractères agro-morphologiques des 15 familles d'hybrides de cacao dans les zones de Divo, Abengourou et Bouaflé a mis en lumière l'importance des facteurs hydriques et pédoclimatiques dans la performance agronomique des cacaoyers.

La zone de Divo, aux conditions hydriques favorables, a montré les meilleurs résultats. L'interaction significative entre les familles et les zones témoigne d'une forte influence de l'environnement sur les performances génétiques.

Les analyses multivariées ont permis de distinguer les familles F8 et F10 comme étant particulièrement stables et performantes, offrant ainsi, un fort potentiel pour des programmes de sélection en condition de stress hydrique.

Les corrélations entre les différents paramètres mettent en évidence des critères efficaces pour la sélection de génotypes adaptés au déficit hydrique.

Ces résultats incitent à adopter une approche intégrée dans les stratégies d'amélioration génétique du cacaoyer, combinant la sélection de génotypes tolérants et l'adaptation aux conditions environnementales, afin de garantir une production durable face aux changements climatiques.

Le quatrième objectif spécifique était de rechercher les QTLs de résistance à la sécheresse chez les cacaoyers résilients. Dans cette étude, 143 génotypes de cacaoyers issus de la population « ABENG » ont été évalués pour leur tolérance à la sécheresse à l'aide de 1 977 marqueurs SNPs. L'analyse en composantes principales (ACP) a confirmé une forte proximité génétique entre la population étudiée et le groupe Amelonado. Une corrélation phénotypique significative a été observée entre plusieurs caractères associés à la tolérance à la sécheresse, notamment la hauteur des plants (HT), le diamètre au collet (DC), le nombre de bourgeons floraux (NBF), la surface

foliaire (TLA), les teneurs en chlorophylle a et b (CHLA, CHLB), le rapport racine/surface foliaire (RRS), le taux de transpiration (TR) et le contenu relatif en eau (CRE).

La population initialement développée selon un schéma de croisement de type backcross (BC) ; correspond au groupe génétique des Amelonado.

L'analyse GWAS, conduite à l'aide du modèle BLINK dans GAPIT, a permis d'identifier un seul marqueur SNP significatif (Chr6_19584259) associé à la hauteur des plants, expliquant une part importante de la variance phénotypique (PVE = 45,83 %). En parallèle, l'approche Bayes C implémentée dans BGLR a révélé deux marqueurs supplémentaires sur le chromosome 1 (Chr1_6076960 et Chr1_11131810) associés à la hauteur et au diamètre au collet. De plus, les deux méthodes ont convergé vers l'identification d'une même région génomique sur le chromosome 6 (Chr6_19584259 et Chr6_19584295) associés à la hauteur des plantes

Les résultats obtenus ont mis en évidence l'importance de la hauteur des plantes comme potentiel indicateur de tolérance à la sécheresse, et ont souligné la pertinence de certaines régions génomiques, notamment sur les chromosomes 1 et 6. La comparaison des deux modèles statistiques montre que le choix de la méthode influence fortement la détection des QTLs : le modèle BLINK, plus strict, limite les faux positifs mais peut ne pas afficher des signaux, tandis que le modèle Bayes C, plus permissif, détecte un plus grand nombre de marqueurs, avec un risque accru de faux positifs.

Ces résultats constituent une base précieuse pour les futurs travaux de sélection assistée par marqueurs (MAS) visant à améliorer la résilience du cacaoyer face à la sécheresse. Néanmoins, des validations supplémentaires sur d'autres populations, avec une densité de marqueurs plus élevée et une diversité génétique accrue, seront nécessaires pour confirmer l'implication fonctionnelle des régions identifiées et affiner les stratégies de sélection.

Recommandations

À l'attention du Conseil Café-Cacao :

- La distribution des semences de cacaoyers résilients à la sécheresse devrait être réalisée en tenant compte des zones de plantation, en particulier dans les zones marginales à faible disponibilité en eau.

À l'attention de la communauté scientifique :

- Le caractère « hauteur du plant » devrait être considéré comme un critère pertinent pour l'évaluation des cacaoyers soumis au stress hydrique induit.
- Les marqueurs (QTLs) identifiés sur le chromosome 6, notamment Chr6_19584259 et Chr6_19584295, et associés à la hauteur du plant, pourraient être utilisés pour la sélection assistée par marqueurs de cacaoyers résistants à la sécheresse.

Perspectives

L'identification de marqueurs associés à la sécheresse chez le cacaoyer n'en est qu'à ses débuts. Ainsi, la mise en œuvre pratique des QTLs identifiés dans les programmes de sélection nécessitera une validation. Dans ce contexte :

- Il serait donc intéressant d'une part, de réaliser des études de cartographies sur une diversité génétique plus large, mobilisant par exemple plusieurs groupes génétiques, une population en ségrégation de type Back cross.
- d'autre part, il serait pertinent d'utiliser d'autres outils de cartographie d'association et de prédiction génomique pour valider les QTLs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adet L., Rozendaal D.M., Tapi A., Zuidema P.A., Vaast. P. & Anten N.P. (2024). Genotypic differences in water deficit effects on leaf and crown traits in mature field grown cocoa. *Scientia Horticulturae*, 325: 112-658.
- Adjei J.A., Aregu A. A., Yli-Halla M., Ahiabor B.D.K., Abaidoo R.C. & Lindstrom K. (2022). Phylogenetically diverse Bradyrhizobium genospecies nodulate Bambara groundnut (*Vigna subterranea* L, Verdc) and soybean (*Glycine max* L, Merrill) in the northern savanna zones of Ghana. *Microbiology Ecology*, 98: 1-17.
- Aka N., Bamba S.B., Soro G. & Soro N. (2013). Étude hydrochimique et microbiologique des nappes d'altérites sous climat tropicale humide : Cas du département d'Abengourou (Sud-est de la Côte d'ivoire). *Larhyss Journal*, 16 :31-52.
- Akaza J.M., Kouassi A.B., Akaffou D.S., Fouet O., N'guetta A.S.P. & Lanaud C. (2016). Mapping QTLs for Black pod (*Phytophthora palmivora*) resistance in three hybrid progenies of cocoa (*Theobroma cacao* L.) using SSR markers. *International Journal of Scientific and Research Publications*, 6(1) : 298-311.
- Algayer B., Panacherie P. & Lemaire J. (2020). Adapting the available water capacity indicator to forest soils: An example from the Haut-Languedoc (France). *Geoderma - The Global Journal of Soil Science*, 391 : 357-962.
- Alonso R. S., Sodr  G. A., & Silva D. C. (2024). Dickson quality index of cocoa genotypes under water deficit. *Forests*, 15: 1- 12.
- Alverson W. S, Whitlock B.A, & Nyffeler R. (1999). Phylogeny of the core Malvales: evidence from ndhF sequence data. *American Journal of Bototany*, 86(10) : 1474-1486.
- Ammitzboll H., Vaillancourt RE., Potts B M. Harrison PA., Brodribb T., Sussmilch FC., Freeman J S. (2019) Independent genetic control of drought resistance, recovery, and growth of *Eucalyptus globulus* seedlings. *Plant Cell Environ*, 43(1) : 103-115.
- Argout X., Droc G., Fouet O., Rouard M., Labadie K., Rhon  B., Loor G. R., & Lanaud C. (2023). Pangenomic exploration of *Theobroma cacao*: New Insights into Gene Content Diversity and Selection During Domestication. *bioRxiv: the preprint server for biology*, 30 p.
- Argout X., Martin G. & Droc G. (2017). The cacao Criollo genome v2, 0: an improved Version of the genome for genetic and functional genomic studies. *BMC Genomics*, 18(1) : 730–739
- Argout X., Sale J., Aury J.M., Gwiltinan M.J., Droc G., & Gouzy J. (2011). The genome of *Theobroma cacao*. *Nature Genetics*, 43 : 101-108.

- Asante P.A. (2023). Drivers of cocoa yield under current and future climates. These de Doctorat, Production Ecology and Resource Conservation, Wageningen university of research, Wageningen (Netherlands), 189 p.
- Assiri A. A., Kacou E. A., Assi F. A., Ekra K. S. Dji K. F., Couloud J. Y & Yapo A.R. (2012). Rentabilité économique des techniques de réhabilitation et de replantation des vieux vergers de cacaoyers (*Theobroma cacao* L.) en Côte d'Ivoire *Journal of Animal & Plant Sciences*, 14(2) : 1939-1951.
- Assiri A.A., Yoro G.R., Deheuvels O., Kebe B.I., Keli Z.J., Adiko A. & Assa A. (2009). Les caractéristiques agronomiques des vergers de cacaoyers (*Theobroma cacao* L.) en Côte d'Ivoire. *Journal of Animal & Plant Sciences*, 2(1) : 55-66.
- Ayres D.L., Darling A., Zwickl D.J., Beerli P., Holder M.T., Lewis P.O., Huelsenbeck J.P., Ronquist F., Swofford D.L., Cummings M.P., Rambaut A. & Suchard M. (2012). BEAGLE : An application Programming Interface and High-Performance Computing Library for Statistical Phylogenetics *System of Biology*, 61(1) : 170-173.
- Bae H., Kim S.H. & Kim M.S (2008) The drought response of *Theobroma cacao* (cacao) and the regulation of genes involved in polyamine biosynthesis by drought and other stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(2) : 174-188.
- Bae H., Sicher R.C. & Kim M.S. (2009). The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*. *Journal of Experimental Botany*, 60 : 3279-3296.
- Bartley.B.G.D. (2005). The Genetic Diversity of Cacao and Its Utilization. *Centre for Agricultural Bioscience International*, 28 : 1-13.
- Bataillon T.M., David J.L. & Schoen D.J. (1996). Neutral genetic markers and conservation genetics: simulated germplasm collections. *Genetics*, 144 : 409-447.
- Batley J. & Edwards D. (2007). SNP applications in plants. *Association mapping in plants*, 4 : 95-102.
- Bayer C. & Kubitzki K. (2003). Malvaceae. Fam. Genera Vasc. Plants Dicotyledons Malvales Capparales Non-Betalain Caryophyllales. *Springer*, Berlin, 6 : 225-311.
- BECEAO. (2014). Banque Centrale des Etats de l'Afrique de l'Ouest. Rapport annuelle, Dakar Sénégal, 177 p.
- Behzad N. (2013). Évaluation des fonctions de pédotransfert d'un sol hétérogène, milieu récepteur d'eau usée traitée, sur un site pilote dédié. Thèse de Doctorat Sciences de la Terre, science et technique de l'environnement, Université Paris-Est, Paris, France, 167 p.

