



**HAL**  
open science

# **Rhamphicarpa fistulosa : infestation dans les bas-fonds rizi­coles de la Région des Savanes (Togo) et étude des interactions hôte-parasite**

Tossimidé Houn­bédji

► **To cite this version:**

Tossimidé Houn­bédji. Rhamphicarpa fistulosa : infestation dans les bas-fonds rizi­coles de la Région des Savanes (Togo) et étude des interactions hôte-parasite. Agronomie. Université Paris Saclay (COmUE), 2016. Français. NNT : 2016SACLS455 . tel-01674193

**HAL Id: tel-01674193**

**<https://theses.hal.science/tel-01674193>**

Submitted on 2 Jan 2018

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

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

NNT : 2016SACLS455



Agroécologie  
Dijon  
Unité de Recherche

THESE DE DOCTORAT  
DE L'UNIVERSITE PARIS-SACLAY  
préparée à l'Université Paris-Sud

ÉCOLE DOCTORALE N° 567

Sciences du Végétal : du Gène à l'Ecosystème

Spécialité de doctorat : Sciences Agronomiques

Par

**Madame Tossimidé Houngbédji**

***RHAMPHICARPA FISTULOSA* : INFESTATION DANS LES BAS-  
FONDS RIZICOLES DE LA RÉGION DES SAVANES (TOGO) ET  
ÉTUDE DES INTERACTIONS HÔTE-PARASITE**

**Thèse présentée et soutenue à Orsay le 18 Novembre 2016**

**Composition du Jury :**

Pr Jane Lecomte	Professeur Université Paris Sud	Présidente
Dr Jonne Rodenburg	Chercheur AfricaRice Côte d'Ivoire	Rapporteur
Dr Thomas Le Bourgeois	Chercheur CIRAD Montpellier	Rapporteur
Dr Michel Vales	Chercheur CIRAD Bolivie	Examinateur
Dr Jacqui Shykoff	Directrice de recherche CNRS Université Paris-Sud	Directrice de thèse
Pr Bernard Nicolardot	Professeur, AgroSupDijon, France	Co-directeur de thèse
Dr Stéphanie Gibot-Leclerc	Maitre de conférences, AgroSup Dijon	Encadrante

## Remerciements

L'homme n'est rien sans les hommes. En écrivant cette dernière partie du manuscrit, mon cœur est rempli de gratitude envers mon Dieu qui m'a conduit durant ces années de formation loin de ma famille et qui a pris soin de placer sur ma route de nombreuses personnes dont l'aide a permis le bon déroulement de mes travaux et l'aboutissement de cette thèse. A César donc, ce qui est à César.

Je tiens tout d'abord à remercier ma directrice de thèse, Dr Jacqui Shykoff, qui m'a accueillie au sein de son école doctorale. Ses nombreux conseils, sa patience et ses encouragements m'ont infiniment aidée à avancer malgré les difficultés et à finaliser cette thèse. Je lui en serai éternellement reconnaissante.

Je remercie également mon co-directeur de thèse, Professeur Bernard Nicolardot d'avoir accepté de me recevoir au sein du pôle *EcolDur* devenu pôle *Gestad* de l'UMR Agroécologie de l'INRA de Dijon, et d'avoir toujours su prendre le temps nécessaire pour me transmettre ses suggestions, recommandations et corrections, malgré ses nombreuses responsabilités et charges professionnelles. Son soutien et son accompagnement lors de la rédaction et des dernières corrections ont été très décisifs pour la finalisation de ce manuscrit. Qu'il trouve ici ma profonde gratitude.

Mes sincères remerciements à mon encadrante de thèse Dr Stéphanie Gibot-Leclerc, pour son implication scientifique mais aussi personnelle dans la réalisation de cette thèse. Merci de m'avoir fait bénéficiée de tes connaissances sur les plantes parasites et bien sûr d'avoir toujours été disponible pour discuter de tout et de rien.

Mes remerciements s'adressent aussi aux membres de mon jury de thèse, aux Drs Jonne Rodenburg et Thomas Le Bourgeois rapporteurs de thèse, et aux Drs Jane Lecomte et Michel Vales examinateurs, pour avoir accepté de juger mon travail et pour avoir contribué à son amélioration par leur critiques très constructives. Je dis un merci particulier à Dr Le Bourgeois dont la rigoureuse critique et l'implication personnelle a permis de donner une toute autre apparence au deuxième chapitre de ce manuscrit.

Je remercie également Fabrice Dessaint et Valérie Le Corre pour avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse. Leurs remarques et conseils ont grandement contribué à l'avancement de mon travail et je leur en suis très reconnaissante. Je remercie plus particulièrement Fabrice pour m'avoir fait bénéficiée de ses connaissances en Statistique et m'avoir aidée dans l'analyse statistique de mes données.

Je remercie très sincèrement Carole Reibel, pour son appui et son aide inestimables lors de la réalisation de mes expériences au laboratoire et en serre, mais aussi je la remercie ainsi que toute sa famille pour la gentillesse et la générosité dont ils ont fait preuve à mon égard lors de mes deux séjours sous leur toit.

Je remercie l'équipe des serres de l'INRA de Dijon, Céline, Karine, Damien, Noureddine, Franck et Arnaud pour leur aide précieuse lors de l'installation et du suivi de mes essais en serre. Je n'oublie pas non plus d'adresser mes sincères remerciements à Arnaud Coffin et Frédéric Lombard pour leur aide précieuse dans le recueil des dernières données et mesures lors de l'arrêt de ces essais.

Je remercie également l'équipe de BM du bâtiment Coste, particulièrement Séverine et Fanny pour le temps consacré aux extractions d'ADN de mes échantillons, même si tous ces efforts n'ont pas abouti aux objectifs poursuivis de développement de marqueurs microsatellites.

J'adresse aussi un vif remerciement à Monica Fernandez-Aparicio, d'abord pour l'intérêt qu'elle a manifesté pour mon travail et surtout pour son aide précieuse lors de la conception, de la mise en place et du suivi de mes essais sur la dormance et la levée de dormance. Je lui dois une fière chandelle...

Je remercie aussi tous les collègues doctorants et les stagiaires que j'ai côtoyés au cours de ces années pour l'excellente atmosphère de travail et le climat de gentillesse et de bienveillance qui a entouré nos divers échanges.

Je tiens également à rendre un hommage particulier à Mr Pocanam Yentcharé, ex-Directeur de l'ITRA-CRAL, qui m'a prise sous son aile dès le début de ma carrière à l'ITRA, m'a communiqué sa passion de la Malherbologie et qui par-dessus tout, a toujours cru en moi et m'a exhortée à entreprendre et à poursuivre cette aventure. Je n'oublie pas non plus les techniciens de l'ITRA en particulier messieurs Agaté, Issa et Babogou qui m'ont accompagnée sur le terrain et m'ont servit de guide et de traducteurs. Je rends également un hommage mérité à feu Kombaté Yendouhame qui a fourni et réalisé les cartes thématiques du chapitre II.

Je n'oublie pas tous mes amis aussi bien en France qu'au Togo, qui m'ont soutenue et encouragée tout au long de ma formation. Je remercie particulièrement tous les amis dont le soutien moral et matériel dans les huit derniers mois de mon séjour en France m'a permis de pouvoir terminer cette thèse. Merci à Patrick, pour sa générosité, son soutien infailible et surtout pour m'avoir chaleureusement accueillie sous son toit au cours de la période de rédaction. Merci à Annick pour sa relecture minutieuse du manuscrit, et à toute sa famille, pour leur accueil chaleureux et leur soutien lors de mon séjour chez eux. Merci à Albert, Edmond, Lanyo, Antoine, Guillaume, Anoko et Jérôme, et à tous ceux que je n'aurais pas cités et qui m'ont directement ou indirectement aidée à réaliser ce travail.

Enfin, je dis un grand merci à ma famille, à qui je suis très reconnaissante pour les soutiens de tout genre tout au long de la réalisation de mes études. J'adresse un tendre merci à mon mari Frédéric et à mes enfants, Josias, Kévin et Cephass qui ont prouvé que je pouvais compter sur eux et leur faire confiance en toutes circonstances. Votre soutien, et surtout votre patience et complicité ont été source de réconfort et de motivation pour moi. Toutes mes excuses à Cephass, pour n'avoir pas été présente à tes côtés pour tes premiers pas dans la vie. Mais les voies du Seigneur sont impénétrables et plaises à Lui que tu puisses toujours relever les défis que la vie te présentera et en ressortir grandi, serein.

J'exprime une profonde gratitude à ma maman qui a su prendre le relais pour gérer efficacement ma maison et s'occuper de mes enfants en mon absence. Je lui dois une fière chandelle pour avoir tenu haut le rôle de nourrice, malgré les nombreuses contraintes rencontrées. Je suis très reconnaissante envers mes frères et ma nièce qui ont aidé à la bonne marche de la maison en mon absence.

Merci à nos parrain et marraine Dieudonné et Ernest Agbo, à la Sœur Aimée-Lina et à titre posthume à Valentin Agbétrobu pour leur accompagnement et leur soutien divers en toutes circonstances.

Ce travail de thèse a été bénéficié d'une bourse complète obtenue grâce au programme de bourse « *IDB Merit Scholarship Programme* » de la banque islamique de développement (BID). Le financement des prospections de terrain a été assuré par le programme de bourse du « Programme de Productivité en Afrique de l'ouest, PPAO », branche du Togo. L'intégralité des travaux de laboratoire et de serre ont été réalisés au sein de l'UMR devenue UMR Gestad à l'INRA de Dijon.

*Courage does not always roar. Sometimes,  
Courage is the quiet voice at the end of the day saying  
“I will try again tomorrow”  
Mary Anne Radmacher*

*Je dédie cette thèse et tout le travail qu'elle représente  
à mes enfants, à mon mari et à ma maman pour,  
leur présence, leur sacrifice et leur dévouement  
à la grande famille Houngbédji  
et à tous mes amis chers,  
pour leur soutien, leur dévouement et compréhension  
tout au long de ma formation*

## TABLE DES MATIERES

<i>Remerciements</i> .....	i
<i>Table des matières</i> .....	iv
<i>Liste des figures</i> .....	viii
<i>Liste des tableaux</i> .....	x
<i>Liste des Planches</i> .....	xi

### INTRODUCTION GENERALE

1. Contexte général de l'étude.....	2
2. Problématique.....	2
3. Objectifs de la thèse.....	3
4. Organisation du document.....	4

### CHAPITRE I. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

#### ***I-1. Situation géographique, et caractéristiques physiques et socio-économiques de la Région des Savanes***

I-1.1. Caractéristiques physiques.....	7
I-1.2. Caractéristiques socio-économiques.....	10
I-1.2.1. Population.....	10
I-1.2.2. Activité agricole et principales productions agricoles.....	10
I-1.2.3. Caractéristiques du système de production en milieu rural.....	12

#### ***I-2. Le riz***

I-2.1. Taxonomie, origine et domestication du riz.....	13
I-2.2. Evolution de la riziculture en Afrique et types de riziculture.....	16
I-2.3. Morphologie et stades de développement du riz.....	18
I-2.4. Ecologie du riz.....	20
I-2.5. Situation de la riziculture togolaise.....	20
I-2.6. Les adventices en riziculture.....	22

#### ***I-3. Le parasitisme de *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth.***

I-3.1. Stratégies nutritives des plantes parasites.....	25
I-3.2. Le parasitisme dans la famille des Orobanchaceae.....	26
I-3.3. Taxonomie, distribution et description générale de <i>Rhamphicarpa fistulosa</i> .....	27
I-3.4. Ecologie et cultures parasitées.....	30
I-3.5. Connaissances actuelles sur la physiologie et le cycle biologique de <i>R. fistulosa</i> .....	30
I-3.5.1. La graine : dormance et germination.....	30
I-3.5.2. Formation de l'haustorium et fixation sur l'hôte.....	32
I-3.5.3. Pénétration de l'hôte et dialogue moléculaire.....	33
I-3.5.4. Emergence, développement et reproduction.....	33
I-3.5.5. Viabilité et mécanismes de dispersion des graines.....	33
I-3.6. Conséquences du parasitisme sur la plante hôte et impact sur la communauté végétale.....	33
I-3.7. Méthodes de lutte identifiées.....	35

#### ***I-4. Hypothèses de recherche***.....35

### CHAPITRE II. Infestation de *Rhamphicarpa fistulosa* dans les bas-fonds rizicoles au nord du Togo : caractérisations géographique, environnementale et écologiques

<b><i>II-1. Introduction</i></b> .....	<b>38</b>
<b><i>II-2. Matériels et Méthodes</i></b> .....	<b>39</b>
II-2.1. Choix des sites et échantillonnage.....	39

II-2.2. Enquêtes socio-agronomiques.....	39
II-2.3. Caractéristiques physico-chimiques.....	40
II-2.4. Inventaire floristique.....	40
II-2.5. Analyse des données.....	41
II-2.5.1. Flore globale et richesse spécifique.....	41
II-2.5.2. Analyses multivariées.....	41
<b>II-3. Résultats.....</b>	<b>42</b>
II-3.1. Situation de l'infestation de <i>R. fistulosa</i> en 2012 et caractéristiques socio-agronomiques des bas-fonds au nord du Togo.....	42
II-3.1.1. Etat et ampleur de l'infestation des bas-fonds par <i>R. fistulosa</i> .....	42
II-3.1.2. Caractérisation socio-agronomique des bas-fonds rizicoles du nord du Togo.....	44
II-3.1.2.1. Caractérisation socio-agronomique au niveau du bas-fond.....	44
II-3.1.2.2. Caractérisation socio-agronomique au niveau de la parcelle.....	46
II-3.1.2.3. Connaissances endogènes des agriculteurs concernant <i>R. fistulosa</i> .....	47
II-3.1.3. Recherche de corrélation entre les niveaux d'infestation de <i>R. fistulosa</i> et les facteurs socio-agronomiques.....	48
II-3.2. Caractérisation environnementale des bas-fonds et recherche de corrélations avec les niveaux d'infestation de <i>R. fistulosa</i> .....	49
II-3.2.1. Cartes thématiques de répartition de l'infestation de <i>R. fistulosa</i> .....	49
II-3.2.2. Description des variables pédoclimatiques utilisées dans les analyses statistiques.....	53
II-3.2.3. Variables pédoclimatiques décrivant les bas-fonds et influençant les niveaux d'infestation de <i>R. fistulosa</i> .....	54
II-3.3. Caractérisation des gradients environnementaux influençant la communauté adventice globale des rizières de bas-fonds.....	56
II-3.3.1. Composition globale et richesse spécifique de la flore adventice.....	56
II-3.3.2. Différence de composition de la flore et gradients de structuration.....	57
II-3.3.3. Relation milieu-flore adventice et infestation de <i>R. fistulosa</i> .....	61
<b>II-4. Discussion.....</b>	<b>64</b>
II-4.1. Etat de l'infestation et caractéristiques socio-agronomiques des bas-fonds rizicoles.....	64
II-4.2. Infestation et gradients environnementaux.....	66
II-4.3. Relation entre le milieu biotique, le milieu physique et l'infestation de <i>R. fistulosa</i> .....	67
<b>II-5. Conclusion.....</b>	<b>68</b>

## **CHAPITRE III Etude des interactions entre *Rhaphicarpa fistulosa* et différentes espèces hôtes**

<b>III-1. Introduction.....</b>	<b>70</b>
<b>III-2. Matériel végétal : provenance, viabilité et conditions de culture.....</b>	<b>70</b>
III-2.1. Test de viabilité des graines de <i>R. fistulosa</i> : méthodologie.....	71
III-2.2. Test de viabilité des graines de <i>R. fistulosa</i> : résultats et discussion.....	72
<b>III-3. Etude de la durée et de la levée de dormance des graines de <i>R. fistulosa</i>.....</b>	<b>73</b>
III-3.1. Introduction.....	75
III-3.2. Materials and methods.....	76
III-3.2.1. Plant material and growth conditions.....	76
III-3.2.2. Effect of seed age, seed lot, preconditioning and host seeds on germination of <i>R. fistulosa</i> seeds.....	76
III-3.2.3. Effect of hormones, bleach concentration and preconditioning on germination of <i>R. fistulosa</i> seeds.....	77
III-3.2.4. Statistical analyses.....	77
III-3.3. Results.....	78

III-3.3.1 Germination success of <i>R. fistulosa</i> seeds of different ages post-harvest.....	78
III-3.3.2. Effect of hormones, bleach concentration and preconditioning on germination of <i>R. fistulosa</i> .....	79
III-3.4. Discussion.....	82
III-3.4.1. Germination success of <i>R. fistulosa</i> seeds .....	82
III-3.4.2. Germination stimuli for the seeds of <i>R. fistulosa</i> seeds .....	83
III-3.5. Conclusion .....	84
<b>III-4. Etude des interactions hôte-parasite et de leur influence sur les différents stades de développement de <i>R. fistulosa</i> et de ses hôtes .....</b>	<b>85</b>
III-4.1. Introduction.....	87
III-4.2. Materials and methods .....	89
III-4.2.1. Plant material and growth conditions .....	89
III-4.2.2. Influence of different host species on seeds germination .....	89
III-4.2.3. Influence of host-parasite interactions on growth, development and reproduction of <i>R. fistulosa</i> and its hosts .....	90
III-4.2.4. Statistical analyses .....	91
III-4.2.4.1. In vitro germination tests .....	91
III-4.2.4.2. Growth conditions for <i>Rhamphicarpa</i> and hosts.....	91
III-4.3. Results	
III-4.3.1 Germination characteristics of <i>R. fistulosa</i> .....	91
III-4.3.2 Growth and reproductive output of <i>R. fistulosa</i> on different host species .....	92
III-4.3.3. <i>R. fistulosa</i> haustorium establishment on the host species.....	95
III-4.3.4. Growth and reproduction of host species under infestation by <i>R. fistulosa</i> .....	95
III-4.4. Discussion.....	98
III-4.4.1. Host induced effect on seeds germination of <i>R. fistulosa</i> .....	98
III-4.4.2. Host induced effect on parasite growth and reproduction .....	99
III-4.4.3. Parasite induced effect on host growth and reproduction.....	100
III-4.4.4. Soybean, a trap crop for <i>R. fistulosa</i> ? .....	100
III-4.5. Conclusion .....	101
<b>III-5. Interaction hôte-parasite entre <i>Rhamphicarpa fistulosa</i> et les plantes hôtes: résultats de prospection supplémentaires.....</b>	<b>102</b>
III-5.1. Introduction.....	102
III-5.2. Matériels et méthodes .....	102
III-5.3. Résultats.....	103
III-5.3.1. Développement de <i>R. fistulosa</i> sur d'autres plantes adventices ou cultivées autres que le riz.....	103
III-5.3.2. Etablissement de connexions racinaires entre <i>R. fistulosa</i> et des plantes hôtes potentielles .....	109
III-5.4. Discussion.....	110
III-5.5. Conclusion .....	111
<b>CONCLUSIONS &amp; PERSPECTIVES</b>	
1. Rappel du contexte et des objectifs de notre étude.....	113
2. Les principaux résultats obtenus .....	113
3. Les points forts de notre étude .....	117
4. Les points faibles de notre étude .....	118
5. Les perspectives envisagées .....	119
6. En guise de Conclusion Générale.....	120

**REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....121**

**ANNEXES**

Annexe 1. Fiche de prospection de <i>Rhamphicarpa fistulosa</i> .....	137
Annexe 2. Triangle des textures de l'USDA.....	139
Annexe 3. Weed communities of rain-fed lowland rice vary with infestation by <i>Rhamphicarpa fistulosa</i> , <i>Acta Oecologica</i> , 77, 85-90 .....	140
Annexe 4. First Report of <i>Rhamphicarpa fistulosa</i> on Peanut ( <i>Arachis hypogaea</i> ), Soybean ( <i>Glycine max</i> ), and Tossa Jute ( <i>Corchorus olitorius</i> ) in Togo.....	154
Annexe 5. Performances reproductives et impact de <i>R. fistulosa</i> sur le riz, soja et tomate .....	155
Annexe 6. Carte du réseau hydrographique de la Région des Savanes (Togo) avec localisation des bas-fonds prospectés et les niveaux d'infestation de <i>R. fistulosa</i> rencontrés .....	157
Annexe 7. Liste des échantillons de matériel végétal de <i>R. fistulosa</i> et de leur provenance.....	158

## Liste des figures

Figure I-1.	Situation géographique du Togo en Afrique et subdivisions administratives de la Région des Savanes du Togo. ....	7
Figure I-2.	Carte morpho-pédologique de la Région des Savanes (Togo). ....	8
Figure I-3.	Pluviométrie mensuelle en 2012 et 2013 .....	9
Figure I-4.	Densité agraire, aptitude des sols et précipitations dans la Région des Savanes.....	11
Figure I-5.	Principaux bassins de production de riz en Afrique de l'Ouest. ....	17
Figure I-6.	Stades de développement du plant de riz. ....	19
Figure I-7.	Zones de production rizicole dans les cinq régions administratives du Togo. ....	22
Figure I-8.	La diversité des familles de plantes parasites avec leur classification classique.....	25
Figure I-9.	Différents aspects du parasitisme au sein des Angiospermes. ....	26
Figure I-10.	Répartition géographique de <i>Rhamphicarpa fistulosa</i> en Afrique. ....	28
Figure II-1.	Localisation des bas-fonds infestés par <i>R. fistulosa</i> en 2012 dans la Région des Savanes (Togo).....	42
Figure II-2.	Conséquences agronomiques de l'infestation de <i>R. fistulosa</i> sur la productivité du riz.....	44
Figure II-3.	Superficie des bas-fonds échantillonnés dans la Région des Savanes (Togo). ....	45
Figure II-4.	Age de mise en exploitation des bas-fonds échantillonnés dans la Région des Savanes (Togo). ....	46
Figure II-5.	Mode d'acquisition des parcelles de bas-fonds échantillonnés dans la Région des Savanes (Togo).....	46
Figure II-6.	Type de fertilisants utilisé sur les parcelles de bas-fonds échantillonnés au nord du Togo. ....	47
Figure II-7.	Relation entre l'âge d'exploitation des bas-fonds échantillonnés et leur niveau d'infestation par <i>R. fistulosa</i> .....	48
Figure II-8.	Relation entre la superficie des bas-fonds échantillonnés et leur niveau d'infestation par <i>R. fistulosa</i> .....	48
Figure II-9.	Relation entre le type de fertilisant utilisé sur les parcelles et leur niveau d'infestation par <i>R. fistulosa</i> .....	49
Figure II-10.	Relation entre le type de labour des parcelles et leur niveau d'infestation par <i>R. fistulosa</i> . ....	49
Figure II-11.	Répartition de l'infestation et des niveaux d'infestation de <i>R. fistulosa</i> dans les bas-fonds échantillonnés au nord-Togo après deux années de prospection.....	50
Figure II-12.	Répartition des niveaux d'infestation de <i>R. fistulosa</i> en fonction des grandes zones agroécologiques de la Région des Savanes (Togo). ....	51
Figure II-13.	Répartition des niveaux d'infestation de <i>R. fistulosa</i> en fonction du relief de la Région des Savanes (Togo). ....	52
Figure II-14.	Répartition des niveaux d'infestation de <i>R. fistulosa</i> en fonction des zones potentiellement inondables définies pour la Région des Savanes (Togo).....	53
Figure II-15.	Visualisation des résultats de l'ACP montrant les variables pédoclimatiques corrélées aux composantes principales.....	55
Figure II-16.	Projection des sites sur les 2 premiers axes de l'ACP. ....	56
Figure II-17.	Projection des sites sur les 2 premiers axes de l'ACoP avec les données de présence-absence des espèces.....	58
Figure II-18.	Projection des sites sur les 2 premiers axes de l'ACoP avec les données d'abondance des espèces.....	59

Figure II-19.	Projection des sites sur les 2 premiers axes de l'ACoP avec les données de présence-absence des espèces en fonction des groupes d'infestation.....	60
Figure II-20.	Projection des sites sur les 2 premiers axes de l'ACoP avec les données d'abondance des espèces en fonction des groupes d'infestation..	61
Figure II-21.	Projection des variables de l'environnement (A) et des sites (B) sur les 2 premiers axes de la db-rda avec les données de présence-absence des espèces.....	62
Figure II-22.	Projection des variables de l'environnement et des sites sur les 2 premiers axes de la db-rda avec les données d'abondance des espèces. ....	62
Figure II-23.	Représentation des sites sur les 2 premiers axes du gradient environnemental du db-rda avec les données de présence-absence des espèces.....	63
Figure II-24.	Représentation des sites sur les 2 premiers axes du gradient environnemental du db-rda avec les données de présence-absence des espèces.....	64
Figure III-1.	Taux de viabilité de différents lots de graines de <i>R. fistulosa</i> .....	72
Figure III-2.	Cumulative percentage germination of <i>R. fistulosa</i> seeds after 14 days, for three different seed lots, with and without conditioning.....	79
Figure III-3.	Cumulative percentage germination of <i>R. fistulosa</i> seeds after one month for seed lots S and T subjected to different hormone treatments in two different trials. ....	80
Figure III-4.	Germination curves of two-aged seeds of <i>R. fistulosa</i> , 2013-harvested and 2015-harvested, each treated with four different germination stimulant solutions. ....	81
Figure III-5.	Mean $\pm$ 1 SEM cumulative proportion of <i>R. fistulosa</i> seed germination as a function of the presence and species of the host (represented by its seed) within a Petri dish.....	92
Figure III-6.	Growth of <i>R. fistulosa</i> plants without host and in the presence of rice, soybean and tomato as host plants. ....	93
Figure III-7.	Mean $\pm$ 1 SEM date of first flowering for <i>R. fistulosa</i> growing either alone or in the presence of rice, tomato or soybean host species.....	94
Figure III-8.	Mean $\pm$ 1 SEM total fruit production for <i>R. fistulosa</i> growing either alone or in the presence of rice, tomato or soybean host species.....	94
Figure III-9.	Growth of rice, soybean and tomato plants under <i>R. fistulosa</i> infestation or not.....	96
Figure III-10.	Tiller production of rice plants under <i>R. fistulosa</i> infestation or not.....	96
Figure III-11.	Mean $\pm$ 1 SEM date of first fruit production for soybean and tomato plants growing under infestation by <i>R. fistulosa</i> or not.....	97
Figure III-12.	Mean $\pm$ 1 SEM total fruits produced by soybean and tomato plants growing under infestation by <i>R. fistulosa</i> or not.....	97
Figure III-13.	Phenotypic effects of <i>R. fistulosa</i> on rice, tomato and soybean.....	98

## Liste des tableaux

Tableau I-1.	Volume produit et estimé et prévisions mondiales de riz paddy de 2011 en 2016 .....	14
Tableau I-2.	Caractéristiques taxonomiques et génomiques des espèces du genre <i>Oryza</i> suivant leur génome et leur habitat. ....	15
Tableau I-3.	Production rizicole en Afrique de l'Ouest (volumes, superficies, rendement, importation et consommation).....	17
Tableau I-4.	Adventices fréquemment rencontrées en riziculture pluviale stricte et en riziculture de bas-fond ou de bas-fond pluviale en Afrique. ....	24
Tableau II-1.	Echelle de recouvrement de la Commission des Essais Biologiques revue par Marnotte (1984). ....	41
Tableau II-2.	Ampleur de l'infestation de <i>R. fistulosa</i> dans la Région des Savanes (Togo) en 2012... 43	
Tableau II-3.	Variables pédoclimatiques utilisées dans la caractérisation environnementale des bas-fonds.....	54
Tableau II-4.	Familles les plus représentées et espèce la plus fréquente dans la famille pour la flore adventice des bas-fonds.....	57
Tableau III-1.	Viabilité des graines de <i>R. fistulosa</i> récoltées à différentes dates et dans différentes parcelles de riz au nord du Togo. ....	71
Tableau III-2.	Lots et âge des graines de <i>R. fistulosa</i> lors des tests de dormance.....	73
Tableau III-3.	Reduced model ANOVA, retaining only significant interactions, testing the difference in germination success of different-aged seeds. ....	78
Tableau III-4.	Reduced model ANOVA, testing the difference in germination success of different-aged seeds, treated with different bleach disinfectant concentration and phytohormones .....	80
Tableau III-5.	Germination success of two-aged seeds of <i>R. fistulosa</i> , 2013-harvested (A) and 2015-harvested (B), each treated with different combination of bleach disinfection solutions and germination hormones.....	82
Tableau III-6.	Summary of effects of different hosts on the growth and reproductive output of <i>R. fistulosa</i> .....	93

## Liste des planches

Planche I-1.	Paysages de l'espace agricole dans la Région des Savanes (Togo). .....	9
Planche I-2.	Travaux de désherbage manuel dans des parcelles de riz par des femmes et des jeunes filles.....	10
Planche I-3.	Quelques cultures céréalières et maraîchères produites dans la Région des savanes.	12
Planche I-4.	Morphologie du plant de riz. ....	19
Planche I-5.	Systèmes de riziculture pluviale dans la Région des plateaux et de riziculture de bas-fond dans la Région des Savanes au Togo. ....	21
Planche I-6.	Nuisance des plantes adventices en riziculture de bas-fond au nord-Togo.....	24
Planche I-7.	Plantule (A et flèches rouges), fleurs non ouvertes (C) et détail d'une fleur ouverte (D), et fruits (B) avec détails d'une capsule mure (E) de <i>Rhamphicarpa fistulosa</i> . ..	29
Planche I-8.	Graine germée de <i>R. fistulosa</i> . ....	31
Planche I-9.	Développement d'une multitude d'haustoria entre la racine de <i>R. fistulosa</i> et celle de son hôte. ....	32
Planche III-1.	Hhaustoria establishment between roots of <i>R. fistulosa</i> and roots of its hosts.....	95
Planche III-2A.	Emergence de <i>R. fistulosa</i> dans des pâturages du bétail. ....	103
Planche III-2B.	Emergence de <i>R. fistulosa</i> au milieu des espèces adventices.....	104
Planche III-2C.	Développement et fructification de <i>R. fistulosa</i> au pied des espèces adventices <i>E. colona</i> et <i>F. littoralis</i> . ....	104
Planche III-3A.	Développement de <i>R. fistulosa</i> sur <i>A. zizanioides</i> au champ et en serre.....	105
Planche III-3B.	Développement de <i>R. fistulosa</i> sur <i>C. difformis</i> au champ et en serre. ....	105
Planche III-3C.	Développement et reproduction de <i>R. fistulosa</i> sur <i>S. pumila</i> au champ et en serre. ....	106
Planche III-4A.	Développement et reproduction de <i>R. fistulosa</i> sur <i>C. pustulatus</i> en serre. ....	106
Planche III-4B.	Développement et reproduction de <i>R. fistulosa</i> sur <i>E. tremula</i> en serre. ....	107
Planche III-4C.	Développement et reproduction de <i>R. fistulosa</i> sur <i>P. subalbidum</i> en serre. ....	107
Planche III-5.	Comparaison de la croissance de <i>R. fistulosa</i> sur <i>A. zizanioides</i> , <i>S. pumila</i> et <i>C. pustulatus</i> .....	108
Planche III-6.	Développement de <i>R. fistulosa</i> sur <i>C. olitorius</i> et <i>A. esculentus</i> .....	109
Planche III-7.	Formation d'haustoria entre les racines de <i>R. fistulosa</i> sur celles de ses hôtes <i>A. zizanioides</i> , <i>C. olitorius</i> et <i>P. subalbidum</i> . ....	109
Planche III-8.	Formation d'haustoria entre les racines de <i>R. fistulosa</i> sur celles de ses hôtes <i>C. pustulatus</i> et <i>S. pumila</i> .....	

# **INTRODUCTION GENERALE**

## 1. Contexte général de l'étude

Le secteur agricole du Togo emploie près de 60 % de la population active et constitue la principale source de subsistance des populations locales. L'agriculture repose principalement sur la production céréalière avec respectivement le maïs, le sorgho et le riz qui occupent les trois premiers rangs par ordre d'importance en termes de production et de superficies cultivées (MAEP-TOGO 2014). Compte tenu de la croissance démographique, de l'urbanisation et du changement des habitudes alimentaires surtout dans les villes, le riz est actuellement une source alimentaire de base quotidienne de la population dans toute la sous-région ouest-africaine. Ainsi au Togo, la consommation nationale moyenne de  $15 \text{ Kg} \cdot \text{hab}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  peut atteindre localement  $21,9 \text{ Kg} \cdot \text{hab}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  dans les zones urbaines (MAEP-TOGO 2010). Malgré l'augmentation des superficies cultivées et surtout la mise en exploitation des plaines alluviales et des bas-fonds humides, la production nationale de riz n'arrive toujours pas à satisfaire la demande de la population (Aboa *et al.* 2006), le déficit étant comblé par les importations estimées en 2006 par exemple à plus de 4 milliards de FCFA, équivalent à 7,48 millions USD (MAEP-TOGO 2010).

En Avril 2008, l'inflation des prix mondiaux des céréales et principalement du riz, qui est un produit clé de la sécurité alimentaire (FAO 2016b), s'est répercutée en Afrique de l'Ouest et a conduit les gouvernements africains à adopter des stratégies pour augmenter les productions nationales, diminuer les importations en vue de garantir la sécurité alimentaire et lutter contre la pauvreté (Mendez del Villar & Bauer 2013 ; Demont 2013 ; Seck *et al.* 2013). Au Togo, le gouvernement s'est alors engagé dans la restructuration de la filière rizicole nationale, principale source de sortie de devise, avec comme objectif d'augmenter et de doubler les productions de riz paddy à l'horizon 2018 (MAEP-TOGO 2010). Les potentialités du pays pour la riziculture en termes de bas-fonds et de plaines alluviales sont estimées à près de 185 000 ha et leur exploitation permettrait en effet de satisfaire de façon autosuffisante l'alimentation en riz. Cependant, l'extension des superficies cultivées ne sera pas suffisante pour atteindre ces objectifs car les bas-fonds, qui contribuent pour 60 % à la production de riz sur le plan national (Aboa *et al.* 2006), sont souvent soumis à plusieurs contraintes de production dont la principale est la pression due aux bioagresseurs et en particulier les adventices qui peuvent occasionner des pertes de rendement variant de 28 à 89 %, selon les situations (Diagne *et al.* 2013b ; Rodenburg & Johnson 2009). Parmi ces adventices, les plantes parasites sont considérées comme les plus nuisibles car elles occasionnent des pertes agronomiques pouvant représenter jusqu'au quart des pertes totales dues aux adventices (Rodenburg *et al.* 2010 ; Rodenburg *et al.* 2015a ; b).

## 2. Problématique

En riziculture, les principales adventices parasites d'importance économique sont *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth., *Striga asiatica* (L.) Kuntze et *S. hermonthica* (Del) Benth. (Rodenburg *et al.* 2010; 2015a ; b). L'évolution actuelle de la riziculture et surtout l'extension de cette culture aux milieux marginaux comme les bas-fonds et les zones à hydromorphie permanente ou temporaire est à même de contribuer à l'extension de l'infestation des parcelles rizicoles par les adventices parasites car ces milieux constituent leur habitat naturel. Compte tenu même de la capacité des plantes parasites à s'affranchir de leur environnement d'origine et à s'adapter à d'autres environnements disponibles, l'infestation des plantes parasites est susceptible également d'évoluer dans les contextes actuels et à venir de changements climatiques (Rodenburg *et al.* 2010). Ainsi, *Rhamphicarpa fistulosa*, plante hémiparasite retrouvée initialement dans la végétation naturelle des milieux de marais s'adapte de façon remarquable aux céréales et particulièrement au riz dont la culture s'est étendue dans ces zones marginales. *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth., (Orobanchaceae, Olmstead *et al.* 2001) est une plante parasite facultative épirhize annuelle qui parasite les céréales comme le riz, le maïs, le sorgho et le mil (Ouédraogo *et al.* 1999). Cependant le riz semble être devenu l'hôte préféré de *R. fistulosa* qui passe ainsi du statut de plante parasite d'importance mineure au statut de plante parasite à caractère de

fléau agronomique (Rodenburg *et al.* 2015a). Jusqu'alors peu d'attention a été accordée à cette plante parasite par la recherche scientifique et la vulgarisation agricole. En effet la morphologie de la plante (feuilles filiformes) fait passer de façon presque inaperçue ce parasite avant sa floraison ou avant les dommages physiologiques visibles sur les plants de riz. Par ailleurs, les agriculteurs la confondent souvent avec les espèces du genre *Striga* en la désignant d'ailleurs comme étant le « *Striga* du riz ». Les récents efforts pour le développement de la filière rizicole africaine ont mis en évidence la présence quasi permanente de cette plante parasite dans les rizières de bas-fond à l'échelle continentale en Afrique, de l'Est à l'Ouest et du Sud au Nord, ainsi qu'à Madagascar (Rodenburg *et al.* 2011 ; 2015a), avec des pertes de rendement pouvant être supérieures à 60 % (Kayeke *et al.* 2010 ; Rodenburg *et al.* 2011). Ceci a amené la recherche rizicole à s'intéresser à son parasitisme sur le riz. Cependant, les informations sont encore très fragmentaires sur sa biologie et les traits fonctionnels et d'histoire de vie du couple riz-*Rhamphicarpa*.