- Bekele F.L., Bekele I., Butler D.R. & Bidaisee G.G. (2006). Patterns of morphological variation in a sample of cacao (*Theobroma cacao* L.) germplasm from the international cocoa Genebank, Trinidad. *Genetic Resources and Crops Evolution*, 53(5):933-948.
- Bekele F. L. & Phillips- Mora W. (2019). Switzerland Advances in Plant Breeding Strategies: Industrial and Food Crops. *Springer Nature*, 6 : 409-487.
- Bekele F. L., Motamayor J. C., Vanderhout R. & Argout X. (2022). Genome-wide association studies and genomic selection assays in cacao germplasm. *PLoS ONE*, 17 : 1-5.
- Belkhir K., Borsa P., Chikhi L, Raufaste N. & Bonhomme F. (2004). Genetix 4,05 sous Windows TM pour la génétique des populations, Science Open Laboratoire Genome, Populations, Interactions. Logiciel, Université Montpellier II, Montpellier, France, 43 p.
- Bernard A., Dirlwanger E., Delmas M., Lainé A-L., Porte C., Racofier D., Greil M-L., Gennetay D., Keller M & Chemineau P (2025) Genome-wide association study dissects the genetic architecture of progesterone content in Persian walnut leaves (*Juglans regia* L.). *Biologie moléculaire Genomics*, 26 : 1-11.
- Bernatsky R. & Tanksley S. (1986). Vers une carte de liaison saturée chez la tomate basée sur des isoenzymes et des séquences d'ADNc aléatoires. *Génétique*, 112 : 887-898.
- Bertolde F.Z., Almeida A.F., Pirovani C.P., Gomes F.P., Ahnert D., Baligar V.C. & Valle R.R. (2012). Physiological and biochemical responses of *Theobroma cacao* L. genotypes to flooding. *Photosynthetica*, 50(3) : 447-457.
- Besse J. (1977). La sélection générative du cacaoyer en Côte- d'ivoire : La sélection générative du cacaoyer en Côte- d'Ivoire : bilan et orientation des recherches en 1977. *5eme Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère*, 1 - 9 septembre 1975, Ibadan, Nigeria, pp 95-103.
- Bhavishya Bhat R., Apshara S.E., Pushpa T.N., Prasad D.S., Nayana H., Thube S.H., Pandian R.T. P & Ramesh S.V. (2024). Genotypic variation in flowering, fruit set, and cherelle wilt, and their relationship with leaf nutrient status in cocoa (*Theobroma cacao* L.) grown in humid tropics of India. *Innovations in Agriculture*, 7 : 1-5.
- Bond T.J. (2011). The Origins of Tea, Coffee and Cocoa as Beverages. Teas Cocoa Coffee. John Wiley & Sons, Ltd, London, Angleterre, 24 p.
- Bouyoucos G.J. (1927). The Hydrometer as a New Method for the Mechanical Analysis of Soils. *Soil Science*, 23: 343-353.

- Boyer J. (1970). Study of the main components of the microclimate of cocoa in Cameroon, Ecological importance of spatial and seasonal variations, *Coffee Cocoa Tea* , 15(4): 275-300.
- Brady N.C. & Weil R. (2002). The nature and properties of soils, 13th ed. Upper Saddle River : Pearson Education Inc, (New Jersey, USA), 960 p.
- Brasier C.M. & Griffin M.J. (1979). Taxonomy of *Phytophthora palmivora* on cocoa. *Transactions of the British Mycological Society*, 72: 111-143.
- Braudeau J. (1969). Techniques agricoles et productions tropicales, Maisonneuve & Larose, Paris, France, 402 p.
- Bray R. H. & Kurtz L. T. (1945). Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soil. *Soil Science*, 59 : 39-45.
- Brown J., Pirrung M. & McCue L. A. (2017). FQCD ashboard : integrates FastQC results into a web-based interactive and extensible FASTQ quality control tool. *Bioinformatics*, Oxford, England, 33(19) : 3137-3139.
- Bruand A., Pérez Fernández P., Duval O., Quéting P., Nicoullaud B., Gaillard H., Raison L., Pessaud J.F. & Prud. H. L. (2002). Estimation des propriétés de rétention en eau des sols: Utilisation de classes de pédotransfert après stratification texturale et texturo-structurale. *Étude et Gestion des Sols*, 2 : 105-126.
- Caetano A. G., Bassam B.J & Gresshoff P.M. (1991). DNA amplification fingerprinting using very short arbitrary oligonucleotide primers. *Bio-technology*, 9 : 553-557.
- Carvalho M.R., Lopes U.V., Oliveira B.S., Novaes S.D & Valle M. R.R (2025). Paramètres génétiques de tolérance à la sécheresse dans le matériel génétique du cacaoyer dans des conditions de champ et de serre. *Euphytica*, 28: 178-187.
- Cheesman E.E. (1944). Notes on the nomenclature, classification and possible relationships of Cacao populations. *Tropical Agriculture*, 21 : 144-159.
- Cilas C. & Bastide P. (2020). Challenges to cocoa production in the face of climate change and the spread of pests and diseases. *Agronomy*, 10(9) : 12-32.
- Cilas C., Berry D., Paulin D., N'Goran J.A.K. & Djiekpor E.K. (1999). La résistance à la pourriture brune des cabosses au Cameroun, en Côte d'Ivoire et au Togo, Bilan d'évaluation au champ. *Conférence internationale sur la recherche cacaoyère*, 17-23 Novembre 1996, Salvador de Bahia, Brésil, pp 367-373.
- Collins N.C., Tardieu F. & Tuberosa R. (2008). Quantitative Trait Loci and Crop Performance under Abiotic Stress: Where Do We Stand. *Plant Physiology*, (147)2 : 469-486.
- Colonges K. (2021). Contribution à l'étude des déterminants génétiques et biochimiques

- des arômes des cacaos fins d'Equateur : Le Nacional, de la diversité aromatique de sa population d'origine jusqu'à sa domestication récente. Thèse de Doctorat, Sciences agricoles, Université Montpellier, Montpellier, France, 226 p.
- Cope F.W. (1962). The mechanism of pollen incompatibility in *Theobroma cacao*. *Heredity* 17(2) : 157-182.
- Cousin I., Nicoullaud. B. & Coutadeur C. (2003). Influence of rock fragments on the water
- Cui Z., Lui Z.Z. & Luo G.L. (2020). Development of Automatic Colony Counter Based on Artificial Intelligence. *China Fiber Inspection*, 12 : 66-69.
- Danecek P., Auton A., Abecasis G., Albers C. A, Banks E., DePristo M. A., Handsaker R. E., Lunter G., Marth G. T., Sherry S. T., McVean G. & Durbin R. (2011). 1000 Genomes Project Analysis Group The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, Oxford, England, 27(15) : 2156-2158.
- Danilo E.B., Lambert A.M., Martha S.C., Amrita M. & Manuel O. (2022). Genetic diversity and population structure of fine aroma cacao (*Theobroma cacao* L.) from north Peru revealed by single nucleotide polymorphism (SNP) markers. *Molecular genetics and genomics*, 297(1) : 169-182.
- Dante R. A., Larkins B. A. & Sabelli P. A. (2014). Cell cycle control and seed development. *Frontier in plant science*, 5 : 1-12.
- Daymond A J. & Hadley P. (2008). Differential effects of temperature on fruit development and bean quality of contrasting genotypes of cacao (*Theobroma cacao*). *Annals of Applied Biology*, 153 :175-185.
- Daymond A.J., Prawoto A., Abdoellah S., Susilo A.W., Cryer N.C., Lahive F. & Hadley P. (2020). Variation in Indonesian cocoa farm productivity in relation to management, environmental and edaphic factors. *Journal of Experimental Agriculture International*, 56(5) : 738-751.
- Delaunoy A. (2006). Guide simplifié pour la description des sols. Chambre d'Agriculture, 37p.
- Desmarais E., Lanneluc I. & Lagnel J. (1998). Amplification directe des polymorphismes de longueur (DALP), ou comment obtenir et caractériser de nouveaux marqueurs génétiques chez de nombreuses espèces. *Acides nucléiques Research*, 26 : 1458-1465.
- Dibi K. P. A. & Mian K. A. (2016). Analyse agroclimatique de la zone cacaoyère en Côte d'Ivoire. *Revue de Géographie de l'Université Ouaga I Pr Joseph KI-ZERBO*, 1 : 1-52.

- Dörfliger N. & Gascuel C. (2014). Le sol et l'eau, un couple : Connaître et gérer les sols pour préserver l'eau. *Géosciences*, (18) : 24-31.
- Durand J.L. (2007). Les effets du déficit hydrique sur la plante : aspects physiologiques, Fourrages. *Scientific Research*, 190 : 181-195.
- Earl D.A. & Von Holdt B.M. (2012). Structure harvester: A website and program for visualizing structure output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, (4) : 359-361.
- Eckardt N.A. (2000). Sequencing the Rice Genome. *Plant Cell*, 12: 2011-2017.
- Elshire R., Glaubitz J., Sun Q., Poland J., Kawamoto K., Buckler E. & Mitchell S. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species, *PLoS ONE*, 6(5) : 1- 6.
- EPNAC. (2013). Evaluation des Procédés Nouveaux d'Assainissement des petites et moyennes Collectivités. *Journées Techniques EPNAC*, 23-24 septembre 2013, pp 1- 32.
- Evanno G., Regnaut S. & Goudet J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: A simulation study. *Molecular Ecology* 14 : 2611-2620.
- Evans H.C. (1978). Witches' broom disease of cocoa (*Crinipellis perniciososa*) in Ecuador. *Annals of Applied Biology*, 89 : 185-192.
- FAO (2021). World Food and Agriculture, Statistical Yearbook, Rome (Italie), 368 p.
- Flament M.H., Kébé I. & Clément D. (2001). Genetic mapping of resistance factors to *Phytophthora palmivora* in cocoa. *Tree Genet Genome*, 44(1) : 79-85.
- Fouet O., Allegre M. & Argout X. (2011). Structural characterization and mapping of functional EST-SSR markers in *Theobroma cacao*. *Tree Genet Genomes*, 7(4) : 799-817.
- Freitas, L. S., Santos, J. A., & Oliveira, M. P. (2025). Elite cacao clonal cultivars with diverse genetic structure: implications for productivity and sustainability. *International Journal of Molecular Sciences*, 26(7) : 33-86.
- Frichot E. & François O. (2015). LEA: an R package for landscape and ecological association studies. *Methods Ecology*, (6) : 925-929.
- Gallais A. (2013). Chapitre 5 : Cartographie génétique et sélection assistée par marqueurs. Domest. À Transgénése Evol. Outils Pour Amélioration Plantes. *Edition Quae*. Versailles Cedex, France, pp 113-128.
- Gallais A. (2015). Livre, Comprendre l'amélioration des plantes. Enjeux, méthodes, objectifs et critères de sélection. *édition Quae*. Versailles Cedex, France, 52 p.