Au Togo, *R. fistulosa* a été mentionné pour la première fois en 2003 comme une contrainte biotique majeure de la riziculture de bas-fond dans la Région des Savanes au nord du Togo, au cours d'une étude de caractérisation des bas-fonds du Togo effectuée par le consortium des bas-fonds (MAEP-ITRA 2003). Depuis, aucune étude scientifique n'a réellement été conduite pour déterminer sa distribution et l'ampleur de son infestation en riziculture. L'intérêt porté sur la Région des Savanes dans cette étude tient du fait que c'est l'une des trois premières régions à caractère fortement agricole du pays totalisant 20 % des superficies rizicoles du Togo et représentant un des principaux greniers céréaliers du pays (DSID 2005). La riziculture de bas-fond est fortement représentée dans cette région et est majoritairement pratiquée sur des parcelles sans aménagement et très pauvres, par des femmes, avec des outils agricoles traditionnels et une faible utilisation d'intrants chimiques. Des prospections et enquêtes de terrain préliminaires réalisées au cours des campagnes agricoles de 2010 et 2011 par les chercheurs de l'Institut Togolais de Recherche Agronomique (ITRA) ont permis de se rendre compte de l'extension de l'infestation de *R. fistulosa* dans la Région des savanes. Dans le contexte actuel de développement de la riziculture de bas-fond sur le plan national togolais, il s'avère donc indispensable de caractériser l'étendue actuelle et l'ampleur de l'infestation de *R. fistulosa*, de déterminer les traits fonctionnels qui déterminent son succès dans le cadre du parasitisme sur le riz et de proposer des solutions pour sa gestion intégrée et durable en milieu paysan.

### 3. Objectifs de la thèse

Les connaissances actuelles de la biologie et de l'écologie de *R. fistulosa* sont encore fragmentaires. Dans le cas du Togo, le parasitisme de *R. fistulosa* n'a jamais fait l'objet d'une étude scientifique sauf des rapports sporadiques et informels sur la présence et la propagation du parasite. La riziculture de bas-fond est non seulement une composante majeure de la stratégie de développement de la filière rizicole en Afrique sub-saharienne et plus particulièrement au Togo, mais elle constitue également une source de revenus substantielle pour des producteurs en majorité des femmes dans le cas du Nord-Togo, financièrement et socialement défavorisées. L'infestation et l'extension de *R. fistulosa* dans ces milieux marginaux est une menace pour les objectifs d'autosuffisance et de sécurité alimentaire formulés par les pouvoirs publics mais aussi une menace dans le cadre de la lutte contre la pauvreté. Notre étude s'inscrit donc dans un contexte général de lutte contre la pauvreté et l'insécurité alimentaire avec pour objectif finalisé d'améliorer à terme la productivité du riz de bas-fond grâce à l'identification et à la caractérisation des principales contraintes biotiques agissant sur sa production. Dans ce contexte, la présente étude cherche à répondre à quatre principales questions à savoir :

- Comment est répartie l'infestation de *Rhamphicarpa fistulosa* dans la Région des Savanes au nord du Togo et quels sont les facteurs biotiques et abiotiques qui sont corrélés avec sa présence et son abondance ?

- Quelles sont les conditions et les caractéristiques de germination des graines de *R. fistulosa* ? La présence d'un hôte influence-t-elle les performances de germination de *R. fistulosa* ?
- En absence et en présence d'un hôte adéquat, quelle est la durée de chaque stade de développement du cycle de vie de *R. fistulosa* ? Dans quelle mesure la présence de l'hôte influence-t-elle les stades de développement de *R. fistulosa* ?
- En présence/absence de son hôte principal qui est le riz, *R. fistulosa* parasite-t-il d'autres plantes cultivées/adventices ? Ces plantes représentent-elles des hôtes intermédiaires potentiels pour l'augmentation des stocks semenciers du parasite dans les sols de bas-fonds infestés ?

Compte tenu des problématiques soulevées, l'objectif général de la présente étude s'inscrit donc dans la contribution à une meilleure connaissance de l'infestation de *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth. en riziculture de bas-fonds dans la Région des Savanes (Togo) afin d'aider à la mise en place de stratégies de lutte durables et efficaces contre ce parasite. Plus spécifiquement, il s'agira de :

- caractériser dans un premier temps l'étendue actuelle et l'ampleur de l'infestation de *R. fistulosa* dans la zone de l'étude. Ce premier volet portera particulièrement sur l'étude de la répartition de l'infestation, des caractéristiques socio-agronomiques des bas-fonds et l'étude des gradients environnementaux qui expliquent le mieux les niveaux d'infestation et la composition de la flore adventices des bas-fonds ;
- dans un second temps, étudier les interactions hôte-parasite entre *R. fistulosa* et différentes plantes hôtes ou potentiellement hôtes ;
- caractériser enfin la diversité et la structure des populations de *R. fistulosa* retrouvées au Togo, dans un but de déterminer l'origine de l'infestation et les flux de gènes possibles.

#### 4. Organisation du document

Le présent document est composé de trois chapitres, dont un est rédigé sous forme de publications scientifiques en anglais :

- Le premier chapitre correspond à une revue bibliographique re-situant le cadre de l'étude en présentant les caractéristiques physiques et socio-économiques de la zone d'étude, les connaissances générales sur le riz et la riziculture en Afrique et au Togo, et pour finir les connaissances générales sur les plantes parasites et en particulier les connaissances actuelles sur le parasitisme de *Rhamphicarpa fistulosa* en riziculture ;
- Le chapitre II est intitulé « Infestation de *Rhamphicarpa fistulosa* dans les bas-fonds rizicoles au Nord du Togo : caractérisation géographique, environnementale et écologiques » et décrit d'abord l'état de l'infestation des bas-fonds et les caractéristiques socio-économiques de ces bas-fonds, analyse ensuite les facteurs environnementaux qui expliquent séparément ou conjointement les niveaux d'infestation rencontrés et la composition de la flore adventice des rizières de bas-fonds ;
- Le chapitre III est intitulé « Etude des interactions entre *Rhamphicarpa fistulosa* et différentes espèces hôtes » et est constitué de trois parties correspondant à deux projets de publications scientifiques et une étude complémentaire. Le premier projet de publication, rédigé en anglais, porte sur l'étude de la durée de dormance des graines de *R. fistulosa* et les conditions de levée de la dormance primaire et ou secondaire de ces graines. Le second projet de publication scientifique, également rédigé en anglais, porte sur l'analyse, en conditions contrôlées en serre, des traits de vie et de la performance reproductive de *R. fistulosa* sur son hôte principal le riz, mais également en présence d'hôtes potentiels tels que le soja et la tomate, cultures souvent installées en début ou en fin de saison pluviale sur les parcelles rizicoles dans les bas-fonds du Nord-Togo. La troisième partie est une étude complémentaire pour

confirmer/infirmier le parasitisme de *R. fistulosa* sur différentes plantes adventices du riz mais aussi sur d'autres plantes cultivées dans les bas-fonds rizicoles du Nord-Togo.

Enfin, une conclusion générale vient résumer les résultats les plus novateurs acquis lors de cette thèse. En conclusion, sont également présentées les perspectives de recherche pour progresser dans la compréhension des mécanismes de parasitisme de *R. fistulosa* sur les cultures d'importances majeures dans les milieux défavorisés en Afrique et plus particulièrement au nord du Togo. Sept annexes dont deux sont des articles publiés dans des revues scientifiques complètent cette thèse.

## **CHAPITRE I**

### **Revue bibliographique**

## I-1. Situation géographique et caractéristiques physiques et socio-économiques de la Région des Savanes

La Région des Savanes (Figure I-1), située dans la partie la plus septentrionale du Togo, s'étend entre 10°45' et 11°15' de latitude Nord et entre 0°30' et 1° de longitude Est. Limitée au sud par la Région de la Kara, ses autres limites sont les frontières du Togo à savoir le Burkina-Faso au nord, le Bénin à l'est et le Ghana à l'Ouest. Sa superficie est de 8470 km<sup>2</sup>, soit 15 % de la superficie totale du Togo (Djani 2007). Cette région est découpée en cinq préfectures administratives : Cinkassé, Tone, Tandjoaré, Kpendjal et Oti avec comme chefs-lieux respectifs Cinkassé, Dapaong, Tandjoare, Mandouri et Mango.

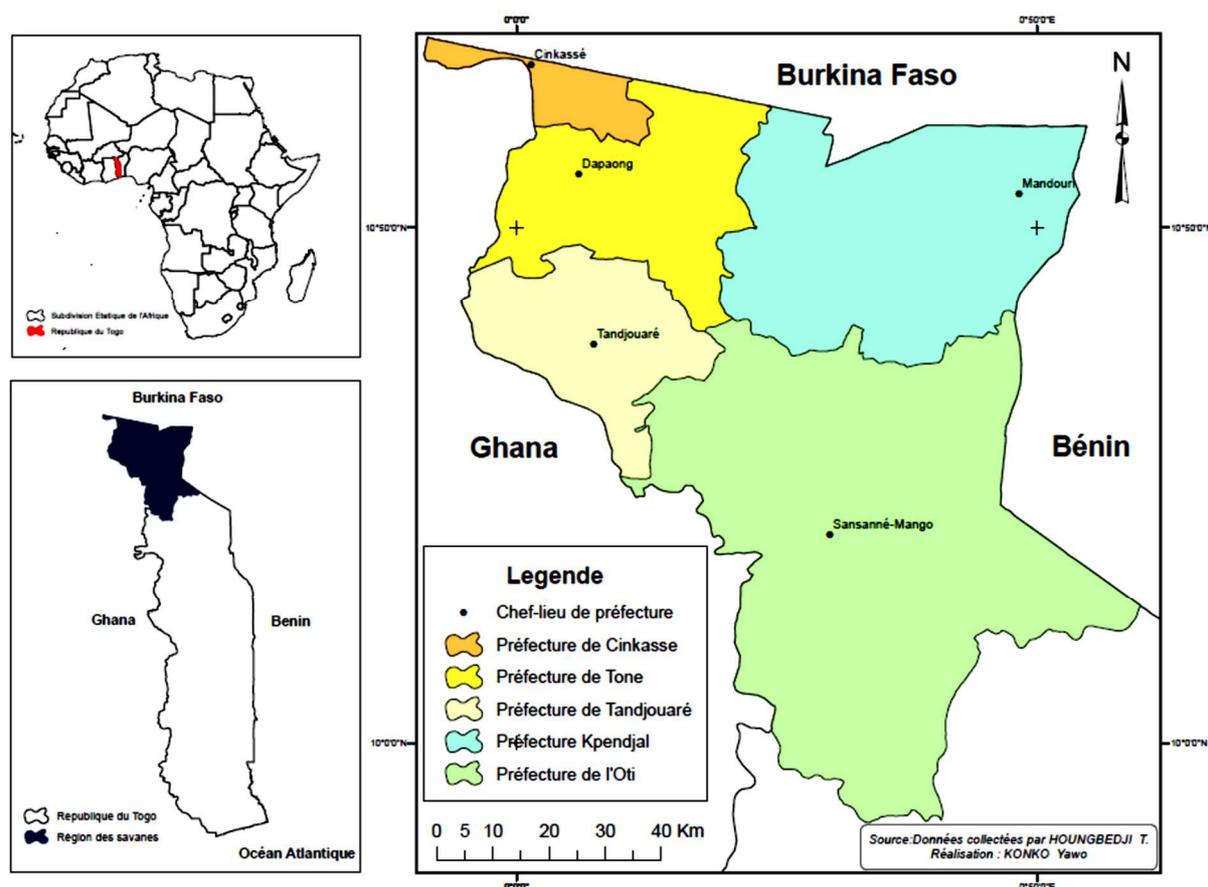


Figure I-1. Situation géographique du Togo (B) en Afrique (A), et subdivisions administratives de la Région des Savanes du Togo (C).

### I-1.1. Caractéristiques physiques

La Région des Savanes est marquée par les plateaux de Dapaong-Bombouaka et la plaine de l'Oti ainsi que par la présence de bourrelets alluviaux isolant des zones marécageuses et inondables propices à la riziculture et aux cultures de contre saison telles que la tomate, les choux et les oignons. Au nord de Dapaong vers la frontière avec le Burkina-Faso s'étend une vaste pénéplaine peu accidentée et dominée par des buttes tabulaires atteignant parfois 300 m d'altitude, tandis qu'au sud de Dapaong jusqu'au Nord de Mango-Barkoissi (préfecture de l'Oti), le relief devient plus varié et plus contrasté avec deux lignes de crêtes caractéristiques : le plateau de Bombouaka culminant à environ 515 m, marqué par un escarpement savanes presque continu traversant toute la région allant du Nord-Est au Sud-Ouest et se prolongeant vers le Ghana, et le plateau de Dapaong, culminant à 345 m (Figure I-2). Ces deux lignes de crêtes dominent la dépression de la Fosse aux Lions drainée par la rivière Koulougona. La plaine de l'Oti au sud de la région constitue la majeure partie du bassin versant du fleuve Oti qui coule du Nord-

Est vers le Sud-Ouest dans la plaine de Mandouri-Mango et qui constitue avec son confluent le Koumongou les seuls cours d'eau à écoulement permanent dans la région (Djani 2007).

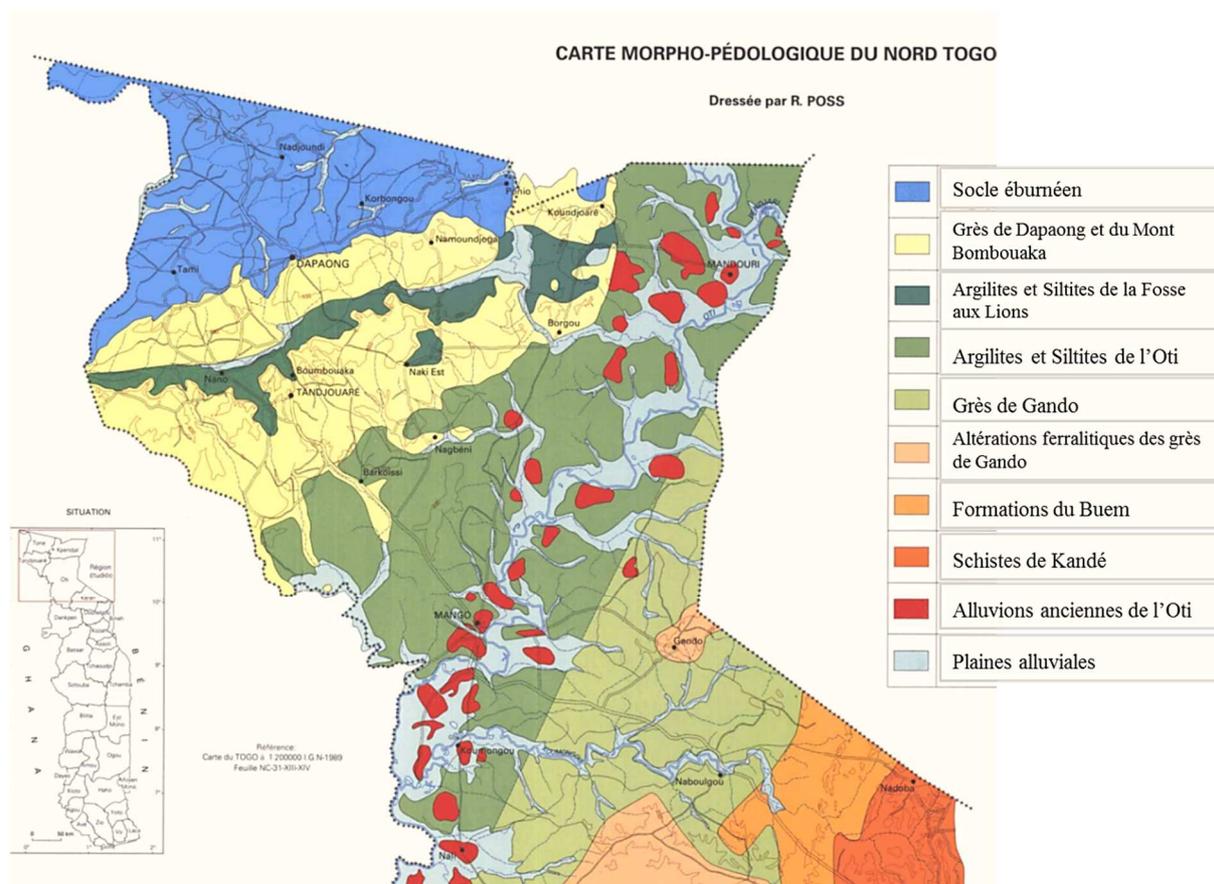


Figure I-2. Carte morpho-pédologique de la Région des Savanes (Togo).  
Source : adapté de Poss (1996).

Les sols de la région ont évolué sur un socle granitique au nord, une couverture sédimentaire gréseuse au centre et une couverture sédimentaire avec des sols ferrugineux tropicaux ou hydromorphes au sud (Djani 2007). Dans la majorité des cas, ces sols sont appauvris en éléments nutritifs et surtout en matière organique. Les sols les plus dégradés se retrouvent dans les préfectures de Tone et Cinkassé (URD 2006). A l'inverse, il faut noter la présence de plus de 30 000 ha de sols lourds hydromorphes dans la vallée de l'Oti.

La Région des savanes est sous l'influence d'un climat soudano-guinéen caractérisé par une longue saison sèche qui s'étend d'octobre-novembre à avril-mai. La saison des pluies ne dure que 4 à 5 mois, avec de fréquentes absences de pluie plus ou moins longues qui bloquent ou ralentissent parfois le démarrage des activités agricoles et qui rallongent les cycles végétatifs des cultures avec pour conséquence une baisse de la productivité. Les moyennes pluviométriques sont de l'ordre de 800 à 1000 mm d'eau avec une diminution du sud vers le nord de la région (URD 2006). Les pluies sont souvent concentrées sur un nombre réduit de journées avec des maxima souvent enregistrés en juillet-août et septembre (Figure I-3). Cette concentration pluviométrique engendre des épisodes de ruissellement entraînant une érosion importante (URD 2006). La température moyenne annuelle est 28,1 °C (Poch & Ubalde 2006). Les maxima sont enregistrés en mars-avril (38 °C) et les minima (18-19 °C) correspondent aux nuits de novembre à janvier marquées par l'harmattan, vent sec et poussiéreux qui souffle de novembre à mars en provenance de l'anticyclone du Sahara. L'humidité relative atteint 86 % en saison des pluies et descend jusqu'à 15 % en saison sèche. Au cours de la journée, l'humidité relative

diminue aux heures les plus chaudes et augmente à la tombée de la nuit. L'évapotranspiration mensuelle varie entre 105 et 167 mm faisant de la Région des savanes la plus aride du pays (Kintche 2011).

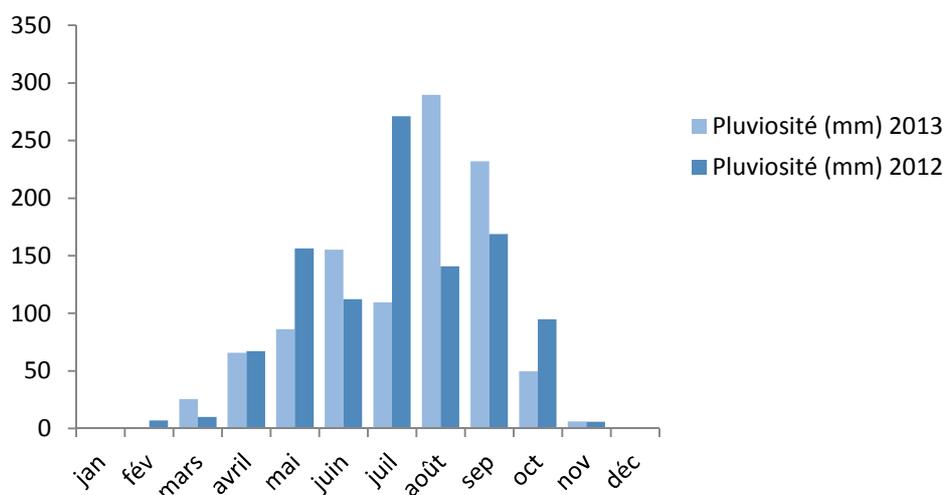


Figure I-3. Pluviométrie mensuelle (en mm) en 2012 et 2013

Source : données de la campagne agricole 2012-2013 de l'Institut de Conseil et d'Appui Technique du Togo (ICAT).

La végétation est caractérisée par des forêts galeries dominées par des espèces comme *Anogeissus leiocarpus* (DC.) Guill. & Perr., *Diospyros mespiliformis* Hochst. ex A. DC., et *Mitragyna inermis* (Willd.) O. Kuntze le long des cours d'eau, et des savanes boisées ou arborées qui évoluent de nos jours en savanes arbustives en raison des pressions anthropiques comme l'exploitation agricole ou pastorale. Les zones de forêt denses semi-décidues sont généralement protégées par le statut de forêts classées ou de réserve de faune à l'exemple des forêts classées de Galangashi, de la Fosse aux Lions et de l'Oti-Mandouri situées dans les préfectures de l'Oti et de Kpendjal (Folega *et al.* 2012 ; Polo-Akpisso *et al.* 2015). Il est à noter également la présence d'essences forestières comme *Azelia africana* Hook., *Anogeissus leiocarpus* (DC.) Guill. & Perr., *Ceiba pentandra* (L.) Gaert., *Diospyros mespiliformis* Hochst. ex A. DC, *Pterocarpus erinaceus* Poir., et d'essences alimentaires ou médicinales telles que *Adansonia digitata* L. (Baobab), *Parkia biglobosa* (Jacq.) R.Br. ex G. Don (Néré), *Tamarindus indica* L. (Tamarinier) et *Vittelaria paradoxa* C.F. Gaertn. (Karité). Ces essences alimentaires constituent également l'essentiel du couvert végétal dans les zones soumises à la pression démographique et à l'exploitation agricole (Planche I-1).



Planche I-1. Paysage de l'espace agricole dans la Région des Savanes montrant quelques pieds de *P. biglobosa* (Néré) et *V. paradoxa* (karité).

## I-1.2. Caractéristiques socio-économiques

### I-1.2.1. Population

Les plus importants groupes ethniques de la région sont les Moba (42 %) et les Gourma (28 %) au nord, et les Tchokossi (8 %) et Ngam-Gam (7,3 %) au sud (URD 2006). Selon les résultats du 4<sup>ème</sup> recensement de la population et de l'habitat effectué en 2010, la Région des savanes compte près de 828 224 habitants, soit 13 % de la population nationale (RGPH4 2011). La croissance moyenne annuelle est de 3,18 % ce qui est au-dessus de la moyenne nationale de 2,84 %, et la densité moyenne de la population qui était de 38 hab·km<sup>2</sup> en 1981 a atteint 96 hab·km<sup>2</sup> en 2010. La population de la région est majoritairement agricole (MAEP-TOGO 2013).

### I-1.2.2. Activité agricole et principales productions agricoles

L'agriculture, essentiellement de subsistance, constitue l'activité économique principale de près de 90 % de cette population (MAEP-TOGO 2013). La taille moyenne d'une exploitation agricole (détenue par un ménage agricole) est environ 3,6 ha tandis que près de 82 % des parcelles individuelles ont une taille inférieure à 0,5 ha (MAEP-TOGO 2014). C'est une agriculture consommatrice de main d'œuvre familiale fournie essentiellement par les femmes et les enfants (Planche I-2). De façon générale, les femmes constituent la principale force productrice de toutes les activités économiques de la région car elles participent à la production, à la transformation et à la conservation des produits agricoles (MAEP-TOGO 2014). Elles interviennent aussi bien dans les activités de défrichage (40 % de la population agricole) que dans le labour (26 %), le semis (70 %), l'entretien (51 %) et la récolte (55 %).



Planche I-2. Travaux de désherbage manuel dans des parcelles de riz par des femmes (A) et des jeunes filles (B). La densité agraire, qui correspond au rapport de la population vivant de l'agriculture à la superficie cultivée, permet de mieux appréhender la distribution spatiale de la population rurale. Selon les travaux de l'URD (2006), on peut ainsi distinguer trois zones de peuplement (Figure I-4) :

- les zones faiblement peuplées dont la densité agraire est inférieure à 59 hab·km<sup>2</sup>. Elles correspondent aussi aux aires géographiques à bonne et à moyenne aptitudes agricoles du nord-est, de l'est et du sud-ouest de la région avec une pluviométrie annuelle atteignant 1100 mm d'eau ;
- les zones moyennement peuplées où la densité agraire est comprise entre 59 et 86 hab·km<sup>2</sup>. Elles coïncident avec les aires à faible aptitude agricole du nord et de l'ouest avec une pluviométrie annuelle égale ou inférieure à 1000 mm d'eau ;
- les zones densément peuplées où la densité agraire est supérieure à 86 hab·km<sup>2</sup>. Elles sont situées dans les aires à aptitude agricole moyenne de l'extrême nord et nord-ouest de la région. La pluviométrie annuelle y est également moins abondante (< ou égale à 1000 mm d'eau).

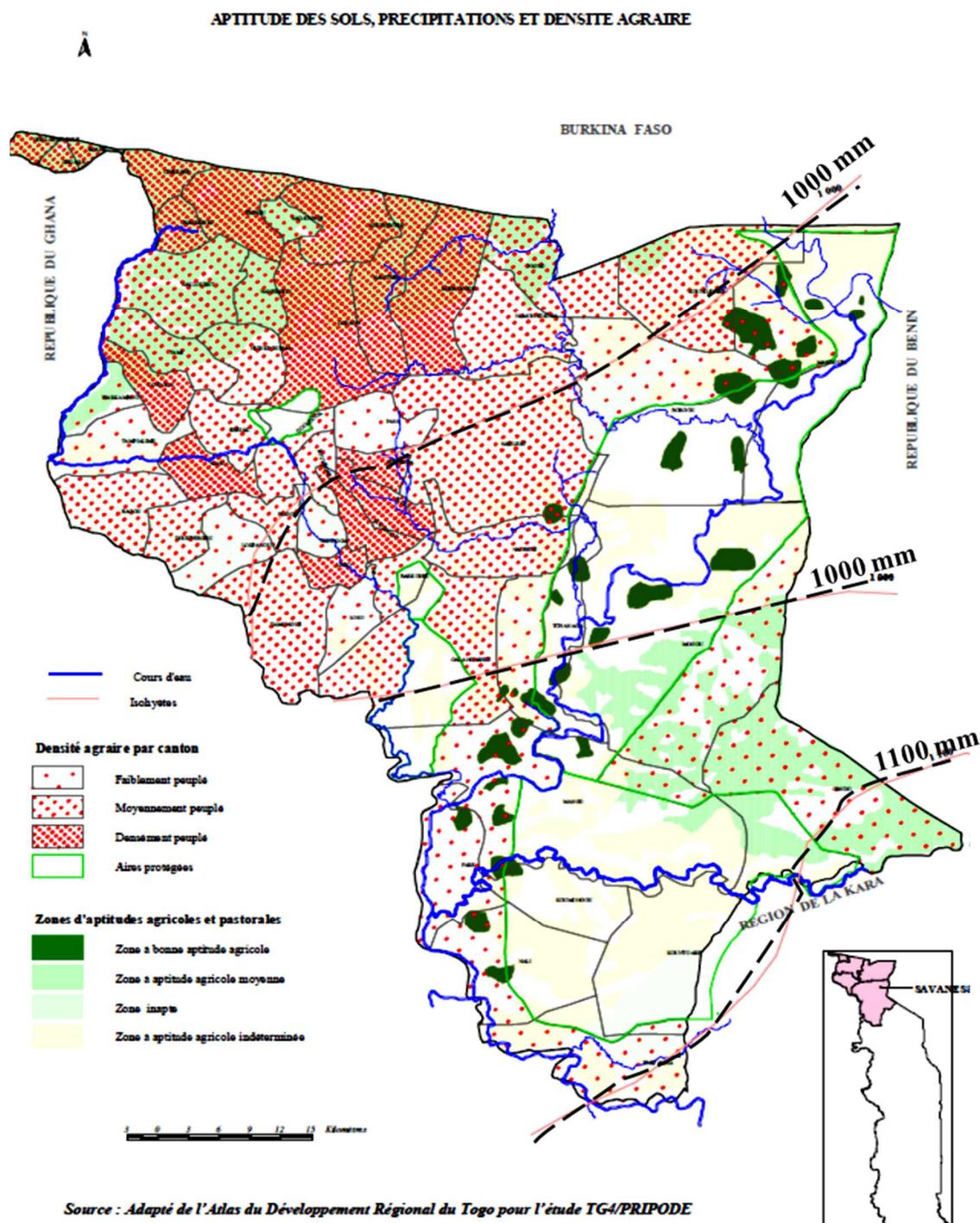


Figure I-4. Densité agraire, aptitude des sols et précipitations dans la Région des Savanes.  
 Source : adapté de URD (2006).

Les productions céréalières de la région représentent 18 % des productions nationales avec le mil, le riz, le sorgho et le maïs (Planche I-3) représentant respectivement 62, 39, 27 et 10 % de la production nationale des céréales (MAEP-TOGO 2014). Les productions de légumineuses représentent 21 % de celle du pays avec le voandzou, l'arachide, le soja et le haricot représentant respectivement 45, 32, 32 et 17 % de la production nationale. L'arachide et le coton sont les principales cultures de rente (36 % des productions de rente). En matière de semences, les agriculteurs utilisent majoritairement des semences de type traditionnel (85 %) provenant soit de leurs précédentes récoltes ou du marché local

contre 15 % de semences améliorées acquises auprès des services de vulgarisation de l'Etat ou des organisations non gouvernementales (ONG) locales (MAEP-TOGO 2014). La culture des produits maraîchers tels que la tomate, l'oignon, le chou, les haricots verts et carottes mais aussi des légumes (Planche I-3) représentent 24 % de la production nationale et prend de plus en plus d'essor car participant à l'amélioration des revenus des productrices et producteurs (MAEP-TOGO 2013). La Région des savanes est la principale région à vocation pastorale sur le plan national. L'élevage y est toujours associé à l'agriculture pour 86 % des ménages agricoles (MAEP-TOGO 2013). Il est essentiellement constitué de bovins, porcins, ovins, volaille et caprins, représentant respectivement 49, 33, 28, 23 et 21 % des effectifs nationaux (MAEP-TOGO 2014). La région totalise 37 % de l'utilisation nationale d'engrais de synthèse et 86 % de l'utilisation d'engrais organique. Cependant, seule près de 38 % des parcelles vivrières reçoivent des engrais de synthèse et les doses de fertilisation appliquées sont souvent en dessous des recommandations nationales qui sont de 100 kg·ha<sup>-1</sup> pour le NPK et, 100 kg ha<sup>-1</sup> pour l'urée. Le plus souvent, les agriculteurs ayant très peu de moyens financiers utilisent du fumier composté, en général seulement pour la culture du maïs (Sebastià *et al.* 2008).

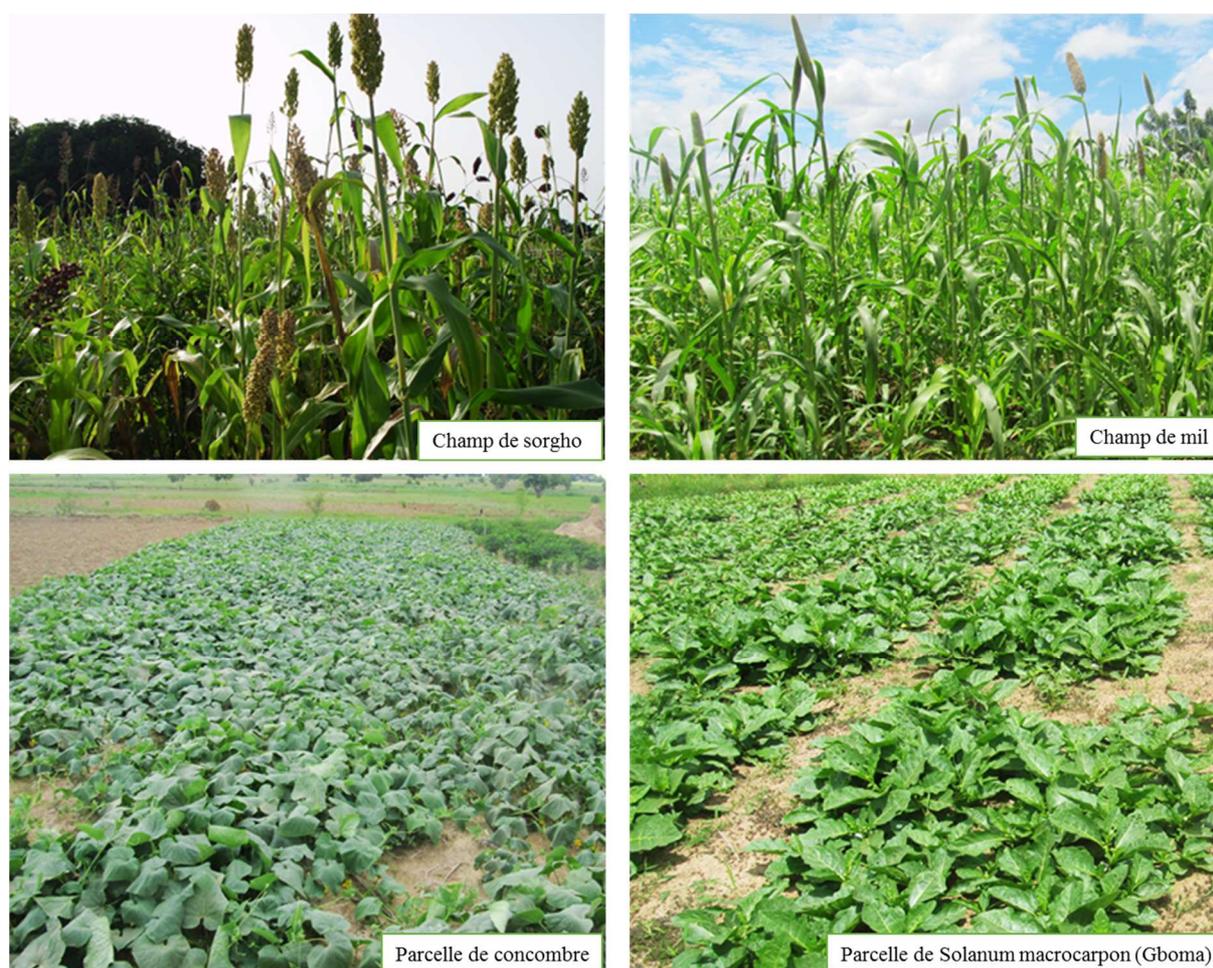


Planche I-3. Quelques cultures céréalières et maraîchères produites dans la Région des savanes.