- Gallais A. (2018). Livre, Histoire de la génétique et de l'amélioration des plantes. *Edition Quae*. Versailles Cedex, France, 320 p.
- Gateau-Rey L., Tanner E.V.J., Rapidel B., Marelli J.P. & Royraert S. (2018). Climate change could threaten cocoa production: Effects of 2015-16 El Niño-related drought on cocoa agroforests in Bahia, Brazil. *PLoS ONE*, 13(7) : 1-13.
- GEPPA (Groupe d'étude des problèmes de pédologie appliquée). (1981). Synthèse des travaux de la commission de cartographie 1970-1981.
- GIEC (Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat) (2001), Bilan 2001 des changements climatiques : rapport de synthèse, Genève, France, 12 p.
- Godelle B, Austerlitz F, Brachet S, Colas B, Cuguen J, Gandon S, Gouyon H-P, Lefranc M, Isabelle Olivieri I, Reboud X & Vitalis R. (1998). Système génétique, polymorphisme neutre et sélectionné : implications en biologie de la conservation. *Genetics Selection Evolution*, 30 : 15-28.
- Gopaulchan D., Motilal L.A., Kalloo R.K., Mahabir A., Moses M. & Joseph F. (2020). Genetic diversity and ancestry of cacao (*Theobroma cacao* L.) in Dominica revealed by single nucleotide polymorphism markers. *Plant Genome*, 63 : 583-595.
- Griffith G.W. & Hedger J.N. (1993). The breeding biology of biotypes of the witches' broom pathogen of cocoa, *Crinipellis pernicioso*. *Heredity*, 72 : 278-289.
- Groenendyk D.G., Ferré T.P., Thorp K.R. & Rice A.K. (2015). Hydrologic-Process-Based Soil Texture Classifications for Improved Visualization of Landscape Function. *PLoS One*, 10(6): 1-17.
- Guiraud B. S. H. B., TAHI G. M., TREBISSOU, I. C., Coulibaly K., N'GUESSAN W. P., N'GUESSAN K. F. & ZORO B. I. (2023). Genetic diversity and identification of cocoa swollen shoot virus detected in tolerant cocoa trees (*Theobroma cacao* L.) in west and central west department of Côte d'Ivoire. *Research square*, 12: 1-17.
- Guiraud B.S. H.B., Tahi. G. M., N'Guessan W. P., Trébissou I.C., Coulibaly K. & Assi E.M. (2025). Évaluation des performances agro-morphologiques de clones de cacaoyers (*Theobroma cacao* L.) potentiellement haut producteurs et résistants au champ à la pourriture brune des cabosses en Côte d'Ivoire. *Journal of Applied Biosciences* , 201: 21275 – 21287.
- Guiraud B.S., Tahi G.M., Pokou D., Pokou D., Trebissou I.C., Coulibaly K., N'Guessan W.P., Minakou O.S., Assi E.M., Gogbe F., Kotaix A.J., Kouamé Norbert. & Kouamé F. (2025). Génotypage des cacaoyers (*Theobroma cacao* L.) issus des premier et

- deuxième cycle du Programme de Sélection Récurrente et Réciproque en Côte d'Ivoire. *Plante Molecular and Biology reporter*. 12 : 1- 17.
- Guo L., SHEN J., Zhang C., Guo Q., Liang H. & Hou X. (2022). Characterization and bioinformatics analysis of ptc-miR396g-5p in response to drought stress of *Paeonia ostii*. *Non-coding RNA Research*, 7(3) :150-158.
- Gurgul A., Semik S. & Pawlina K. (2014). «The application of genome-wide SNP genotyping methods in studies on livestock genomes». *Journal Applied Genetique*, 55 : 197-208.
- Guy M. K & Tia. L. (2021). Prévion de l'impact de la sécheresse climatique sur l'aire géographique du cacaoyer en Côte d'Ivoire. *Revue Interdisciplinaire Resol-Tropique*, 1(2) : 1-18.
- Haghnazari F., Shahgholi H. & Feizi M. (2015). Factors affecting the infiltration of agricultural soils: review, *International Journal of Agronomy and Agricultural Research (IJAAR)*, (6)5 : 21-35.
- Herten K., Hestand M. S., Vermeesch J. R & Van Houdt J.K.J. (2015). GBSX: à toolkit for experimental design and démultiplexage génotypage by Sequencing experiments. *Bioinformatics*, 73 : 1-12.
- Huang M., Liu X., Zhou Y., Summers R. M. & Zhang Z. (2019). BLINK : Un package pour le prochain niveau d'études d'association à l'échelle du génome avec des individus et des marqueurs par millions. *Gigascience*, 8(2) : 1-12.
- ICCO. (2023). International Cocoa Organization, Quarterly Bulletin of Cocoa Statistics, Volume XLIX, No, 4 Cocoa Year 2022/23. Abidjan, Côte d'Ivoire, 1 p. Consulté le 9 mars 2023.
- ICCO. (2025). International Cocoa Organization, Quarterly Bulletin of Cocoa Statistics, Volume XLIX, Cocoa Year 2023/24. Abidjan, Côte d'Ivoire, 2 p. Consulté le 12 Novembre 2024.
- Iquira E. (2014). « Caractérisation de ressources génétiques conférant une résistance partielle à la sclérotiniose chez le soja ». Thèse de doctorat, Biologie végétale, Université de Laval, Québec, Canada, 201 p.
- Jadin P. (1992). Etude de la fertilisation minérale des cacaoyers en Côte-d'Ivoire à partir du diagnostic sol ». *Café Cacao Thé*, 3 : 204-218.
- Jaime A., Osorio G., Jhon B.C., Roberto A.C., Yeny P.Z., Constanza Q., Gerardo G.S & Roxana Y. (2017). Colombia a Source of Cacao Genetic Diversity As Revealed

- by the Population Structure Analysis of Germplasm Bank of *Theobroma cacao* L. *Frontiers in plant science*, 8 : 1-21.
- Ji K., Zhang D. & Motilal L.A. (2013). Genetic diversity and parentage in farmer varieties of cacao (*Theobroma cacao* L.) from Honduras and Nicaragua as revealed by single nucleotide polymorphism (SNP) markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 60(2) : 441-453.
- Kassin K., E., Doffangui k., Kouame B., Gballou Y.R. & Assiri A. (2009). « Variabilité pluviométrique et perspective de réplantation cacaoyère dans le centre-ouest de la Côte d'Ivoire ». *Journal of Applied Biosciences*, 1(12) : 633-641.
- Kim S. & Misra A. (2007). SNP Genotyping: Technologies and Biomedical Applications, *Annual Review of Biomedical Engineering*, 9(1) : 289-320.
- Kissou R., Traoré E., Gnankambary Z., Nacro H.B. & Sédogo M.P. (2014). Connaissance endogène de la classification et de la fertilité des sols en zone Sud-Soudanienne du Burkina Faso. *Institut des sciences de l'environnement*, 14(1) : 1-17.
- Kjeldahl (2000). Caractérisation des boues et détermination de l'azote Kjeldahl. *Institut scientifique des services de public*, 1 : 1- 13 p.
- Knight R. & Rogers H. (1955). Incompatibility in *Theobroma cacao*. *Heredity* 9 : 69-77
- Koech R. K., Malebe P., Nyarukowa C., Mose R., Kamunya S M. & Apostolides Z. (2018). Identification of novel QTL for black tea quality traits and drought tolerance in tea plants (*Camellia sinensis*). *Tree Genetic & Genomes*, 9(29) : 1-15.
- Koffi E.Z., Thiémélé D.E.F., Daramcoum W.A.M.P., Yao S.D.M., Konan K.J., Sié R.S. & Diarrassouba N. (2022). Évaluation de la diversité moléculaire de quelques descendances hybrides F1 NJM x GVT de cocotier (*Cocos nucifera* L) en Côte d'Ivoire à l'aide de marqueurs microsatellites. *International Journal of Innovation and Applied Studies*, (36)1 : 54-66.
- Koko L.K. (2008). Influence des caractères morpho-pédologiques et chimiques des sols sur la dégradation précoce des cacaoyers dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. Thèse de Doctorat en Pédologie, Université de Cocody- Abidjan, Côte d'Ivoire, 148 p.
- Koko L.K. (2014). Teractiv cacao as a new fertilizer based reactive phosphate rock for cocoa productivity in Côte d'Ivoire: A participatory approach to update fertilization recommendation. *Procedia Engineering*, 83 : 348-353.
- Colonges K. (2021). Contribution à l'étude des déterminants génétiques et biochimiques des arômes des cacaos fins d'Equateur: Le Nacional, de la diversité aromatique de sa

- population d'origine jusqu'à sa domestication récente, Sciences agricoles, Université Montpellier.142 :169-196.
- Konieczny A. & Ausubel F.M. (1993). A procedure for mapping Arabidopsis mutations using co-dominant ecotype-specific PCR-based markers. *cell and molecular biology*, 4(2) : 403-410.
- Korte A. & Ashley F. (2013). «The advantages and limitations of trait analysis with GWAS. *Plant Methods*, 9 : 1-29.
- Kotaix J. A., Assi M. E. G., Kouamé N.N., Coulibaly K., N'guessan W. P., Kouadio K. H., Koffi K. S., Gogbe D. B. F., N'guessan A. Y., Kassin K. E., Kone B., Koko L. A., N'Douba M.E. & Tahi G. M. (2024). Effets d'un amendement phosphaté combiné à l'engrais minéral NPK sur les paramètres chimiques du sol et de rendement du cacaoyer au Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. *Journal of Animal & Plant Sciences*, (59)3 : 10946 -10955.
- Kouakou Y.K.N., Yao G. F., Baka D., Gala-Bi T. J., Kouadio K.G. & Yao K. A. (2021). Détermination de quelques caractères hydrodynamiques de la couverture pédologique d'un versant à végétation de savane arborée dans la localité de brobo au centre de la Côte D'ivoire. *International Journal of Current Research*, 13(10) : 19348-19354.
- Kouamé T.S. (2025). Etude des mécanismes physiologiques, biochimiques et génétiques de la résistance au déficit hydrique de familles d'hybrides de cacaoyers (*Theobroma cacao* L) en cours de sélection en Côte d'Ivoire. Thèse de Doctorat, Génétique et amélioration des plantes, Université Jean Lorougnon Guédé, Daloa (Côte d'Ivoire), 205 p.
- Kouamé S. T., Tahi M. G., Sékou. A., Cilas C. & Akaffou S. D. (2021). Évaluation de nouveaux hybrides très productifs de cacaoyers dans les zones de cultures marginales en Côte d'Ivoire. *Sciences Agronomiques*, 12 : 1508-1526.
- Kramer P.J. & Boyer J.S. (1995). Water relations of plants and soils. Academic press, san diego, CA, Etats Unis, 32 p.
- Lachenaud P. (1991). Facteurs de la fructification chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) : influence sur le nombre de graines par fruit. Thèse de doctorat, Sciences végétales, Institut national agronomique, Paris, 192 p.
- Lachenaud P., Eskes A., NGoran J.A.K., Clement D., Kebe I., Tahi M. & Cilas C. (2001). Premier cycle de selection recurrente en Cote d'Ivoire et choix desgeniteurs du second cycle, In : *13 eme Conference International sur la recherche cacaoyere*, 12-14 septembèuère 2001, Kota Kinab alu, Malaisie. 14 p.

- Läderach P., Martinez-Valle A., Schroth G., & Castro N. (2013). Prédire l'aptitude climatique future pour la culture du cacao des principaux pays producteurs mondiaux, le Ghana et la Côte d'Ivoire. *Climatic Change*, 119 : 841-854.
- Lahive F., Hadley P. & Daymond. A.J. (2019). Les réponses physiologiques du cacao à l'environnement et les implications pour la résilience au changement climatique. *Agronomy for Sustainable Development*. 39 : 1-27.
- Lanaud C., Boulton E., Clapperton J., N'Goran J., Cros E., Chapelin M. & Petithuguenin P. (2003). Identification of QTLs related to fat content, seed size and sensorial traits in *Theobroma cacao* L. *14th International Cocoa Reseach Conference*, 10-13 septembre 2003, Accra (Ghana), pp 10 - 18.
- Lanaud C., Fouet O. & Clément D. (2009). A meta-QTL analysis of disease resistance traits of *Theobroma cacao* L. *Molecular Breeding*, 24(4): 361-374
- Lanaud C., Fouet O. & Legavre T. (2017). Deciphering the *Theobroma cacao* self incompatibility system: from genomics to diagnostic markers for self-compatibility. *Journal of Experimental Botany*, 68(17) : 4775-4790.
- Laurent V., Risterucci A.M. & Lanaud C. (1994). Genetic diversity in cocoa revealed by cDNA probes. *Theoretical and Applied Genetics*, 88(2) : 193-198.
- Lawson J.D. Van Dorp L. & Falush D. (2018). A tutorial on how not to over-interpret structure and admixture bar plots. *Nature Communications*, 9(32) : 1-11.
- Li Y., Zhang D., Motilal L.A., Lachenaud P., Mischke S. & Meinhardt L.W (2021). Traditional varieties of cacao (*Theobroma cacao*) in Madagascar: their origin and dispersal revealed by SNP markers. *Beverage Plant Research*, (4)1 : 1-7.
- Lichtenthaler H. & Buschmann C. (2005). Chlorophylls and carotenoids: Measurements and characterization by UV-Vis spectroscopy. Food analytical chemistry: pigments, Colorants. In book : current Protocols in food analytical chemistry, John Wiley (New York), pp 171-178.
- Lippman Z. B., & Zamir D. (2007). Heterosis: Revisiting the magic. *Trends in Genetics*, 23(2) : 60–66.
- Litt M. & Luty J.A. (1986). Microsatellite hypervariable révélé par amplification in vitro d'une répétition dinucléotidique dans le gène de l'actine du muscle cardiaque. *American Journal of Human Genetics*, 44 : 397-401.
- Liu Z., Yang N., Yan Y., Li G., Liu A. & Wu G. (2019). Genome-wide association analysis of Egg production performance in chickens across the whole laying period. *Biology molecular and Genetic*, 20(1) : 1-67 p.

- Loor S.R.G., Lachenaud P., Fouet O., Argout X., Peña G., Macias J.C., Puyutaxi F.M.A., Valdez F., Hurtado J. & Lanaud C. (2015) Rescue of cacao genetic resources related to the national variety: surveys in the Ecuadorian Amazon. *Espamciencia*, 6 : 7-15
- Loor S R.G., Fouet O. & Lemainque A (2013). Correction: insight into the wild origin. migration and domestication history of the Fine Flavor Nacional *Theobroma cacao* L. variety from Ecuador. *PLoS One*, 7(11) : 1- 8 p.
- Lv L, Chen X, Li H, Huang J, Liu Y and Zhao A (2022) Different adaptive patterns of wheat with different drought tolerance under drought stresses and rehydration revealed by integrated metabolomic and transcriptomic analysis. *Frontier Plant Science*, 8(2) : 1046-1056.
- M'Bo K. A. A. (2015). Adaptation des cacaoyers *Theobroma cacao* L. (malvaceae) a la secheresse : etude des parametres morphologiques, physiologiques, biochimiques et des marqueurs moléculaires de la tolerance. These de Doctorat, Université Félix Houphouët Boigny, Abidjan (Côte d'Ivoire), 239 p.
- Marcano M., Morales S. & Hoyer M.T. (2009). A genomewide admixture mapping study for yield factors and morphological traits in a cultivated cocoa (*Theobroma cacao* L.) population. *Tree Genetic Genome*, 5(2): 329-337.
- Martin M. (2011). Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *Bioinformatics*, 17(1): 1-3.
- Mendel G. (1866). Experiments in plant hybridization. *Verhandlungen des naturforschenden Vereins in Brünn*, 4: 3 - 47.
- Meksem K. & Kahl G. (2005). The Handbook of Plant Genome Mapping: Genetic and Physical Mapping. 1st Edition, Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim, Germany, 60 p.
- Moser G., Leuschner C. & Hertel D. (2010). Réponse des cacaoyers (*Theobroma cacao*) à une période de dessiccation de 13 mois à Sulawesi en Indonésie. *Agroforest System*, 79 : 171-187.
- Mossu G. (1990). Le cacaoyer. Editeurs Lienhart & Cie. Aubenas d'Ardèche. ACCT CTCAR. Montpellier, France. 159 p.
- Motamayor J.C., Lachenaud P., da Silva E., Mota J.W., Loor R., Kuhn D.N., Brown J.S. & Schnell R.J. (2008). Geographic and genetic population differentiation of the Amazonian chocolate tree (*Theobroma cacao* L). *PLoS One*, 3(10) : 31 p.
- Motamayor J. C., Mockaitis K., Schmutz J., Haiminen N., Livingstone D., Cornejo O., Findley S. D., Zheng P., Utro F., Royaert S., Saski C., Jenkins J., Podicheti R., Zhao M.,

- Scheffler B. E., Stack J. C., Feltus F. A., Mustiga G. M., Amores F., Phillips, W. & Kuhn, D. N. (2013). The genome sequence of the most widely cultivated cacao type and its use to identify candidate genes regulating pod color. *Genome biology*, 14(6) : 1-13.
- Motilal L.A., Zhang D. & Mischke S. (2016). Association mapping of seed and disease resistance traits in *Theobroma cacao* L. *Planta*, 244(6) : 1265-1276.
- Moulick D., Choudhury S., Brestic M. & Hossain A. (2024). The impact of abiotic stresses on agriculture: mitigation through climate smart strategies. *Frontier Plant Science*, 15:139-1051.
- Mustiga G.M., Morrissey J., Stack J.C., DuVal A., Royaert S., Jansen J., Bizzotto C., Villela Dias C., Mei L. & Cahoon E.B. (2019). Identification of Climate and Genetic Factors That Control Fat Content and Fatty Acid Composition of *Theobroma cacao* L. Beans. *Frontiers in plant science*, 10 : 1-20.
- Nei M. (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89 : 583-590.
- Nelder J.A. & Wedderburn R.W.M. (1972). Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society*, 20 : 135-370.
- N'Goran J.A., Laurent V., Risterucci A.M. & Lanaud C. (1994). Comparative genetic diversity studies of *Theobroma cacao* L. using RFLP and RAPD markers. *Heredity*, 73(6) : 589-597.
- Nsanzimfura T. (2015). Etude de la densité apparente et de la porosité du sol dans le dispositif expérimental crop-news de kamboinse (Burkina Faso). Mémoire de master en Ingénierie de l'Eau et de l'environnement. Institut International d'Ingénierie de l'Eau et de l'Environnement, Ouagadougou, Burkina Faso, 74 p.
- Ofori A., Padi. F. K., Acheampong. K. & Lowor. S. (2015). Genetic variation and relationship of traits related to drought tolerance in cocoa (*Theobroma cacao* L.) under shade and no-shade conditions in Ghana. *Euphytica*, 201 : 411-421.
- Olivier M. (2005). Le test Invader pour le génotypage SNP. *Mutation Research*, (573) : 103-110.
- Ollat C & Combeau A. (1960). Méthodes de détermination de la capacité d'échange et du Ph d'un sol et relations entre le complexe absorbant et le pH. *African soils*, 3 : 343-380.
- Orazaly M. P., Chen B., Zhang L., Palacios F. & Zeng A. (2018). « Dans différents environnements est également cruciale ». *Journal of Crop Improvement*, 32(1) : 71-89.