### I-1.2.3. Caractéristiques du système de production en milieu rural

Le système foncier togolais est traditionnellement géré par le droit coutumier (MAEP-TOGO 2010 ; 2014). L'administration coutumière du patrimoine foncier est assurée par trois autorités dont les fonctions sont plus ou moins séparées : le chef de terre, le chef politique et le chef de clan ou de lignage (Djani 2007 ; URD 2006). Le chef de lignage détient des droits sur la terre du lignage et veille à sa

répartition entre ses membres de façon à assurer la subsistance de chacun. Le chef de famille ou chef de ménage veille à obtenir du chef de clan la ou les parcelles qui lui sont nécessaires pour sa famille. Ainsi, le jeune homme en âge de fonder un foyer a le droit d'exiger de son père que celui-ci lui cède une parcelle, ou lui en obtienne une auprès du chef de lignage. A partir de ce moment, il la cultivera pour son propre compte, quitte à continuer à aider son père à cultiver sa ou ses parcelles.

Dans la Région des Savanes, le mode de faire valoir direct qui consiste en l'acquisition des terres par droit d'héritage, achat ou gage est le plus répandu (87,3 %). Les difficultés d'accès au foncier agricole y sont plus accentuées que dans les autres régions du pays (MAEP-TOGO 2014). Les terres acquises par héritage représentent 72,5 % tandis que le mode d'accès par prêt ou usufruit ne représente que 7,5 % de l'ensemble des modes d'accès.

Dans cette région, la femme n'a aucun droit à la terre sauf à cultiver celle de son père, de son frère ou de son mari. La plupart du temps, les femmes exploitent les parcelles les plus dégradées par plusieurs années de surexploitation. Cette situation rend presque vains les efforts qu'elles déploient en vue d'accroître leurs productions. De plus, elles ont un accès réduit à l'acquisition des intrants et matériels agricoles (culture attelée, tracteurs et engrais), ce qui se ressent considérablement au niveau des rendements de leurs parcelles. En vue de venir en aide à ces femmes et de les intégrer dans les projets de développement rural, les ONG et associations à l'instar de l'ONG RAFIA accompagnent les populations un peu partout dans la région.

## **I-2. Le riz**

Le riz est la deuxième céréale après le maïs en termes de surface cultivée et de quantité produite (FAO 2013). Il représente la base de l'alimentation de plus de la moitié de la population mondiale (GRiSP 2013 ; Seck *et al.* 2012). Avec le maïs et le blé, il représente 42,5 % des apports énergétiques alimentaires et 37 % des apports en protéines dans l'alimentation de la population mondiale (FAO 2016b). L'Asie domine l'économie du riz avec plus de 90 % de la production mondiale loin devant l'Afrique (3,6 %) et l'Amérique du Sud (3,3 %) (FAO 2016a ; GRiSP 2013). Les cinq premiers producteurs mondiaux du riz sont par ordre d'importance la Chine, l'Inde, l'Indonésie, le Bangladesh et le Vietnam (Tableau I-1). Le Brésil (Amérique du Sud), les Etats-Unis (Amérique du Nord), l'Egypte (Afrique du Nord), le Nigeria (Afrique de l'Ouest) et Madagascar (Afrique du Sud) sont les autres grands pays producteurs du riz sur le plan mondial en dehors des pays de l'Asie.

### ***I-2.1. Taxonomie, origine et domestication du riz***

Le riz appartient au genre botanique *Oryza*, à la famille des Poaceae et à la tribu des *Oryzaceae* (Onwueme & Sinha 1991 ; Vaughan & Morishima 2003). Le genre *Oryza* comporte 23 espèces regroupées en quatre complexes d'espèces de caractères écologiques et agronomiques différents, et deux espèces isolées (Tableau I-2). Le complexe *O. sativa*, caractérisé par le génome AA à l'état diploïde ( $2n = 24$ ), comprend des espèces sauvages et les deux espèces cultivées *O. sativa* L. et *O. glaberrima* Steud.

Tableau I-1. Volume produit et estimé et prévisions mondiales de riz paddy de 2011 en 2016  
Source : FAO (2016a).

	2011-2013	2014	2015	2016	Variation annuelle		2015	
	Moyenne		Estimation	Prévision	2016 / 2015		Précédent	Révision
	millions de tonnes							
						%		
<b>MONDE</b>	735.9	744.2	738.2	745.5	7.3	1.0	740.2	-1.9
Pays en développement	710.4	717.7	713.2	719.1	5.9	0.8	715.1	-1.9
Pays développés	25.5	26.5	25.0	26.4	1.4	5.7	25.1	-0.1
<b>ASIE</b>	667.5	672.9	667.8	675.0	7.7	1.1	669.7	-1.9
Bangladesh	50.8	51.8 G	52.3	52.9	0.6	1.2	52.5	-0.2
Cambodge	9.2	9.3 G	9.2 G	9.4	0.1	1.4	9.2 G	-
Chine	204.6	208.2	209.8	211.2	1.4	0.7	209.0	0.7
dont Chine (continentale)	202.9	206.5 G	208.3 G	209.5	1.3	0.6	207.5 G	0.7
Inde	158.6	158.2 G	155.4 G	158.4	3.0	1.9	155.7	-0.3
Indonésie	68.7	70.8 G	73.0	71.9	-1.1	-1.5	73.0	-
Iran, Rép. Islamique d'	2.2	2.3 G	2.7 G	2.8	0.1	3.7	2.8	-0.1
Japon	10.8	10.8 G	10.5 G	10.6	0.1	1.2	10.7	-0.2
Corée, Rép. de	5.6	5.6 G	5.8 G	5.6	-0.2	-3.0	5.8 G	-
RDP Lao	3.2	3.4	3.2	3.4	0.1	3.4	3.2	-
Malaisie	2.6	2.6 G	2.7 G	2.6	-0.1	-3.1	2.7 G	-
Myanmar	28.3	28.2 G	27.5 G	28.0	0.5	1.9	28.4	-0.9
Népal	4.9	4.8 G	4.3 G	4.8	0.5	12.6	4.3 G	-
Pakistan	9.2	10.5 G	9.9 G	9.9	0.0	0.0	9.9 G	-
Philippines	18.0	18.9 G	17.9 G	18.7	0.7	4.0	17.9	0.1
Sri Lanka	4.1	3.4 G	4.8 G	4.8	-0.1	-1.4	4.8 G	0.0
Thaïlande	37.6	33.2	28.7	30.3	1.6	5.6	29.3	-0.6
Viet Nam	43.4	45.0 G	45.2 G	44.5	-0.7	-1.6	45.1	0.1
<b>AFRIQUE</b>	26.9	28.8	28.5	29.1	0.6	2.2	28.4	0.0
Afrique du Nord	6.0	6.3	5.9	6.1	0.2	3.4	6.0	0.0
Égypte	5.9	6.2	5.9	6.1	0.2	3.4	5.9	-
Afrique de l'Ouest	12.9	14.0	14.6	14.9	0.3	2.1	14.5	0.0
Côte d'Ivoire	0.7	0.8	0.9	0.9	0.0	2.2	0.8	0.1
Guinée	1.9	2.0 G	2.0 G	2.1	0.0	0.6	2.0 G	-
Mali	2.0	2.2 G	2.3 G	2.4	0.1	3.0	2.5 G	-0.1
Nigéria	4.6	4.9	4.8	4.8	0.0	1.1	4.8	-
Sierra Leone	1.2	1.2	1.3	1.3	0.0	0.8	1.2	0.1
Afrique Centrale	0.5	0.6	0.5	0.5	0.0	-0.2	0.5	-
Afrique de l'Est	2.7	3.2	3.0	3.1	0.1	2.0	3.0	0.0
Tanzanie, Rép.-Unie de	2.1	2.6 G	2.4	2.5	0.1	2.1	2.4	-
Afrique du Sud	4.7	4.6	4.3	4.3	0.0	1.1	4.3	0.0
Madagascar	4.2	4.0 G	3.7 G	3.8	0.1	2.1	3.7 G	-
Mozambique	0.3	0.4 G	0.4 G	0.3	0.0	-4.8	0.4 G	-
<b>AMÉRIQUE CENTRALE 1/</b>	3.0	3.0	2.7	2.8	0.1	1.9	2.9	-0.1
Cuba	0.6	0.6 G	0.5	0.5	0.0	2.2	0.5	-0.1
République dominicaine	0.9	0.9 G	0.9 G	0.9	0.0	1.6	0.9	0.0
<b>AMÉRIQUE DU SUD</b>	24.5	24.7	25.6	23.7	-1.9	-7.4	25.6	0.0
Argentine	1.6	1.6 G	1.6 G	1.5 G	-0.1	-4.5	1.6 G	-
Brésil	12.3	12.1 G	12.4 G	11.2 G	-1.3	-10.2	12.4 G	-
Colombie	2.0	1.9 G	2.1	2.0	-0.1	-3.2	2.0	0.1
Équateur	1.2	1.2 G	1.2	1.2	0.0	0.8	1.2	0.0
Pérou	2.9	2.9 G	3.1 G	3.2	0.0	1.2	3.1	0.0
Uruguay	1.5	1.3 G	1.4 G	1.3	-0.1	-6.9	1.4	0.0
<b>AMÉRIQUE DU NORD</b>	8.7	10.1	8.7	10.4	1.7	19.7	8.7	0.1
États-Unis d'Amérique	8.7	10.1 G	8.7 G	10.4	1.7	19.7	8.7 G	0.1
<b>EUROPE</b>	4.3	4.0	4.2	4.2	0.0	0.4	4.2	0.0
Union européenne	3.1	2.9 G	3.0 G	3.0	0.0	-0.4	3.0 G	0.0
Russie, Féd. de	1.0	1.0 G	1.1 G	1.1	0.0	1.9	1.1	0.0
<b>OCÉANIE</b>	1.0	0.8	0.7	0.3	-0.4	-56.3	0.7	-
Australie	0.9	0.8 G	0.7 G	0.3 G	-0.4	-57.9	0.7 G	-

Toutes les variétés cultivées viennent des deux espèces *O. glaberrima* originaire de l'Afrique de l'Ouest et *O. sativa* originaire de l'Asie (Bezançon 1993). L'espèce africaine *O. glaberrima* est caractérisée par sa tolérance aux maladies, insectes et mauvaises herbes, par sa ligule courte et tronquée ovale, les glumelles glabres et une panicule peu ramifiée (Jones *et al.* 1997 ; Vaughan *et al.* 2008). En revanche, l'espèce asiatique très productive mais moins rustique possède des caractères distinctifs comme une longue ligule bifide et une panicule légèrement retombante à maturité (Wopereis *et al.* 2009). L'égrenage spontané peut être aussi un caractère distinctif car elle est souvent plus importante chez *O. glaberrima* que chez *O. sativa*. L'espèce la plus cultivée dans le monde est *O. sativa* qui présente une très grande diversité de formes classées en deux sous-espèces *indica* et *japonica* sur la base des caractères morphologiques et physiologiques et du comportement en croisement (Garris *et al.* 2005 ;

Sang & Te 2007 ; Vaughan *et al.* 2008). L'espèce *O. glaberrima* est moins diversifiée avec principalement deux types : un type dressé, précoce avec peu d'entre-nœuds et cultivé dans les écosystèmes pluviaux, et un type flottant et tardif (Bezançon 1993 ; Vaughan *et al.* 2008).

Les deux espèces de riz *O. sativa* et *O. glaberrima* aurait été indépendamment domestiquées il y a plusieurs milliers d'années respectivement en Asie et en Afrique de l'Ouest (Sweeney *et al.* 2007 ; Vaughan *et al.* 2008 ; Wang *et al.* 2014). Le riz africain *O. glaberrima* proviendrait directement de l'espèce sauvage annuelle *O. barthii* A. Chev. Il aurait été domestiqué il y a près de 3000 ans en Afrique de l'Ouest (Jones *et al.* 1997 ; Wang *et al.* 2014), tandis que le riz asiatique *O. sativa* aurait été domestiqué il y a près de 9000 ans en Asie et aurait pour ancêtre direct l'espèce sauvage *O. rufipogon* Griff. et pour berceau les contreforts de l'Himalaya et de la Chine (Jiang & Liu 2006 ; Londo *et al.* 2006 ; Molina *et al.* 2011). Le riz asiatique aurait ensuite été introduit en Grèce et en Europe méridionale par le biais de l'expédition d'Alexandre le Grand de retour d'Inde autour de 344 avant J.C. Il aurait ensuite été introduit en Europe du sud et en Afrique du nord d'où finalement il aurait été étendu vers l'Italie et la France au 15<sup>ème</sup> siècle (GRiSP 2013 ; Khush 1997). Le riz asiatique se serait ensuite implanté sur tous les continents au fil des conquêtes et des colonisations.

Tableau I-2. Caractéristiques taxonomiques et génomiques des espèces du genre *Oryza* suivant leur génome et leur habitat.

Source : Vaughan *et al.* (2003).

<b>Oryza species: their chromosome number, DNA content, genome group and usual habitat.</b>			
<b>Section Complex Species</b>	<b>Chromosome number (DNA content [pg/2C])*</b>	<b>Genome group</b>	<b>Usual habitat</b>
<b>Oryza</b>			
<b>Oryza sativa complex</b>			
<i>Oryza sativa</i> L.	24 (0.91–0.93)	AA	Upland to deepwater; open
<i>O. rufipogon sensu lacto</i> <sup>†</sup> (syn: <i>O. nivara</i> for the annual form <i>O. rufipogon sensu stricto</i> for the perennial form)	24 (0.95)	AA	(Annual) Seasonally dry; open (Perennial) Seasonally deepwater and wet year round; open
<i>O. glaberrima</i> Steud.	24 (0.87)	AA	Upland to deepwater; open
<i>O. barthii</i> A. Chev.	24	AA	Seasonally dry; open
<i>O. longistaminata</i> Chev. et Roehr.	24 (0.81)	AA	Seasonally dry to deepwater; open
<i>O. meridionalis</i> Ng	24 (1.02)	AA	Seasonally dry; open
<i>O. glumaepatula</i> Steud. <sup>‡</sup>	24 (0.99)	AA	Inundated areas that become seasonally dry; open
<b>O. officinalis complex</b>			
<i>O. officinalis</i> Wall ex Watt	24 (1.45)	CC	Seasonally dry; open
<i>O. minuta</i> JS Presl. ex CB Presl.	48 (2.33)	BBCC	Stream sides; semi shade
<i>O. rhizomatis</i> Vaughan	24	CC	Seasonally dry; open
<i>O. eichingeri</i> Peter <sup>§</sup>	24 (1.47)	CC	Stream sides, forest floor; semi shade
<i>O. malapuzhaensis</i> Krishnaswamy and Chandrasakaran	48	BBCC	Seasonally dry forest pools; shade
<i>O. punctata</i> Kotschy ex Steud.	24 (1.11), 48	BB, BBCC	(Diploid) seasonally dry; open (Tetraploid) forest floor; semi shade
<i>O. latifolia</i> Desv. <sup>#</sup>	48 (2.32)	CCDD	Seasonally dry; open
<i>O. alta</i> Swallen	48	CCDD	Seasonally inundated; open
<i>O. grandiglumis</i> (Doell.) Prod.	48 (1.99)	CCDD	Seasonally inundated; open
<i>O. australiensis</i> Domin	24 (1.96)	EE <sup>v</sup>	Seasonally dry; open
<b>Ridleyanae Tateoka</b>			
<i>O. schlechteri</i> Pilger	48	Unknown**	River banks; open
<b>O. ridleyi complex</b>			
<i>O. ridleyi</i> Hook.	48 (1.31–1.93)	HHJJ	Seasonally inundated forest floor; shade
<i>O. longiglumis</i> Jansen	48	HHJJ	Seasonally inundated forest floor; shade
<b>Granulata Roschev.</b>			
<b>O. granulata complex<sup>†</sup></b>			
<i>O. granulata</i> Nees et Arn ex Watt	24	GG	Forest floor; shade
<i>O. meyeriana</i> (Zoll. et Mor. ex Steud.) Baill.	24	GG	Forest floor; shade
<b>Brachyantha B.R. Lu</b>			
<i>O. brachyantha</i> Chev. Et Roehr.	24 (0.72)	FF	Rock pools; open

### ***I-2.2. Evolution de la riziculture en Afrique et types de riziculture***

Contrairement à l'Asie, la production de riz en Afrique sub-saharienne est restée longtemps cantonnée à certaines régions du continent (FAO 2013), et au sein de ces régions la géographie du riz a été fragmentaire. En Afrique de l'Ouest, le riz a été depuis longtemps l'une des principales cultures vivrières dans les pays côtiers, de la Casamance (Sénégal) au bord de la rivière Bandama en Côte d'Ivoire ; par contre, il n'était qu'une culture vivrière secondaire dans les zones de savane sèche du bassin du fleuve Sénégal jusqu'au Lac Tchad (Linares 2002). Par ailleurs, depuis l'introduction du riz asiatique en Afrique il y a environ 500 ans, la culture de l'espèce africaine *O. glaberrima* a régressé et est restée cantonnée autour de son centre d'origine qui est le delta du fleuve Niger (Khush 1997 ; Linares 2002). Cependant, grâce à ses performances agronomiques vis-à-vis d'un certain nombre de stress biotiques et abiotiques (par exemple résistance aux maladies et tolérance à la sécheresse), cette espèce fait aujourd'hui l'objet d'un regain d'intérêt de la part des chercheurs du Centre du Riz pour l'Afrique (AfricaRice) pour la création des cultivars du Nouveau Riz pour l'Afrique (NERICA), (Akintayo *et al.* 2008). Les NERICA sont issus du croisement entre l'espèce africaine *O. glaberrima* et l'espèce asiatique *O. sativa*. Ces cultivars, qui ont généralement un cycle de vie plus court, ont hérité du potentiel de rendement élevé de l'espèce *O. sativa* et aussi de la rusticité de l'espèce *O. glaberrima* et sont, comme cette dernière, résistants à divers facteurs de stress biotiques et abiotiques (Jones *et al.* 1997 ; Somado *et al.* 2008).