- Osorio Zambrano M. A., Castillo D. A., Rodríguez Pérez L. & Terán W. (2021). Cacao (*Theobroma cacao* L.) response to water stress: Physiological characterization and antioxidant gene expression profiling in commercial clones. *Frontiers in Plant Science*, 12 : 700-855
- Ouattara T. V., Kassin K. E., Koko L. J., Tahy G. N., Assi M. E., Amari G., Dick E. & Camara M. (2017). Effets de la fertilisation organo-phosphatée sur la biodisponibilité du phosphore, la teneur en aluminium et le pH des sols sous cacaoyers dans la région de Divo en Côte d'Ivoire". *Journal of Applied Biosciences*, 118 : 11754-11767.
- Ouédraogo M., Maquet M. & Baudoin J.P (2005). Etude comparative de la diversité et de la structure génétique de populations sauvages de *Phaseolus lanatus* L. à l'aide des marqueurs enzymatiques et microsatellites. *Journal of Applied Biosciences*, 43 : 2947-2957
- Padi F.K., Ofori A., Takrama J., Djan E. & Opoku S.Y. (2015). The impact of SNP fingerprinting and parentage analysis on the effectiveness of variety recommendations in cacao. *Tree Genetics & Genomes*, 11(3) : 1-4.
- Paran. I. & Michelmore. R.W. (1993). Développement de marqueurs fiables basés sur la PCR liés aux gènes de résistance au mildiou chez la laitue. *Theoretical and Applied Genetics*, 85 : 985-993.
- Paulin D., Ducamp. M. & Lachenaud. P. (2006). Evaluation des cacaoyers spontanés de Guyane française pour leur résistance à *Phytophthora megakarya*. In: *Proceedings of the 15th International Conference on Cocoa Research*, 9 -14 Octobre 2006, San Jose, Costa Rica, pp 41-47.
- Peakall R. & Smouse P. (2012). GenAlEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics*, 28 : 2537-2539.
- Perea C., De La Hoz J. F., Cruz D. F., Lobaton J. D., Izquierdo P., Quintero J. C. & Duitama J. (2016). Bioinformatic analysis of genotype by sequencing (GBS) data with NGSEP. *Biology Molecular and Genomics*, 17(5) : 539-551.
- Pérez. M. (2014). Interprétation et modélisation numérique d'essais oedométriques et de perméabilité à niveau variable réalisés sur des argiles Champlain. These de Doctorat, Polytechnique de Montréal, Québec (Canada), 196 p.
- Pérez P. & De Los Campos G (2014). BGLR : Bayesian generalized regression R package, version 1.0. R package version 10. *Genetics*, 198(2) : 483-495.
- Phillips-Mora W. &Wilkinson M.J. (2007). Frosty pod of cacao: a disease with a limited geographic range but unlimited potential for damage. *Phytopathology*, 97 : 1644-1647.

- Pokou N. D., N’Goran J. A. K., Lachenaud P., Eskes A. B., Motamayor J. C., Schnell R., Kolesnikova-Allen M., Clément D. & Sangaré A. (2009). Recurrent selection of cocoa populations in Côte d’Ivoire: comparative genetic diversity between the first and second cycles. *Plant Breeding*, 128 : 514-520.
- Porras-Hurtado L., Ruiz Y., Santos C., Phillips C., Carracedo Á. & Lareu M.V. (2013). An overview of STRUCTURE: applications. parameter settings. and supporting software. *Frontiers in Genetics*, 4(98) : 1-13.
- Quainoo A.K., Wetten A.C. & Allainguillaume J. (2008). Transmission of cocoa swollen shoot virus by seeds. *Virology Methods*, 150 : 45-49.
- Quentin S. (2020). Cartographie numérique du réservoir utile des sols à partir de données pédologiques anciennes. Application à la plaine littorale Languedocienne. Thèse de Doctorat, Science des sols, Université de Montpellier, Montpellier, France, 242 p.
- R Core Team. (2023). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. *Scientific Research*, 4(13) : 1-5.
- Rafalski A. (2002). Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Current opinion in plant biology*, 5(2) : 94-100.
- Risterucci A.M., Grivet L., N’Goran J.A.K., Pieretti I., Flament M.H. & Lanaud C. (2000). A high-density linkage map of *Theobroma cacao* L. *Theoretical and Applied Genetics*, 101 : 948-955.
- Ronning C.M. & Schnell R.J. (1994). Allozyme diversity in a germplasm collection of *Theobroma cacao* L. *Heredity*, 85(4) : 291-295.
- Royaert S., Jansen J. & Viana da Silva D. (2016). Identification of candidate genes involved in witches’ broom disease resistance in a segregating mapping population of *Theobroma cacao* L. in Brazil. *Biology molecular and Genome*, 17 : 97-107.
- Royaert S., Phillips-Mora W. & Leal A M. (2011). Identification of marker-trait associations for self-compatibility in a segregating mapping population of *Theobroma cacao* L. *Tree Genetic Genom*, 7(6): 1159-1168.
- Sala D. P. (2021). Importance des composantes de la sécheresse sur la productivité de *Theobroma cacao* et moyens d'améliorer la capacité de prévision saisonnière de l'industrie. Thèse de Doctorat, Agronomie, Université de Montpellier, Montpellier, France, 166 p.
- Sale. A. J. M. (1970). Growth. flowering and fruiting of cacao under controlled soil moisture conditions. *Journal of Horticultural Science*, 45 : 99-118.

- Sale A. J. M., Gould G. W. & Hamilton W. A. (1970). Inactivation des spores bactériennes par pression hydrostatique. *Microbiology society*, 60(3) : 1-20.
- Salimath S.S., De Oliveira A.C., Bennetzen J. & Godwin I.D. (1995). Évaluation de l'origine génomique et de la diversité génétique dans le genre *Eleusine* avec des marqueurs d'ADN. *Génome*, 38 : 757-763.
- Santoni S., Faivre-Rampant P., Prado E. & Prat D. (2000). Marqueurs moléculaires pour l'analyse des ressources génétiques et l'amélioration des plantes. *Cahiers Agricultures*, 9 : 311-327.
- Santos I.C., Almeida A. A., Anherth D., Da Conceicao A.S., Pirovani C.P. & Pires J.L. (2014). Molecular, physiological and biochemical responses of *Theobroma cacao* L. genotypes to soil water deficit. *PLoS One*, 9(12) : 1-31.
- Santos-Filho L.P. & Midlej R. R. (2017). Méthode d'estimation de la production de cacao au cours de l'année civile dans la région cacaoyère de Bahia. Brésil. *Agrotrópica*, (28)3 : 247-252.
- Santoso S. (2017). Statistik Multivariat dengan SPSS. Ebook, Anggota (Jakarta), 84 p.
- Schroth G., Läderach P., Martinez V., Armando B.C. & Jassogne L. (2016). "Replication Data for: Vulnerability to climate change of cocoa in West Africa: Patterns, opportunities and limits to adaptation". *The Science of the total environment*, 556 : 231-241.
- Schwendenmann U., Veldkamp E., Moser G., Hölscher D., Köhler M., Clough Y., Anas I., Djajakirana G., Erasmi S., Hertel D., Leitner D., Leuschner C., Michalzik B., Propastine P., Tjoa A., Tschardt T. & Van Straaten O. (2010). Effets d'une sécheresse expérimentale sur le fonctionnement d'un système agroforestier de cacao. Sulawesi. Indonésie. *Global Change Biology*, 16 : 1515-1530.
- Shull G. H. (1908). The composition of a field of maize. *Journal of Heredity*, 4 : 296-301.
- Snoeck D., Koko L., Joffre J., Bastide P. & Jagoret P. (2016). Cacao nutrition and fertilization: Relevant agronomic basics and fertilizer issues. *Springer International Publishing*, 19 : 155-202.
- Soussana J.F. (2013). S'adapter au changement climatique Agriculture, écosystèmes et territoires, édition Quae, Versailles Cedex, France, 284 p.
- Sukha D.A., Butler D.R., Umaharan P. & Boulton E. (2008). The use of an optimised organoleptic assessment protocol to describe and quantify different flavour attributes of cocoa liquors

- made from Ghana and Trinitario beans. *Europe Food Research Technology*, 226 : 405-413.
- Sultan B. & Gaetani M. (2016). Agriculture in West Africa in the Twenty-First Century: Climate Change and Impacts Scenarios. and Potential for Adaptation. *Frontiers in plant science*, 30 : 1-7.
- Susilo A.W. (2011). Analysis for yield stability of the promising cocoa hybrids at diverse agroclimatic conditions. *Café cacao Thé*, 27(3) :168-180.
- Tahi G. M., Guiraud B. S., Kassin K. E., Kouame. B., Ehounou J., Kouadio H. (2019). Une approche intégrée pour améliorer l'efficacité et la résilience des cacaoyers au changement climatique par une meilleure utilisation des ressources génétiques du cacao en Côte d'Ivoire. Rapport technique de fin de projet CNRA, Abidjan, Côte d'Ivoire, 120 p.
- Tahi G.M., Lachenaud P., N'Goran J A.K. & Eskes A. (2012). Comportement et utilité des géniteurs Guyanais dans le programme d'amélioration génétique du cacaoyer en Côte d'Ivoire. In : *17th Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère*. 15-20 Octobre 2012, Yaounde, Cameroun, pp 1-11.
- Tahi G.M., Lachenaud P., N'Goran J., Kebe A.K., Paulin D., N'Guessan K.F., Cilas C. & Eskes A. (2010). Second cycle of recurrent selection of cocoa (*Theobroma cacao* L.) in Côte d'Ivoire: Mid-term review and proposals for varietal releases. *16th International Cocoa Research Conference*, 13-17 Novembre 2017, Lima, Pérou, pp 1-12.
- Tahi G.M., Trebissou I.C., Guiraud S.B., Ribeyre F., Lachenaud P., Pokou N.D., N'guessan K. F., Walet P. N., Aka R. A., Coulibaly K., Kébé B. I., Assi M.E., Koné B., Kassin E. & Cilas C. (2017). Second cycle de sélection récurrente du cacaoyer (*theobroma cacao* L.) En Côte d'Ivoire : paramètres génétiques chez les deux Populations constitutives après treize années d'observation. *International Symposium on Cocoa Research (ISCR)*, Lima, Peru, pp 1-17.
- Tahi G.M., G. M., Guiraud S. B., Trebissou C., Ehounou J. N., Kouadio K. H., Minakou S., Brou K., Assi M., Coulibaly K., Gogbe F., Johnson V., Bastide P., Grazioli F. & Cilas C. (2023). Selection of new varieties of cocoa (*Theobroma cacao* L.) adapted to the effects of climate change in Côte d'Ivoire. *International Symposium on Cocoa Research (ISCR)*, Montpellier, France, pp 1-10.
- Takrama J., Dadzie A.M., Opoku F.K., Padi F.K., Adomako B., Asuampomah Y., Livingstone D.S., Motamayor J.C., Schnell R.J & Kuhn R.J. (2014). Application de la technologie