Depuis l'époque coloniale, les gouvernements africains ont adopté des politiques favorisant le riz comme aliment de base pour les populations urbaines en pleine expansion. Aujourd'hui, le riz est devenu non seulement l'une des plus importantes cultures vivrières de l'Afrique, mais il a également acquis une place prépondérante dans les habitudes alimentaires et les dépenses familiales des ménages africains. La croissance démographique, l'urbanisation rapide et le changement des habitudes alimentaires des citadins ont été accompagnés par une forte hausse de la consommation nationale de riz dans presque tous les pays de la sous-région ouest africaine (Mendez del Villar & Lançon 2015 ; Seck *et al.* 2013). A partir des années 1990 par exemple, la consommation de riz en Afrique de l'Ouest a connu une augmentation moyenne annuelle de 4,6 % tandis que la consommation par habitant qui était de 30 kg·hab<sup>-1</sup>·an<sup>-1</sup> au début des années 1990 a augmenté à près de 45 kg·hab<sup>-1</sup>·an<sup>-1</sup> en 2010 (Mendez del Villar & Bauer 2013). Les productions nationales de riz ont aussi augmenté principalement grâce à l'augmentation des superficies cultivées et dans une moindre mesure aussi grâce à l'augmentation des rendements dans quelques pays (Tableau I-3). Cependant, ces productions nationales n'arrivent à couvrir que 60 % des besoins nationaux en riz, le reste étant comblé par les importations (Demont 2013 ; Seck *et al.* 2012). Les importations de riz ont fortement augmenté au cours des deux dernières décennies de près de 6,5 % par an (Mendez del Villar & Bauer 2013). Cependant, la crise alimentaire de 2008 ainsi que celle de 2012 vont faire prendre conscience aux gouvernements des limites des politiques mises en œuvre par les pouvoirs publics. Dans le but d'assurer l'approvisionnement et l'autosuffisance en riz, les gouvernements africains ont réagi avec des mesures à court terme (exonération des droits de douanes, TVA et contrôle des prix) et des mesures à moyen et à long terme (restructuration des politiques pour stimuler et relancer la production locale de riz) (GRiSP 2013 ; Seck *et al.* 2013).

En Afrique de l'Ouest, les superficies rizicoles sont évaluées à plus de 5,5 millions d'ha dont près de 2,4 millions d'ha situées au Nigéria et 1 million d'ha en Guinée (Mendez del Villar *et al.* 2011). Les autres bassins rizicoles d'importance sont le bassin du Mali (500 000 ha), et les bassins sierra léonais (500 000 ha), ivoirien (380 000 ha) et libérien (200 000 ha) qui se trouvent dans le prolongement du bassin guinéen (Figure I-5).

Tableau I-3. Production rizicole en Afrique de l'Ouest (volumes, superficies, rendement, importation et consommation).

Source : Mendez del Villar & Lançon (2015).

Main indicators of the rice sector in West Africa (USDA FAS, 2013).

Country/ region	Production (milled equivalent)		Area		Yield		Imports		Consumption	
	Average 2000- 12,000 t	Yearly growth 2000-12%	Average 2000- 12,000 ha	Yearly growth 2000-12%	Average 2000- 10 t ha <sup>-1</sup>	Yearly growth 2000-12%	Average 2000- 12,000 t	Yearly growth 2000-12%	Average 2000- 12,000 t	Yearly growth 2000-12%
Sub-Saharan Africa	9111	4.7	8021	2.3	1.79	2.0	8349	7.6	16,588	5.6
West Africa	5421	4.6	5038	1.6	1.72	2.6	5232	9.1	10,444	6.3
Benin	54	13.1	37	8.8	2.31	0.6	145	7.4	197	8.7
Burkina Faso	91	7.4	69	8.8	2.06	-1.1	177	10.3	265	9.3
Côte d'Ivoire	444	2.0	410	-4.0	1.88	1.6	804	8.5	1233	3.6
The Gambia	26	6.8	33	13.0	1.43	-5.2	94	21.5	113	13.8
Ghana	184	5.2	133	3.3	2.24	2.6	397	10.4	569	7.9
Guinea	698	5.7	725	3.0	1.46	2.4	285	1.0	939	4.6
Guinea- Bissau	70	3.7	78	4.6	1.42	1.8	66	43.3	131	13.0
Liberia	121	3.9	153	2.4	1.24	1.3	148	15.3	276	9.9
Mali	768	7.2	435	3.0	2.60	3.7	105	25.3	841	9.3
Mauritania	55	1.6	21	0.6	4.21	0.5	50	12.8	105	5.7
Niger	51	2.7	24	0.7	3.24	1.1	137	27.4	185	15.9
Nigeria	2209	3.2	2266	0.2	1.58	2.3	1759	10.7	3903	5.4
Senegal	205	5.8	103	1.2	2.87	4.0	840	5.2	1031	4.4
Sierra Leone	391	16.4	525	11.4	1.17	3.5	122	6.4	499	12.3
Togo	55	2.7	37	2.9	2.29	1.3	102	8.3	156	5.8

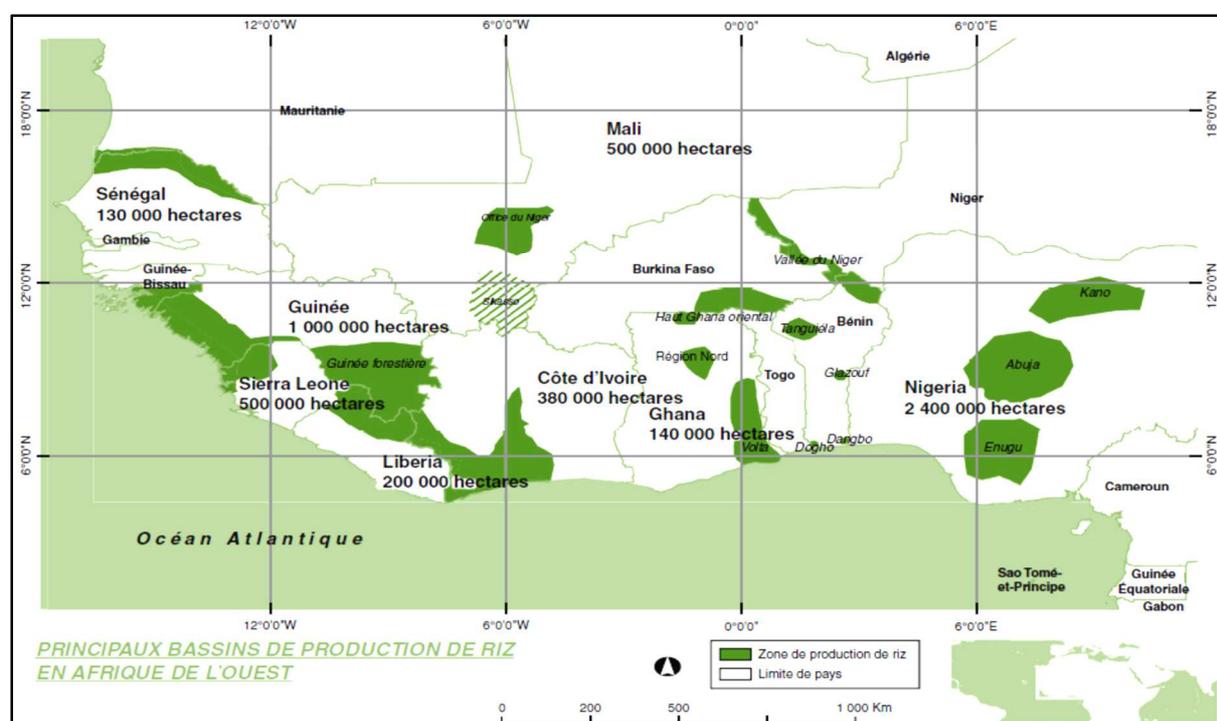


Figure I-5. Principaux bassins de production de riz en Afrique de l'Ouest.

Source : Mendez del Villar & Bauer (2013).

La riziculture se pratique dans des conditions écologiques diverses conduisant à plusieurs systèmes de riziculture (Seck *et al.* 2012). Les systèmes de riziculture majoritairement rencontrés en Afrique sub-Saharienne sont : la riziculture pluviale stricte (38 %), la riziculture de bas-fond pluviale (33 %), la riziculture irriguée (20 %), la riziculture dite inondée (9 %) (Balasubramanian *et al.* 2007 ; Rodenburg & Demont 2009). La riziculture irriguée est une riziculture d'eau douce avec maîtrise de l'eau. Quant à la riziculture pluviale stricte, elle se pratique dans les zones de plateaux sur des sols exondés, bien drainés où l'alimentation hydrique est assurée exclusivement par les pluies.

La riziculture de bas-fond est une riziculture de nappe caractérisée par une alimentation hydrique partiellement assurée par une nappe phréatique peu profonde dans laquelle la plante plonge ses racines. Elle se rencontre soit au bas des pentes, soit dans des zones où une couche imperméable crée des conditions particulières satisfaisantes. Elle se pratique surtout dans les zones côtières le long du Golfe de Guinée. La production rizicole dans les bas-fonds couvre près de 40 % de la production totale de riz en Afrique (Diagne *et al.* 2013a). Cependant, les rendements y sont toujours inférieurs au rendement obtenus dans le reste du monde et se situent autour de 1,5 à 2 t·ha<sup>-1</sup>, (Diagne *et al.* 2013a ; Mendez del Villar & Bauer 2013).

### ***I-2.3. Morphologie et stades de développement du riz***

Le riz est une plante herbacée annuelle étalée ou dressée, possédant un système racinaire fasciculé, une tige creuse ou chaume garnie de nœuds et d'entre-nœuds, et des feuilles insérées au niveau des nœuds (Planche I-4). La longueur des entre-nœuds croît de la base au sommet et chaque nœud porte une feuille et un bourgeon pouvant se transformer ensuite en une talle ou tige secondaire. Le nombre de talles émis par une touffe et le nombre total de feuilles par talle sont des caractères variétaux importants (Wopereis *et al.* 2009). L'inflorescence du riz, qui prend naissance sur le dernier nœud de la tige, est une panicule composée de fleurs ou épillets. Chaque épillet est constitué de deux glumelles à sa base et d'une fleur composée de six étamines et un pistil surmonté de deux stigmates plumeux violacés ou blancs. Le grain de riz encore appelé paddy est constitué de l'ovaire fécondé, des glumes et glumelles, du rachis, des glumes stériles et éventuellement de la barbe.

Au cours de sa croissance, le riz connaît trois phases successives (GRiSP 2013 ; Olembo *et al.* 2010 ; Wopereis *et al.* 2009) (Figure I-6) :

- La phase végétative débute par la germination et se termine à la fin du tallage, en passant par la levée, le tallage, l'élongation des entre-nœuds. La durée de la phase végétative dépend des variétés et des conditions culturales. C'est pendant la phase de tallage que le riz est plus sensible aux soins culturaux, notamment au sarclage et à l'apport d'engrais azotés en couverture. Les facteurs climatiques (photopériode, température) et le niveau de fertilité des sols influencent fortement la phase végétative ;
- La phase reproductive débute par l'initiation paniculaire et se termine par la fécondation en passant par la montaison, l'épiaison et la floraison. La durée de cette phase est relativement fixe (entre 30 et 35 jours) quelle que soit la variété cultivée. Le stade de l'initiation paniculaire est fortement influencé par les faibles températures et les stresses hydriques et salins. Le nombre de grains par panicule est prédéfini à ce stade ;
- La phase de maturation va de la fécondation à la maturation des grains et dure environ 30 jours. Durant cette phase, les grains passent progressivement du stade laiteux au stade pâteux avant de durcir et de prendre leur couleur définitive.

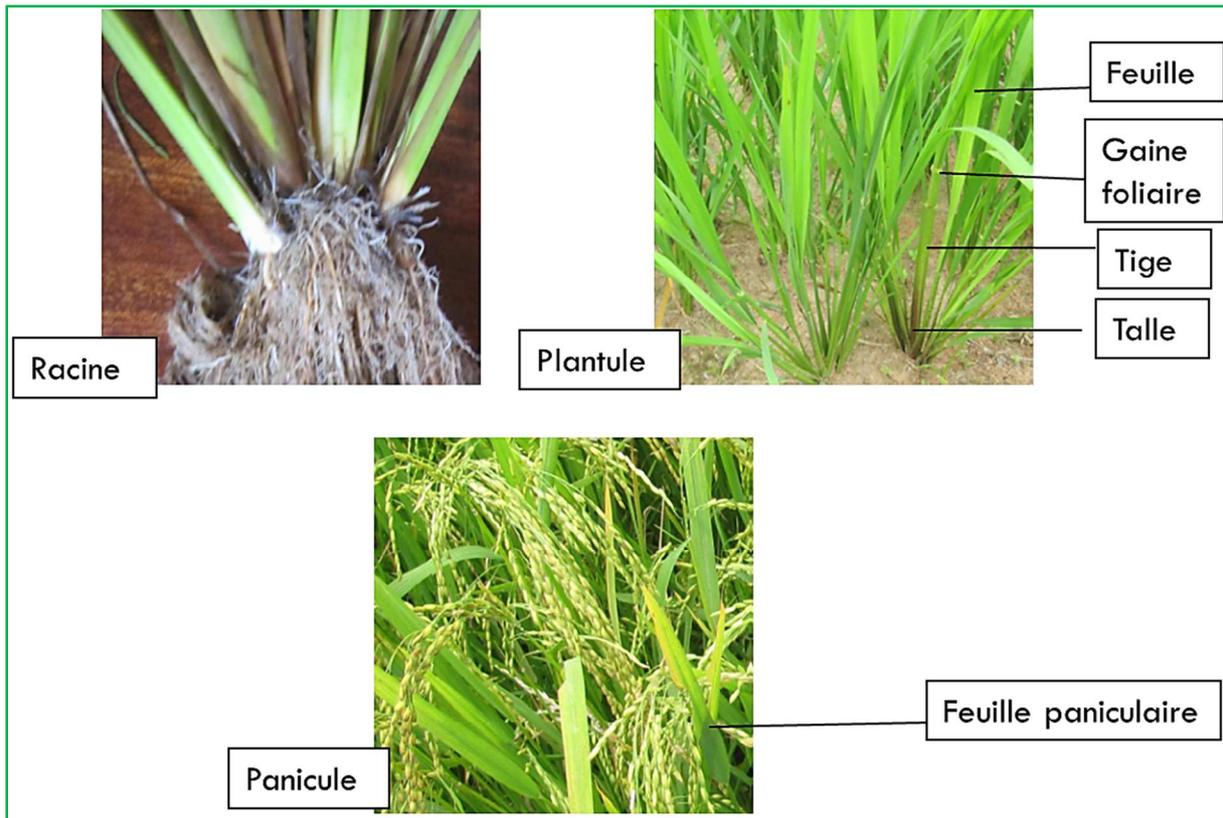


Planche I-4. Morphologie du plant de riz.

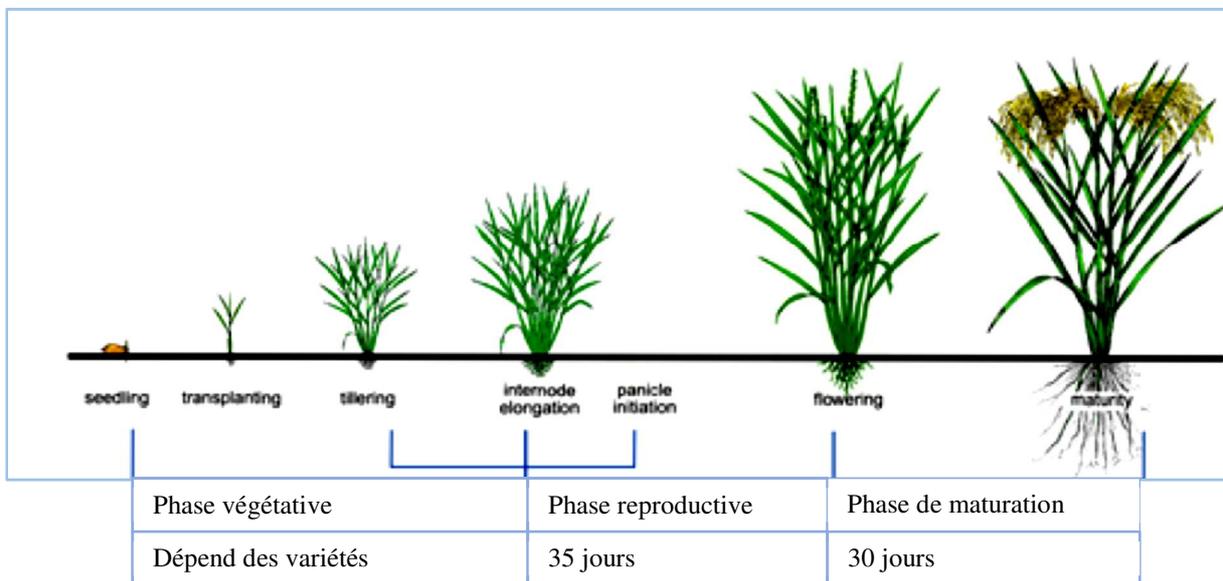


Figure I-6. Stades de développement du plant de riz.

Source : adapté de IRRI (2015).

Selon l'intervalle de temps qui sépare le semis de la phase de l'épiaison, trois variétés de riz sont distingués par les chercheurs de AfricaRice : les variétés dites précoces avec un intervalle semis-épiaison inférieur à 80 jours, les variétés de cycle moyen avec un intervalle semis-épiaison compris entre 80 jours et 105 jours, et les variétés dites tardives avec un intervalle semis-épiaison supérieur à 105 jours. Le cycle complet du riz peut durer de 120 jours pour les variétés précoces à 160 jours ou plus pour les variétés tardives (IRRI 2015 ; Wopereis *et al.* 2009).

#### ***I-2.4. Ecologie du riz***

Le riz est une céréale tropicale qui préfère des environnements chauds et humides mais il tolère également un large éventail de conditions climatiques, édaphiques et hydrologiques. Sa culture s'étend de 53° de latitude nord à 35° de latitude sud, et à des altitudes allant du niveau de la mer jusqu'à près de 3000 m (Santos *et al.* 2003). Cependant, le riz préfère les sols à texture fine contenant 40 % d'argile, peu perméables et dont le pH optimum se situe entre 6 et 7. Les sols à texture grossière sont défavorables à la culture du riz (Lacharme 2001 ; Wopereis *et al.* 2009).

Le riz est une plante de lumière qui exige une bonne insolation, facteur directement proportionnel au rendement. Le riz est une plante de jours courts. La photopériode influence beaucoup plus la durée semis-épiaison qui s'accroît pour des photopériodes nettement supérieures à l'optimum (i.e., supérieures à 10 h de lumière par jour) et cet accroissement est beaucoup plus accusé pour les photopériodes supra optimales (supérieures à 13-14 h), (Yoshida 1981).

La température est le facteur limitant le plus important en riziculture. La température optimale pour une bonne germination et une croissance précoce des plants de riz se situe entre 10 et 40 °C (GRiSP 2013). Les températures optimales pour obtenir un tallage vigoureux se situent entre 25 et 31 °C. Le tallage diminue à la fois aux basses températures (9-16 °C) et aux températures élevées (supérieures à 33 °C). Les températures favorables à l'initiation florale et à l'épiaison sont comprises entre 15 et 35 °C. Les besoins en eau du riz dépendent de la durée du cycle, du stade phénologique, du type de variétés (pluvial ou irrigué) et des conditions édaphiques et climatiques. Ces besoins sont faibles au repiquage mais élevés pendant la phase critique de l'épiaison jusqu'au stade grain laiteux (Wopereis *et al.* 2009). L'azote est l'élément nutritif essentiel dans la fumure du riz comme pour les autres céréales. Les besoins en azote sont particulièrement importants au tallage et à l'initiation paniculaire. Le phosphore est absorbé à un rythme régulier jusqu'à la floraison, mais il est plus bénéfique sur les terres acides. Le potassium est absorbé en grande partie après la montaison (Wopereis *et al.* 2009).

#### ***I-2.5. Situation de la riziculture togolaise***

Au Togo, le riz occupe la 3<sup>ème</sup> place dans la production céréalière après le maïs et le sorgho (Glé 2010 ; MAEP-TOGO 2010). Considéré autrefois comme un aliment des grandes occasions, le riz est aujourd'hui l'aliment de base de la majorité de la population surtout en milieu urbain. Les besoins en riz du Togo ne cessent de croître au fil des années à cause de l'explosion démographique et du changement des habitudes alimentaires de la population surtout dans les villes. La consommation moyenne nationale est estimée à 156 000 tonnes avec un taux de croissance annuel de 5,8 % sur la période de 2000 à 2012 pour une production de 55 000 tonnes sur la même période (Mendez del Villar & Lançon 2015), tandis que la consommation par habitant qui était de 12 kg·hab<sup>-1</sup>·an<sup>-1</sup> en 1990 est estimée à 21 kg·hab<sup>-1</sup>·an<sup>-1</sup> en 2009 (GRiSP 2013). Les superficies cultivées ont aussi augmenté avec notamment un taux d'accroissement de 2,9 % sur la période allant de 2000 à 2012. Cependant la production locale n'arrive à couvrir que la moitié des demandes en riz de la population d'où la dépendance du pays vis-à-vis du marché extérieur (Aboa *et al.* 2006 ; DSID 2005). En 2008, les dépenses liées à l'importation de riz étaient estimées à plus de 4 milliards de FCFA, l'équivalent de 7,48

million USD (MAEP-TOGO 2010). A la suite de la flambée du prix du riz importé en avril 2008, le Togo a aussi engagé plusieurs programmes de relance de la filière rizicole “Stratégie Nationale de Développement de la Riziculture” dénommée SNDR et faisant partie intégrante de l’actuel “Programme National d’Investissement Agricole et de Sécurité Alimentaire” dénommé PNIASA. Le PNIASA, à travers la SNDR, a pour objectif final d’augmenter la production locale de riz blanc de 85 540 tonnes en 2010 à 140 000 tonnes d’ici 2018. Pour y parvenir, les objectifs spécifiques sont d’augmenter les superficies cultivées et d’améliorer les rendements actuels de 2,4 à 3,5 t·ha (MAEP-TOGO 2010). L’accent est particulièrement mis sur le développement et l’amélioration des rendements de la riziculture de bas-fond.

En effet, les potentialités en termes de terres rizicoles du pays sont estimées à près de 185 000 ha de bas-fonds dont actuellement seulement 36 000 ha sont valorisés (Glé 2010 ; MAEP-TOGO 2010). Trois types de riziculture sont rencontrés au Togo : la riziculture pluviale stricte, la riziculture irriguée et la riziculture de bas-fond (Aboa *et al.* 2006). La riziculture pluviale stricte représente 10 % de la production nationale de riz. Elle est pratiquée principalement sur les terres exondées de la Région des plateaux. Elle correspond à des exploitations de type traditionnel très exigeantes en main d’œuvre familiale (forte implication des femmes) et utilisant très peu de capital. Le riz pluvial est en général produit en association avec d’autres céréales comme le maïs ou des tubercules comme le manioc (Planche I-5A), et les rendements oscillent autour de 1,5 t·ha<sup>-1</sup>. Les récoltes sont essentiellement destinées à l’autoconsommation.



Planche I-5. Systèmes de riziculture pluviale dans la Région des plateaux (A) et de riziculture de bas-fond dans la Région des Savanes (B) au Togo.

Source : (A) tirée de Akintayo *et al.* (2008).

La riziculture irriguée, introduite au Togo à partir des années 60 dans le cadre des coopérations bilatérales avec la France, Taïwan (remplacé en 1972 par la République Populaire de Chine) et la Corée du Nord (SOFRECO 1996), représente aujourd’hui 30 % de la production nationale de riz. Elle est pratiquée dans les périmètres aménagés avec une maîtrise de l’eau de la vallée du fleuve Zio et de la plaine du Mono (Région Maritime), de la plaine de l’Amou (Région des Plateaux), de la plaine de l’Oti et du barrage d’eau de Tantigou (Région des Savanes) (Figure I-7). La superficie des parcelles fait en moyenne 1 à 2 ha (Aboa *et al.* 2006). C’est une riziculture plus intensive avec l’utilisation d’intrants agricoles comme les engrais de synthèse, semences améliorées et pesticides, et de matériels agricoles comme les motoculteurs. Les rendements varient de 2 à 5 t·ha<sup>-1</sup> et les récoltes sont essentiellement commercialisées sur les marchés locaux et régionaux.

La riziculture de bas-fonds contribue à 60 % à la production nationale de riz. Elle est pratiquée dans toutes les régions du pays, dans les bas-fonds non aménagés ou avec des aménagements sommaires sans maîtrise de l’eau (Planche I-5B). Les rendements y sont faibles, autour de 0,5-2 t·ha<sup>-1</sup>. Les récoltes sont

essentiellement destinées à l'autoconsommation et à la vente sur les marchés locaux environnants. Dans la Région des Savanes au Nord du Togo notamment, la riziculture de bas-fond est en majorité pratiquée par les femmes, sur des parcelles faisant à peine 0,25 ha, utilisant des matériels rudimentaires (semis en poquet, labour et sarclage à la houe et désherbage manuel) et peu d'intrants chimiques.

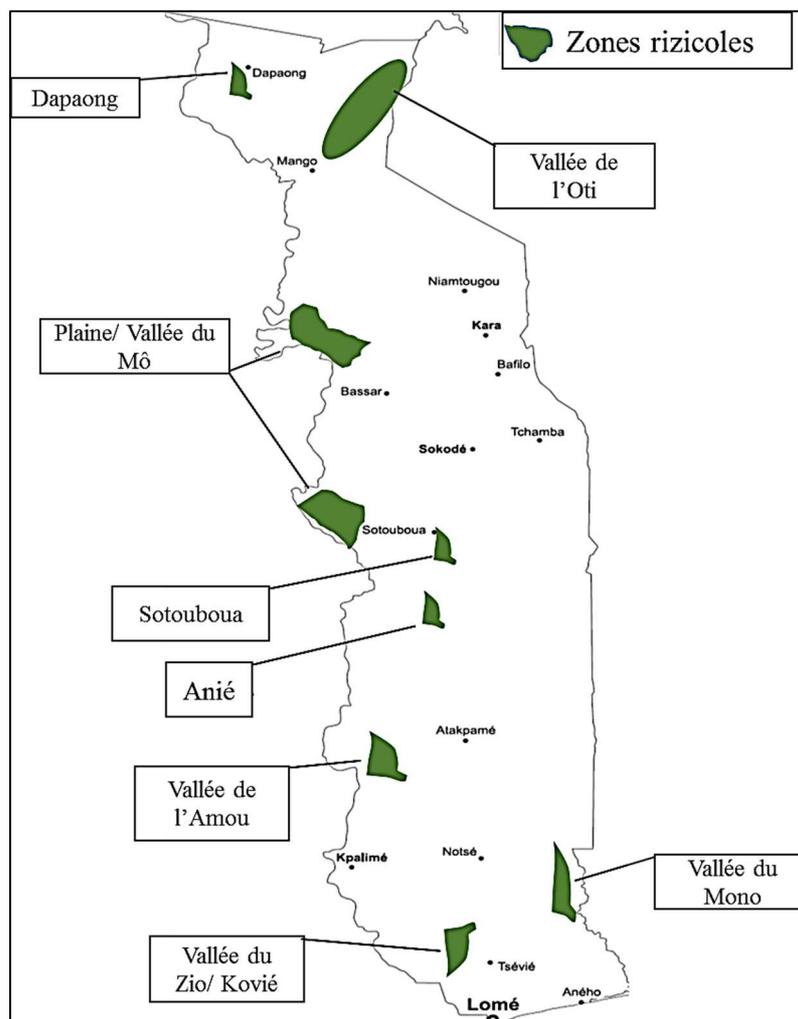


Figure I-7. Zones de production rizicole dans les cinq Régions administratives du Togo.  
Source : adapté de Glé (2010).

### I-2.6. Les adventices en riziculture

Une des principales causes de l'insuffisance alimentaire en riz au Togo comme dans la région ouest-africaine est la faible productivité des parcelles rizicoles. En dehors de quelques exceptions dans les parcelles irriguées, les rendements du riz au Togo dépassent rarement  $2,5 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$  tous systèmes confondus (MAEP-TOGO 2010). Selon plusieurs études, la pression des plantes adventices, les dégâts causés par les insectes ravageurs et la mauvaise ou le manque de gestion de l'eau constituent les principales contraintes biotiques et abiotiques freinant la productivité du riz en Afrique (Balasubramanian *et al.* 2007 ; Rodenburg *et al.* 2014 ; Seck *et al.* 2012). La concurrence des plantes adventices pour les ressources essentielles à la croissance de la culture (eau, lumière, nutriments et espace) est le facteur biotique le plus limitant à la production rizicole (Balasubramanian *et al.* 2007 ; Becker & Johnson 1999 ; Rodenburg & Johnson 2009). Selon Diagne *et al.* (2013b), les plantes adventices représentaient 86 % des contraintes biotiques majeures citées par des producteurs enquêtés en 2009.

L'impact des plantes adventices sur le riz est estimé à 35 % de réduction du rendement théorique sur le plan mondial (Oerke & Dehne 2004). En Afrique subsaharienne, ces pertes peuvent aller de 28 à 74 % en riziculture irriguée où le riz est repiqué, tandis qu'avec un semis direct en riziculture de bas-fond, ces pertes peuvent atteindre 89 %, voire 100 % dans la riziculture pluviale stricte (Rodenburg & Johnson 2009). Ces pertes ont été chiffrées à près de 2,2 million de tonnes, soit près de 1,45 milliard USD (Rodenburg & Johnson 2009). Ainsi, l'incidence des adventices sur le riz et leur nature varient en fonction des systèmes de culture, des pratiques culturales et des facteurs biophysiques et socio-économiques spécifiques à chaque système de culture. En riziculture pluviale stricte et en riziculture de bas-fond sans aménagement pour la gestion de l'eau, les plantes adventices représentent les principales contraintes car il n'est pas possible de les contrôler grâce à l'inondation des parcelles. En riziculture irriguée, en cas de semis direct, les espèces adventices sont également les principales contraintes de rendement car elles peuvent lever en même temps ou même avant le riz, supplantant ainsi rapidement le riz dans la compétition pour les nutriments (Becker *et al.* 2003 ; Diallo & Johnson 1997). En dehors des pertes dues à la concurrence pour les ressources, la présence de graines de certaines adventices au sein de la récolte de riz telle que *Rottboellia cochinchinensis* (Loureiro) W. Clayton et *Ischaemum rugosum* Salisb. dont les graines sont similaires en taille aux graines de riz, réduit la valeur nutritive et la qualité marchande de la production (Rodenburg & Johnson 2013). D'autres espèces adventices peuvent également servir d'hôtes alternatifs aux ravageurs ou vecteurs de maladies tel que le virus de la marbrure jaune du riz et la cécidomyie africaine du riz (exemple de *Oryza barthii* A. Chev., *O. longistaminata* A. Chev. & Roehr., et *Echinochloa crus-galli* (L.) Link (Rodenburg & Johnson 2013).

La flore adventice de chaque écosystème rizicole est dominée par un nombre réduit d'espèces adventices considérées comme vraiment nuisibles à la productivité du riz (Rodenburg & Johnson 2009 ; Johnson & Kent 2002 ; Diallo & Johnson 1997). Ces espèces sont soit très difficiles à contrôler à cause de leur croissance rapide ou de leur système racinaire en stolons ou rhizomes, soit difficiles à remarquer à cause de leur ressemblance avec le riz. Ainsi en riziculture pluviale stricte, sont généralement retrouvées les espèces stolonifères ou rhizomateuses telles que *Cyperus rotundus* L. et *Imperata cylindrica* (L.) P. Beauv., et les adventices parasites telles que *Striga asiatica* (L.) Kuntze et *Striga hermonthica* (Del) Benth. (Tableau I-4). En riziculture de bas-fond ou en riziculture irriguée, les principales espèces adventices problématiques les plus rencontrées sont *Cyperus* spp., *Echinochloa* spp., *Ludwigia* spp. (Planche I-6), les riz sauvages *Oryza barthii* et *O. longistaminata*, et les adventices parasites *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth., *Striga asiatica* (L.) Kuntze et *S. hermonthica* (Del) Benth. Les espèces adventices parasites représentent un groupe particulier d'adventices car elles sont en compétition avec la plante hôte non seulement vis-à-vis des ressources nutritives et de la lumière mais en plus, elles détournent à leur profit la sève nutritive de la plante, induisant ainsi des changements hormonaux et physiologiques graves au niveau de l'hôte (Cavaliere & Heydari 2010 ; Sauerborn *et al.* 2007). En riziculture, *R. fistulosa*, *S. asiatica* et *S. hermonthica* peuvent occasionner des pertes de rendement allant jusqu'à 25 % des pertes totales dues aux mauvaises herbes (Rodenburg *et al.* 2015a ; b). Plus particulièrement, *R. fistulosa* est de plus en plus rapporté à travers toute l'Afrique et aussi à Madagascar comme une contrainte biotique majeure en riziculture de bas-fond et est en passe de devenir un véritable fléau dans les bas-fonds rizicoles (Rodenburg *et al.* 2015a).

Tableau I-4. Adventices fréquemment rencontrées en riziculture pluviale stricte (upland) et en riziculture de bas-fond (hydromorphique) ou de bas-fond pluviale (lowland) en Afrique.  
Source : Rodenburg & Johnson (2013).

Upland		Hydromorphique		Lowland	
<i>Rottboellia cochinchinensis</i>	A, g	<i>Ageratum conyzoides</i>	A, b	<i>Sphenoclea zeylanica</i>	A, b
<i>Digitaria horizontalis</i>	A, g	<i>Panicum laxum</i>	A, g	<i>Cyperus difformis</i>	A, s
<i>Ageratum conyzoides</i>	A, b	<i>Leersia hexandra</i>	P, g	<i>Fimbristylis littoralis</i>	A, s
<i>Euphorbia heterophylla</i>	A, b	<i>Cyperus rotundus</i>	P, s	<i>Oryza longistaminata</i>	P, g
<i>Imperata cylindrica</i>	P, g	<i>Digitaria horizontalis</i>	A, g	<i>Echinochloa colona</i>	A, g
<i>Paspalum scrobiculatum</i>	P, g	<i>Eclipta prostrata</i>	A, b	<i>Echinochloa crus-galli</i>	A, g
<i>Mariscus cylindristachyus</i>	P, s	<i>Spilanthes uliginosa</i>	A, b	<i>Leersia hexandra</i>	P, g
<i>Trianthema portulacastrum</i>	A, b	<i>Commelina benghalensis</i>	A, b	<i>Oryza barthii</i>	A, g
<i>Striga hermonthica</i>	A, p <sup>a</sup>	<i>Fimbristylis littoralis</i>	A, s	<i>Cyperus iria</i>	A, s
<i>Striga asiatica</i>	A, p <sup>a</sup>	<i>Echinochloa colona</i>	A, g	<i>Bolboschoenus maritimus</i>	P, s
<i>Cynodon dactylon</i>	P, g	<i>Cyperus esculentus</i>	P, s	<i>Ischaemum rugosum</i>	A, g
<i>Commelina benghalensis</i>	A, b	<i>Cynodon dactylon</i>	P, g	<i>Panicum laxum</i>	A, g
<i>Brachiaria lata</i>	A, g	<i>Rhamphicarpa fistulosa</i>	A, p <sup>b</sup>	<i>Ludwigia abyssinica</i>	A, b
<i>Cyperus rotundus</i>	P, s			<i>Ammania priesoreana</i>	A, b
<i>Chromolaena odorata</i>	P, b			<i>Cyperus esculentus</i>	P, s
<i>Panicum laxum</i>	A, g			<i>Cyperus halpan</i>	P, s
				<i>Eclipta prostrata</i>	A, b
				<i>Rhynchospora corymbosa</i>	P, s

A = annual, P = perennial; g = grass, b = broadleaved, s = sedge; p = parasitic (a = obligate hemi-parasitic, b = facultative hemi-parasitic).