- des marqueurs SNP dans le programme de sélection du cacao au Ghana. *African Crop Science Journal*, 20 : 67-75.
- Tardieu F. (2022). Different avenues for progress apply to drought tolerance, water use efficiency and yield in dry areas. *Current Opinion in Biotechnology*, 73 : 128-134.
- Taylor S. J. & Hadley. P. (1988). Relationships between root and shoot growth in cocoa (*Theobroma cacao* L.) grown under different shade regimes. In *Proceedings of the 10th Conference International Cocoa Research*, May 1987, Santa Domingo, Dominican Republic, pp 177-183.
- Tetegnan M., Nicoullaud B., Baize D., Bouthier A. & Cousin I. (2011). The contribution of rock fragments to the available water content of stony soils: proposition of new pedotransfer functions. *Geoderma*, 165 : 40-49.
- Thresh J.M., Owusu G.K., Boamah A. & Lockwood G. (1988). Ghanaian cocoa varieties and swollen shoot virus. *Crop Protein*, 7 : 219-231
- Torche Y. (2019). Identifications des déterminants génétiques pour des performances de production des polyphénols chez le haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) dans des conditions salines. Thèse de Doctorat, Biologie et Écologie Végétale, Université des Frères Mentouri Constantine, Algérie, 164 p.
- Toxopeus H. (1985). Botany. types and populations. Chapter 2 in *Cocoa 4th Edition* (Eds. G. A. R. Wood and R. A. Lass). *Oxford. Blackwell Science*. Wageningen, France, 18p.
- Toxopeus H. & Wessel M. (1970). Environmental effects on West African Amelonado with particular attention to annual rainfall distribution Studies on pod and bean values of *Theobroma cacao* L. in Nigeria. *Foundation for Agricultural Plant Breeding*, (2)18: 132-139.
- Tripathi N & Dharendra K. (2016). «Molecular approaches for genetic improvement of seed quality and characterization of genetic diversity in soybean: a critical *Biotechnology Letters*, 38(10) : 1645-1654.
- USDA. (1987). Soil mechanics level I. Module 3. USDA Soil conservation service. Washington DC. USA, 53 p.
- Utz H.F., Melchinger A.E. & Shon C.C. (2000). Bias and sampling error of the estimated proportion of genotypic variance explained by quantitative trait loci determined from experimental data in maize using cross validation and validation with independent samples. *Genetics*, 154 : 839-1849.

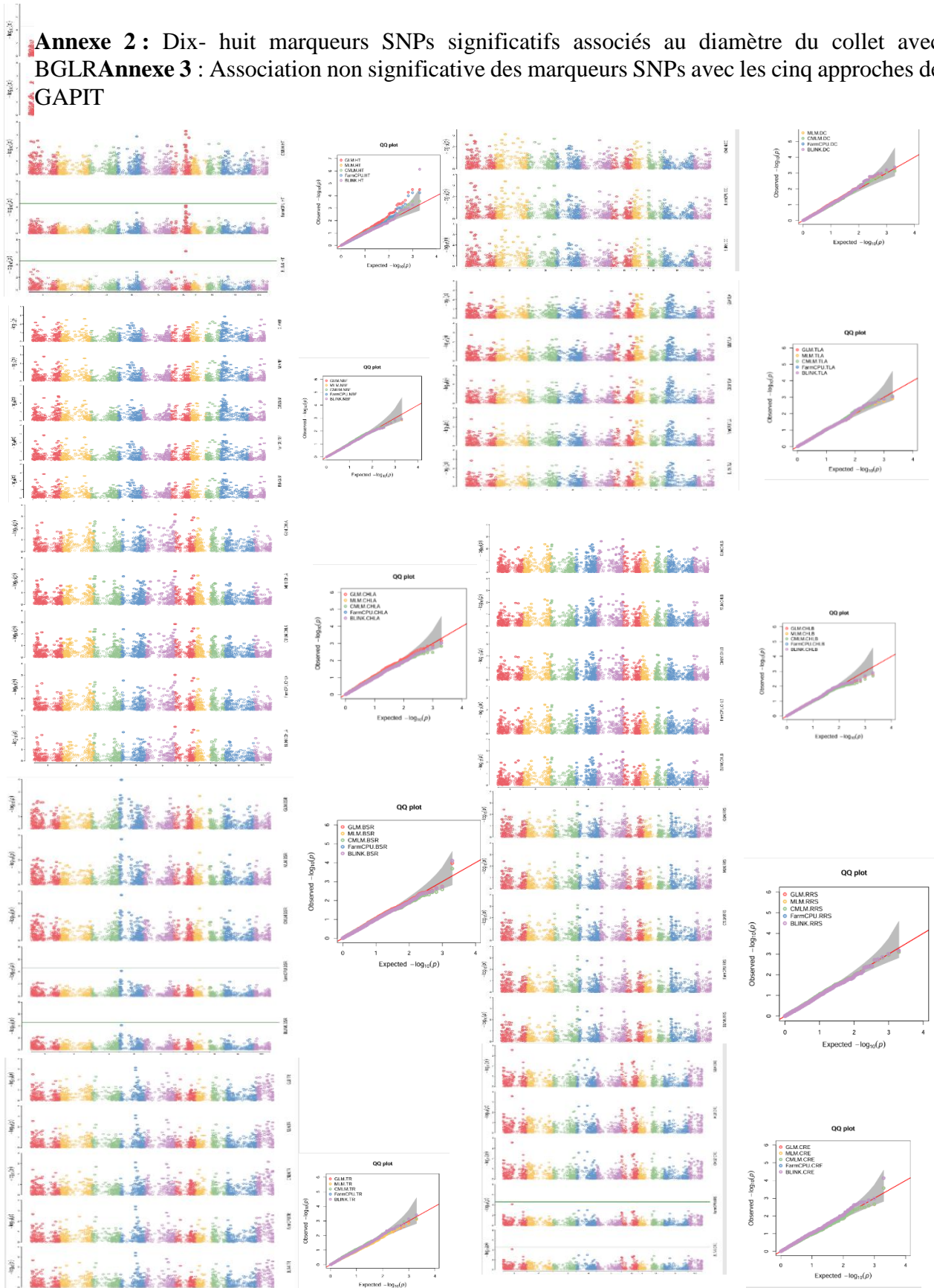
- Vicente-Serrano S.M., Beguería S., & López-Moreno J.I. (2010). A multiscale drought index sensitive to global warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Journal of Climate*, 23(7) : 1696-1718.
- Vogel M. (1975). Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé*, 19 : 26-90.
- Vogel M. (1983). Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé*, 22 : 1- 26.
- Vos P., Hogers R., Bleeker M., Reijans M., Van De Lee T., Hornes M., Frijters A., Pot J., Peleman J. & Kuiper M. (1995). "AFLP: a new technique for DNA fingerprinting." *Nucleic Acids Research*, 23(21) : 4407-4414.
- Walkley A. & Black I.A. (1934). An Examination of Degtjareff Method for Determining Soil Organic Matter and a Proposed Modification of the Chromic Acid Titration Method. *Soil Science*, 37 : 29-37.
- Wang H., Zhao S., Mao K., Dong Q., Liang B., Li C., Wei Z., Li M. & Ma F. (2018). Mapping QTLs for water-use efficiency reveals the potential candidate genes involved in regulating the trait in apple under drought stress. *Plant Biology*, 18(1) : 11-36.
- Wang J. & Zhang Z. (2021). GAPIT version 3 : boosting power and accuracy for genomic association and prediction. *Genom Proteom Bioinformatic*, 19 : 629-640.
- Wei T. & Simko V. (2017). "R package "corrplot": Visualization of a Correlation Matrix. R package version 0.84. *Scientific research*, 5(19) : 1-3.
- Weinert M.P., Smith B.N., Wagels G., Hutton D. & Drenth A. (1999). First record of *Phytophthora capsici* from Queensland. *Plant Pathology*, 28 : 93-93
- Weir B.S. & Cockerham C.C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Genetic and crops Evolution*, 38 : 1358-1370.
- Williams J.G., Kubelik A.R., Livak K.J. & Rafalski. J.A. (1990). Les polymorphismes de l'ADN amplifiés par des amorces arbitraires sont utiles comme marqueurs génétiques. *Acides nucléiques Research*, 18 : 6531- 6535.
- Wood. G.A.R. & Lass. R.A. (2001). Cacao. 4th ed. Blackwell: Oxford. United Kingdom, 620 p.
- WRB. (2014). World reference base for soil resources 2014. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps World Soil Resources Reports no. 106. FAO, Rome, Italy, 203 p.
- Wright S. (1965). The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19 : 395-420.

- Wu S.B., Collins G. & Sedgley. M. (2004). A molecular linkage map of olive (*Olea europaea* L.) based on RAPD, microsatellite, and SCAR markers. *Genome*, 47 : 26-35.
- Würschum. T. (2012). «Mapping QTL for agronomic traits in breeding populations. » *Theoretical and Applied Genetics*, 125(2) : 201-210.
- Xavier S. & Maarten Z. (2012). Manuel de formation à l'analyse spatiale de la diversité et de la distribution des plantes. Bioersivity International. Italie, Rome, 186p.
- Xiaopeng. L., Zhou Z., Ding J., Wu Y., Zhou B., Wang R. & Ma J. (2016). Combined linkage and association mapping reveals QTL and candidate genes for plant and ear height in maize. *Frontier Plant Science*, 8 : 1-7.
- Yang J., Lee S.H., Goddard M.E. & Visscher P.M. (2011). GCTA : a tool for genome wide complex trait analysis. *The American Journal of Human Genetics*, 88 : 76-82.
- Yéboua F.K., Kouassi T., Angui P. & Savane.I. (2010). Influence de quelques fractions d'éléments grossiers sur l'humidité du sol à la capacité au champ sous culture intensive au sud de la côte d'ivoire. *Revue Ivoire Science et Technologie*, 15 : 127-138.
- Yoro G. (2004). Reconnaissance des sols favorables aux cacaoyers. Cours de formation des producteurs de cacao et des agents ANADER détachés auprès de STCP. Convention CNRA-STCP. Document interne du CNRA, Abidjan, Côte d'Ivoire, 24 p.
- Zhang Z., Ersoz E. & Buckler E. (2010) «Mixed linear model approach adapted for genome wide association studies, ». *Nature genetics*, 42(4) : 355-360.
- Zhao T., Fernando R & Cheng H. (2021). Interpretable artificial neural networks incorporating Bayesian alphabet models for genome-wide prediction and association studies. *Genes Genomes Genetics*, 201(1) : 1-11.
- Zuidema P.A., Leffelaar P.A., Gerritsma W., Mommer L. & Anten N.P.R. (2005). Un modèle de production physiologique pour le cacao (*Theobroma cacao* L.) : présentation. Validation et application du modèle. *Systèmes agricoles*, 84 :195-225.

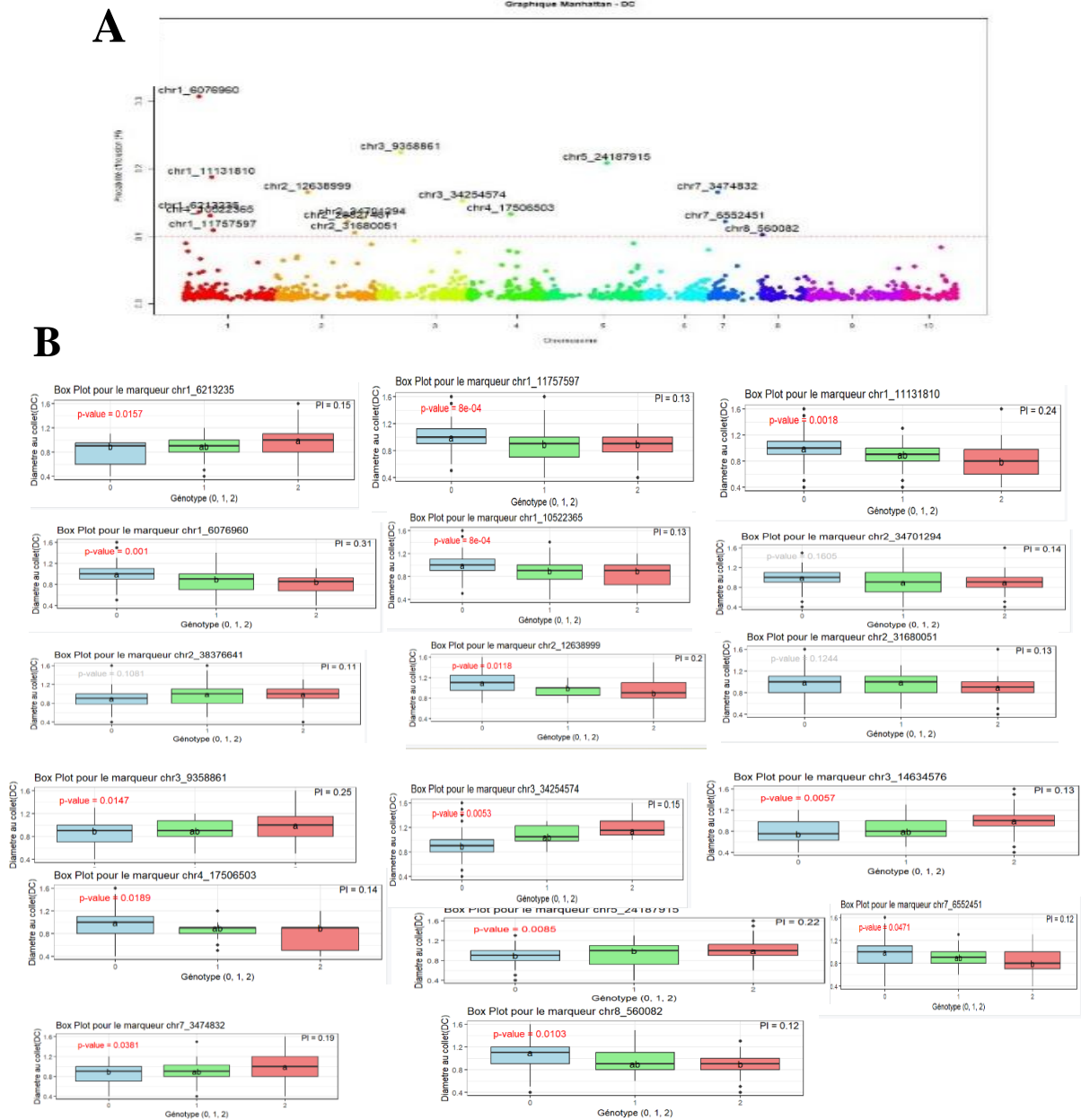
ANNEXES

Annexe 1 : Association non significative des marqueurs SNPs avec les cinq approches de GAPIT

Annexe 2 : Dix-huit marqueurs SNPs significatifs associés au diamètre du collet avec BGLR
Annexe 3 : Association non significative des marqueurs SNPs avec les cinq approches de GAPIT



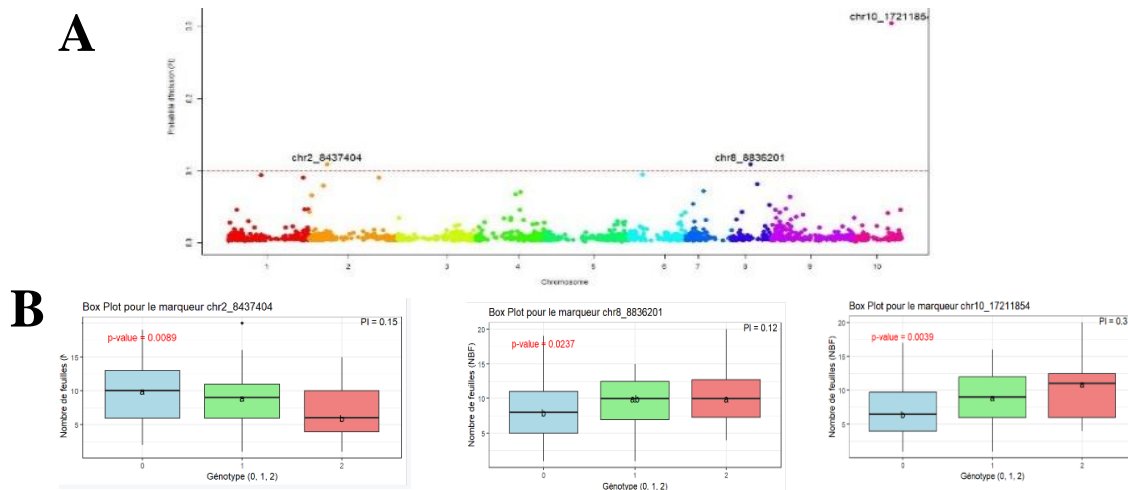
Annexe 4 : Dix-huit marqueurs SNPs significatifs associés au diamètre du collet avec BGLR



Graphique de Manhattan indiquant 18 marqueurs SNP associées au diamètre du collet des cacaoyers (de gauche à droite), chaque couleur est spécifique à chacun des 10 chromosome du cacaoyer (B) la fréquence génotypique des 18 marqueurs associés au diamètre du collet ayant un Pi supérieur à 0.10. Box-plot bleu (0= génotypage de l'allèle de référence), Box-plot vert (1= génotypage de l'allèle hétérozygote), Box-plot rose (2= génotypage de l'allèle alternatif)

Annexe 7:trois marqueurs SNPs associés au nombre de feuilles avec BGLR

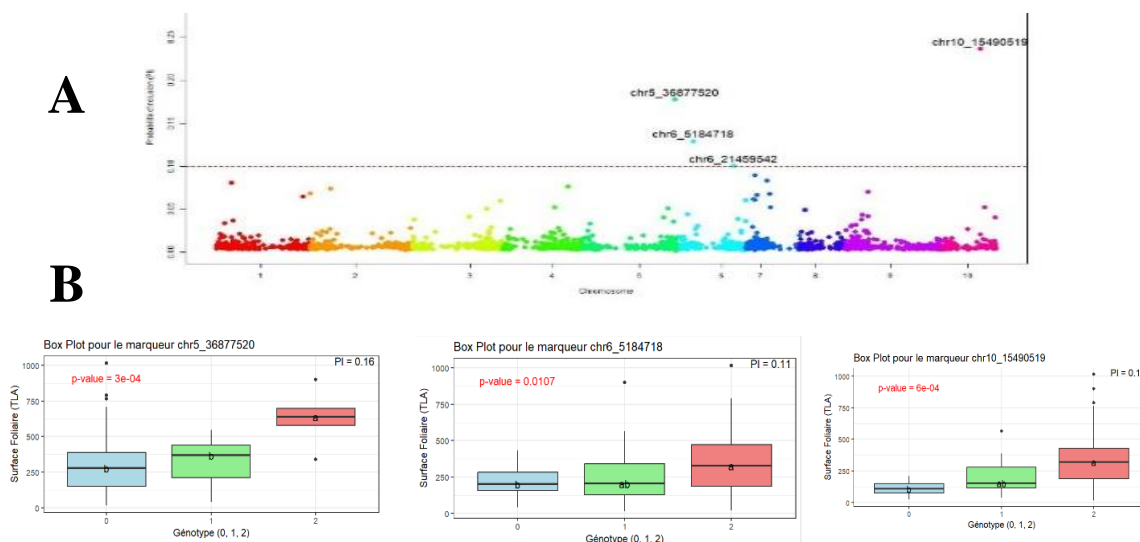
Annexe 8:trois marqueurs SNPs associés au nombre de feuilles avec BGLR



Graphique de Manhattan indiquant 3 marqueurs SNP associées au nombre de feuilles des cacaoyers (de gauche à droite), chaque couleur est spécifique à chacun des 10 chromosome du cacaoyer (B) la fréquence génotypique des 3 marqueurs associés au nombre de feuilles ayant un Pi supérieur à 0.10. Box-plot bleu (0= génotypage de l'allèle de référence), Box-plot vert (1= génotypage de l'allèle hétérozygote), Box-plot rose (2= génotypage de l'allèle alternatif)

Annexe 10: Trois marqueurs SNPs associés à la surface foliaire

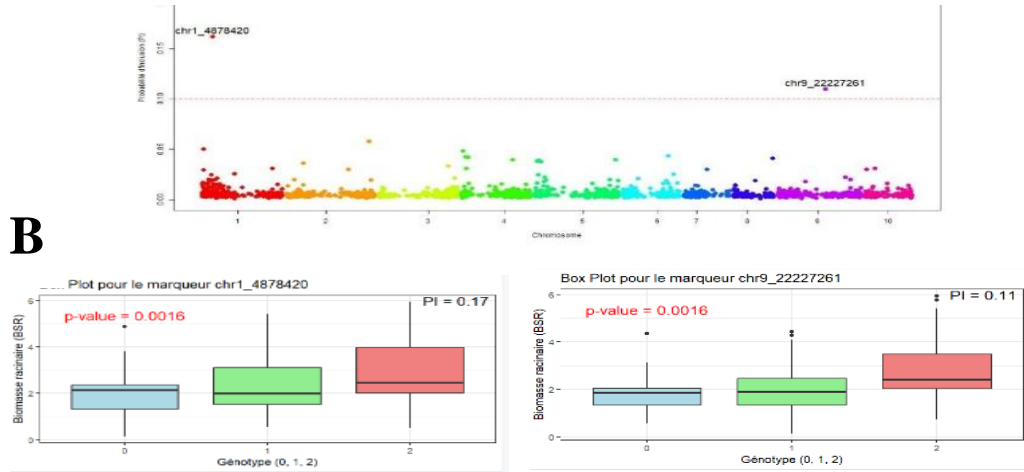
Annexe 11: Trois marqueurs SNPs associés à la surface foliaire



Graphique de Manhattan indiquant 3 marqueurs SNP associées à la surface foliaire des cacaoyers (de gauche à droite), chaque couleur est spécifique à chacun des 10 chromosome du cacaoyer (B) la fréquence génotypique des 3 marqueurs associés à la surface foliaire ayant un Pi supérieur à 0.10. Box-plot bleu (0= génotypage de l'allèle de référence), Box-plot vert (1= génotypage de l'allèle hétérozygote), Box-plot rose (2= génotypage de l'allèle alternatif)

Annexe 13: Deux marqueurs SNPs associés à la biomasse racinaire avec BGLR

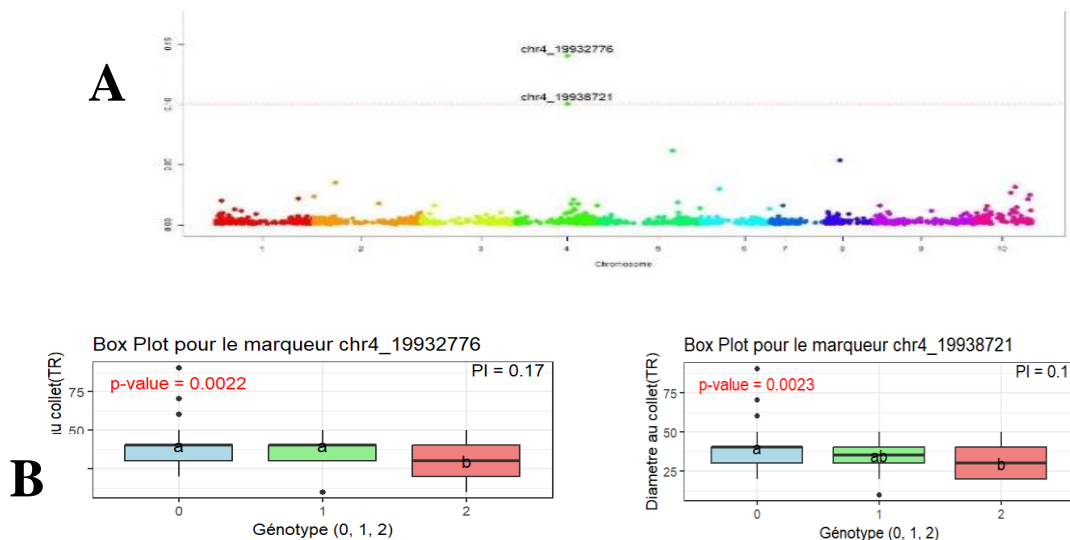
Annexe 14: Deux marqueurs SNPs associés à la biomasse racinaire avec BGLR



Graphique de Manhattan indiquant 2 marqueurs SNP associées au diamètre du collet des cacaoyers (de gauche à droite), chaque couleur est spécifique à chacun des 10 chromosome du cacaoyer (B) la fréquence génotypique des 18 marqueurs associés au diamètre du collet ayant un Pi supérieur à 0.10 Box-plot bleu (0= génotypage de l'allèle de référence), Box-plot vert (1= génotypage de l'allèle hétérozygote), Box-plot rose (2= génotypage de l'allèle alternatif)

Annexe 16: Deux marqueurs SNPs associés à la transpiration avec BGLR

Annexe 17: Deux marqueurs SNPs associés à la transpiration avec BGLR



Graphique de Manhattan indiquant 2 marqueurs SNP associées au diamètre du collet des cacaoyers (de gauche à droite), chaque couleur indique est spécifique à chacun des 10 chromosome du cacaoyer (B) la fréquence génotypique des 18 marqueurs associés au diamètre du collet ayant un Pi supérieur à 0.10 Box-plot bleu (0= génotypage de l'allèle de référence), Box-plot vert (1= génotypage de l'allèle hétérozygote), Box-plot rose (2= génotypage de l'allèle alternatif)

PRODUCTIONS SCIENTIFIQUES

ARTICLE

Minakou O.S., Guiraud H.B., · Trébissou I.C., · Coulibaly K., · Kouamé T.S., · Atchi M.Y., · Gouré-Bi F., · Assi A.P., · Ouattara Y., · Bakayoko S. ·& Tahiri G. M. (2024). Assessment of the legitimacy of cocoa tree hybrids (*Theobroma cacao* L.) resulting from simple crosses using single nucleotide polymorphism (SNP) markers in Côte d'Ivoire. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2: 2103–2113.

COMMUNICATIONS

Cette thèse a fait l'objet de deux communications scientifiques :

- 1- Variation des composantes du rendement du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) dans les zones à pluviométrie contrastée en Côte d'Ivoire. 1^{er} Congrès universitaire du Cacao, du 10 au 12 mai 2023 à l'Université Jean Lorougnon Guédé (Daloa -Cote d'Ivoire).
- 2- Evaluation agro-morphologique de cacaoyers (*Theobroma cacao* L.) en zones de pluviométrie déficitaire et normale en côte d'Ivoire. Colloque international pluridisciplinaire AWACLIM du 15 au 17 octobre 2024, Université Peleforo Gon Coulibaly (Korhogo-Cote d'Ivoire).

Résumé

Le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.), arbre diploïde ($2n = 20$) et principal produit d'exportation de la Côte d'Ivoire, constitue la source majeure de cacao au monde, avec 2 241 000 tonnes produites en 2023. La cacaoculture ivoirienne fait face à des contraintes persistantes, telles que le vieillissement des vergers, les maladies, les ravageurs et les variations pédoclimatiques, parmi lesquelles le déficit hydrique constitue une menace majeure pour la productivité et la durabilité des plantations. Bien que certaines familles d'hybrides présentent des performances élevées et une tolérance partielle aux aléas biotiques, leur réponse au stress hydrique et les loci génétiques associés à cette tolérance restent insuffisamment connus. Cette étude a pour objectif d'évaluer les effets du déficit hydrique sur les caractères agro-morphologiques des cacaoyers, de caractériser les sols des principales zones de production (Divo, Abengourou et Bouaflé), de vérifier la légitimité génétique des familles d'hybrides et d'identifier les loci de caractères quantitatifs (QTLs) associés à la tolérance à la sécheresse. La méthodologie combinait des analyses morpho-pédologiques et hydrodynamiques des sols, une étude génétique des familles d'hybrides à l'aide de 84 marqueurs SNP, une évaluation agronomique sur 15 familles implantées dans les trois zones selon un dispositif split-plot à deux facteurs, et une cartographie des QTLs via GWAS (modèle BLINK, GAPIT) et Bayes C (BGLR) sur 142 génotypes et 1977 SNPs. Les résultats ont montré que les sols de Divo sont les plus fertiles, tandis que Bouaflé présente une faible fertilité. L'analyse génétique a confirmé la parenté des descendants et une diversité allélique favorable à l'amélioration variétale. Sur le plan agronomique, Divo a affiché les meilleures performances, tandis que Bouaflé et Abengourou ont enregistré une augmentation des chérelles avortées et des fèves plates sous stress hydrique. La GWAS a identifié un QTL majeur sur le chromosome 6 (Chr6_19584259, PVE = 45,83 %) associé à la hauteur, et le modèle Bayes C a révélé deux QTLs sur le chromosome 1 liés à la hauteur et au diamètre du collet. Ces résultats offrent une base solide pour la sélection assistée par marqueurs et ouvrent des perspectives pour le développement de cacaoyers résilients au déficit hydrique, contribuant à une production durable et compétitive en Côte d'Ivoire.

Mot clés : *Theobroma cacao* L., déficit hydrique, Qtls, familles d'hybrides, Rendement

Abstract

Cocoa (*Theobroma cacao* L.), a diploid tree species ($2n = 20$) and the main export product of Côte d'Ivoire, represents the world's largest source of cocoa, with a production of 2,241,000 tons in 2023. Ivorian cocoa farming faces persistent constraints, including aging plantations, diseases, pests, and pedoclimatic variations, among which water deficit poses a major threat to productivity and the sustainability of cocoa farms. Although some hybrid families exhibit high performance and partial tolerance to biotic stresses, their response to water deficit and the genetic loci associated with this tolerance remain poorly understood. This study aimed to evaluate the effects of water deficit on the agro-morphological traits of cocoa, to characterize the soils in key production areas (Divo, Abengourou, and Bouaflé), to verify the genetic legitimacy of hybrid families, and to identify quantitative trait loci (QTLs) associated with drought tolerance. The methodology combined morpho-pedological and hydrodynamic soil analyses, a genetic study of hybrid families using 84 SNP markers, agronomic evaluation of 15 families established in the three zones using a two-factor split-plot design, and QTL mapping via GWAS (BLINK, GAPIT models) and Bayes C (BGLR) on 142 genotypes and 1,977 SNPs. Results showed that soils in Divo were the most fertile, while Bouaflé exhibited lower fertility. Genetic analysis confirmed the parentage of descendants and revealed allelic diversity favorable for varietal improvement. Agronomically, Divo displayed the highest performance, whereas Bouaflé and Abengourou experienced increased aborted pods and flat beans under water stress. GWAS identified a major QTL on chromosome 6 (Chr6_19584259, PVE = 45.83%) associated with plant height, and the Bayes C model revealed two QTLs on chromosome 1 linked to height and collar diameter. These findings provide a solid basis for marker-assisted selection and open new prospects for developing cocoa varieties resilient to water deficit, thereby supporting sustainable and competitive cocoa production in Côte d'Ivoire..

Keywords: *Theobroma cacao* L., water deficit, QTLs, hybrid families, yield