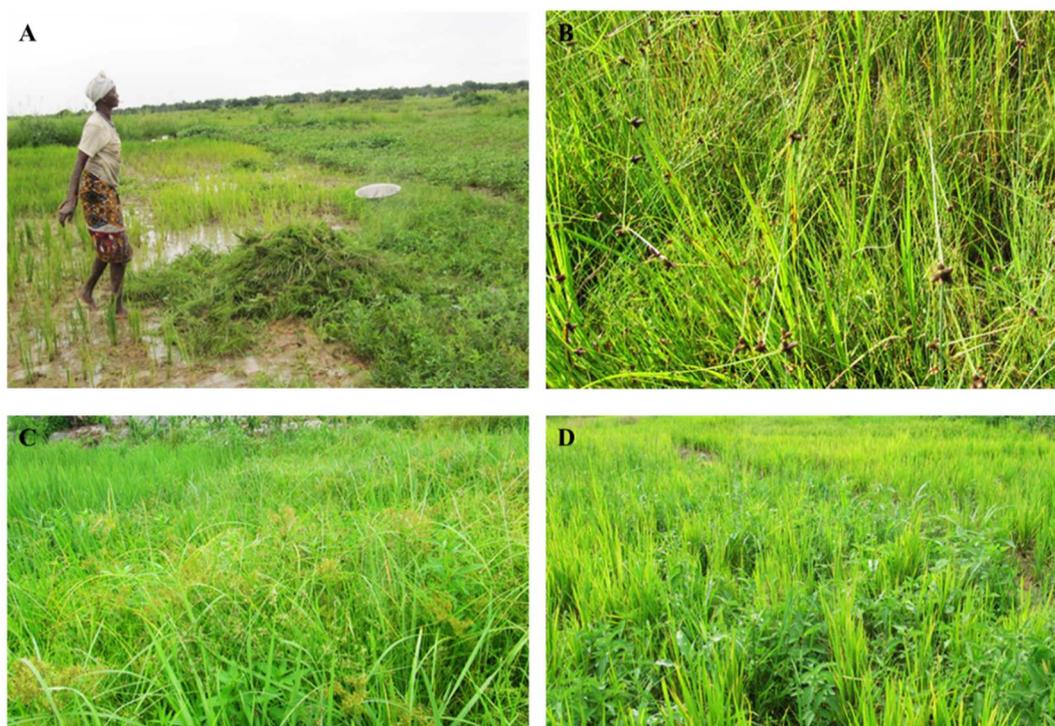


Planche I-6. Nuisance des plantes adventices en riziculture de bas-fond au nord-Togo (A) et exemples de parcelles envahies par des Cyperaceae (B et C) ou des adventices latifoliées (D).

### I-3. Le parasitisme de *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth.

Le parasitisme est un mode de nutrition très répandu chez les végétaux terrestres. Les plantes parasites se sont adaptées à tous les écosystèmes terrestres où la compétition pour l'eau, la lumière et les nutriments représente un enjeu majeur de survie et d'évolution (Heide-Jørgensen 2013). Ce sont des végétaux supérieurs (Angiospermes) qui contrairement aux adventices ordinaires, ont perdu le caractère

autotrophe permettant aux plantes de se nourrir et de se développer grâce à la réalisation de la photosynthèse. Ces plantes se fixent alors sur d'autres plantes appelées plantes hôtes d'où elles tirent les éléments nutritifs nécessaires à leur développement (Cavaliere & Heydari 2010 ; Nickrent 2002 ; Nickrent & Musselman 2004). Les Angiospermes parasites appartiennent toutes à la classe des Dicotylédones et sont réparties dans 12 ordres et près de 28 familles botaniques (Heide-Jørgensen 2013) suivant les récents travaux de systématique moléculaire (Figure I-8). Il est recensé actuellement près de 4 500 espèces parasites réparties en 270-275 genres botaniques et représentant près de 1 % des 260 000 espèces Angiospermes terrestres (Heide-Jørgensen 2013).

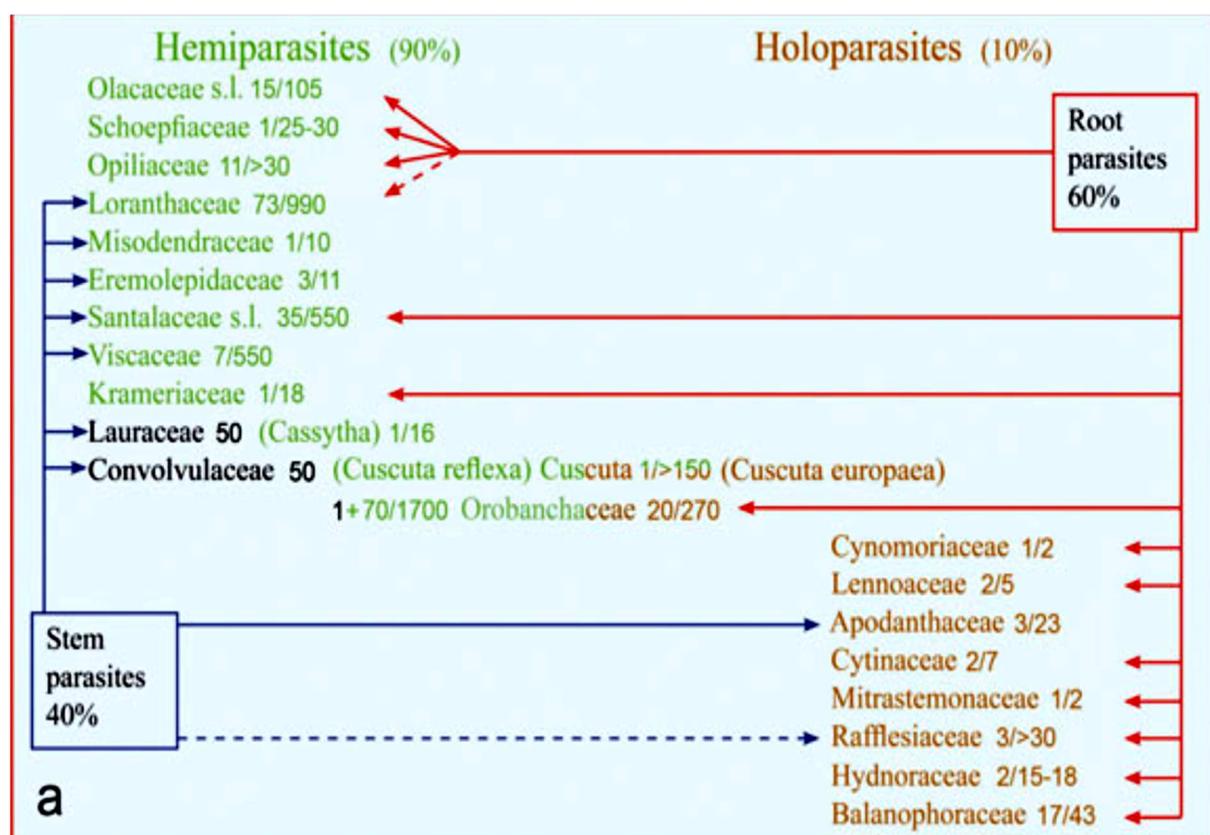


Figure I-8. La diversité des familles de plantes parasites avec leur classification classique.  
Source : Joel et al. (2013).

### I-3.1. Stratégies nutritives des plantes parasites

Il existe actuellement trois types de classification pour définir les stratégies nutritives des plantes parasites. Tenant compte de leur niveau d'hétérotrophie, la première classe distingue les plantes holoparasites totalement dépourvues de chlorophylle et dépendant complètement de l'hôte pour l'acquisition de leurs substances nutritives, et des plantes hémiparasites qui contiennent partiellement de la chlorophylle et sont capables de photosynthèse mais qui reposent sur leur hôte pour l'acquisition d'eau et des sels minéraux (Irving & Cameron 2009 ; Kaiser et al. 2015 ; Nickrent & Musselman 2004). Une 2<sup>ème</sup> classification regroupe les plantes parasites suivant le niveau de fixation sur la plante hôte. Ainsi, les parasites épiphytes se fixant sur les parties aériennes (tige ou branches) de leur hôte sont distinguées des parasites épiphytes se fixant sur les racines de l'hôte. Des exemples de ces deux premiers regroupements sont présentés sur la Figure I-9. Il est distingué également une 3<sup>ème</sup> classe de parasites appelés endoparasites où seul l'appareil reproducteur de la plante parasite est visible extérieurement, tout le reste étant entièrement inclus dans la plante hôte. Ce type de parasitisme est surtout présent dans les familles des Balanophoraceae et Rafflesiaceae (exemple de *Rafflesia arnoldii* R. Br.) (Těšitel 2016).

Finally, the obligate parasitic plants, incapable of completing their life cycle in the absence of a host, are distinguished from facultative parasitic plants that can survive and reproduce in the absence of a host (Nickrent 2002 ; Nickrent & Musselman 2004). The holoparasites are all obligate parasites because they are totally dependent on the presence of a host while the hemiparasites can be facultative parasites when they manage to complete their biological cycle in the absence of a host, even if in these conditions they are less vigorous and less productive (Heide-Jørgensen 2013 ; Sallé *et al.* 1998). However, some authors prefer to use the term facultative parasite only for the plants that germinate and reproduce in controlled conditions since it is practically impossible to find facultative parasites in nature where natural competition between species would then be to their disadvantage (Heide-Jørgensen 2013). Hemiparasites represent 90 % of all parasitic plants and epiphytes represent 60 % (Heide-Jørgensen 2013). Epiphytes are considered more harmful to crops because the damage they cause begins even before they emerge from the soil and before they are diagnosed (Joel 2000 ; Joel *et al.* 2007 ; Sallé *et al.* 1998).

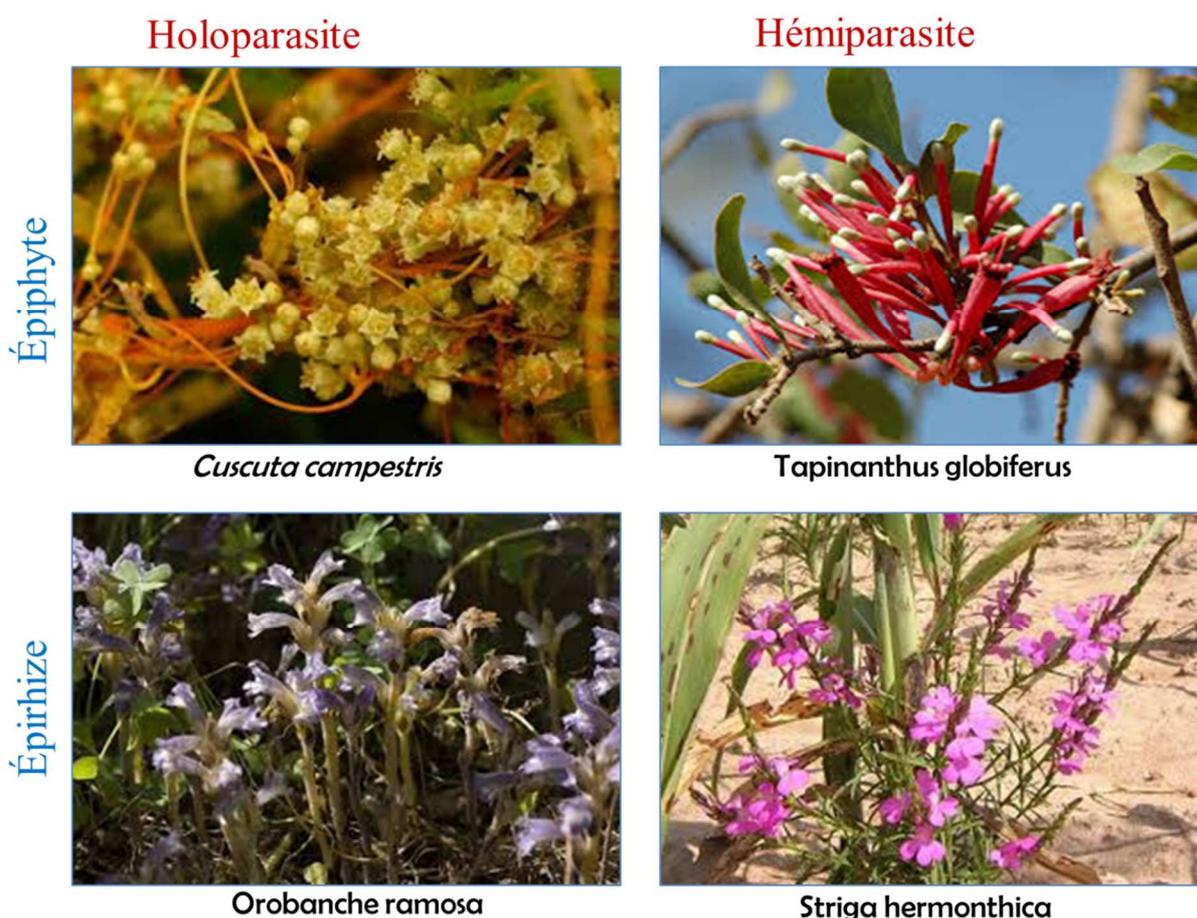


Figure I-9. Différents aspects du parasitisme au sein des Angiospermes.

### **I-3.2. Le parasitisme dans la famille des Orobanchaceae**

The family Orobanchaceae groups the parasitic species found on all continents except Antarctica and among which are found the parasitic plants posing a major problem to agriculture worldwide (Heide-Jørgensen 2013 ; Joel *et al.* 2007 ; Schneeweiss 2013). The Orobanchaceae belong to the order Lamiales and are represented exclusively by plants

parasites en dehors des espèces du genre *Lindenbergia*. Suivant les récentes études phylogénétiques, cette famille comprend actuellement en plus de ses anciens membres holoparasites, les hémiparasites épiphyses précédemment classées dans la famille des Scrophulariaceae (Bennett & Mathews 2006 ; Olmstead *et al.* 2001 ; Oxelman *et al.* 2005 ; Wolfe *et al.* 2005). Ainsi, cette famille représente aujourd'hui la plus grande famille de plantes parasites, avec environ 2000 espèces réparties en 90 genres (Fay *et al.* 2010 ; McNeal *et al.* 2013). Les parasites Orobanchaceae sont des plantes qui posent de grands problèmes en agriculture car elles s'affranchissent souvent de leurs milieux naturels et s'adaptent aux milieux cultivés, occasionnant ainsi des pertes de récolte énormes et menaçant la sécurité alimentaire dans les pays touchés. Dans les pays tropicaux et subtropicaux de l'Afrique, Amérique et Asie, ce sont les espèces du genre *Striga* dont *S. asiatica* (L.) Kuntze, *S. aspera* (Willd.) Benth. et *S. hermonthica* (Del) Benth., parasitant les céréales (maïs, sorgho, mil, riz) et *S. gesnerioides* (Willd.) Vatke parasitant le niébé, et plus récemment *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth., qui occasionnent des pertes de rendement de 10 à 100 % (Botanga & Timko 2006 ; Gethi *et al.* 2005 ; Wilson *et al.* 2000). Dans les zones tempérées et subtropicales de l'Europe, de l'Asie et du Nord de l'Afrique, ce sont les espèces du genre *Orobanche* (*O. aegyptiaca* Pers., *O. cernua* Loefl., *O. crenata* Forsk., *O. minor* Sm. et *O. ramosa* L.) qui parasitent des cultures de rente comme les aubergines, la carotte, le colza, la fève, le tabac, la tomate et le tournesol, occasionnant des pertes de rendement allant de 5 à 100 % (Parker 2009 ; Sauerborn *et al.* 2007 ; Schneeweiss 2007).

De manière générale, l'extension de l'infestation des cultures par les plantes parasites est liée à l'extension des parcelles cultivées, mais aussi aux manques de moyens financiers des agriculteurs, à la pauvreté des sols et à la mise en culture continue des sols (Parker 2009). Plus particulièrement, l'évolution actuelle de la riziculture et surtout l'extension de cette culture aux endroits marginaux comme les bas-fonds et milieux à hydromorphie permanente ou temporaire, milieux naturellement prisés par les plantes parasites, est à l'origine de l'évolution de l'infestation des parcelles rizicoles par les plantes parasites (*R. fistulosa*, *S. asiatica* et *S. hermonthica*) car ces espèces sont capables de s'affranchir de leur environnement d'origine et de s'adapter à d'autres environnements disponibles. L'infestation des parcelles rizicoles due aux plantes parasites est susceptible également de s'étendre dans les contextes actuels et futurs de changements climatiques (Rodenburg *et al.* 2010 ; 2015a). C'est dans ce contexte que l'attention des chercheurs est portée sur *R. fistulosa* dont l'infestation est de plus en plus rapportée actuellement comme une contrainte biologique majeure en riziculture à travers l'Afrique subsaharienne.

### ***I-3.3. Taxonomie, distribution et description générale de Rhamphicarpa fistulosa***

*Rhamphicarpa fistulosa* appartient à la famille des Orobanchaceae (anciennement Scrophulariaceae, Olmstead *et al.* 2001) et au genre *Rhamphicarpa* qui compte cinq autres espèces dont *R. fistulosa* qui se distingue par la forme du bec de sa capsule et de ses feuilles, et surtout sa distribution géographique. Selon Hansen (1975) cité par Rodenburg *et al.* (2015a), le genre *Rhamphicarpa* serait originaire d'Afrique et *R. fistulosa* serait l'ancêtre car c'est l'espèce qui connaît la plus large répartition géographique. En effet, l'espèce est recensée à ce jour dans près de 35 pays en Afrique au sud du Sahara et à Madagascar (Figure I-10), mais aussi en Nouvelle Guinée et dans le nord de l'Australie tropicale (Rodenburg *et al.* 2015a). Sa répartition se situe entre les latitudes 28,72 °S à 19,25 °N, les longitudes 16,85 °E à 49,97 °W, et de deux jusqu'à 1750 m d'altitude (Rodenburg *et al.* 2015a). En Afrique de l'ouest, sa présence est rapportée au Bénin (Rodenburg *et al.* 2011), au Burkina-Faso, Mali et Sénégal (Ouédraogo *et al.* 1999), en Sierra Leone (Gledhill 1970) et en Guinée (Cissé *et al.* 1996). En Afrique centrale, de l'est et du sud, il est signalé au Congo (Staner 1938), en Uganda (Jackson & Gartlan 1965), en Tanzanie et au Zimbabwe (Johnson *et al.* 1998 ; Kayeke *et al.* 2010), en Afrique du Sud et à Madagascar (Bouriquet 1933).

*Rhamphicarpa fistulosa* est une plante annuelle, hémiparasite épiphite et facultative de la famille des Orobanchaceae. Sa description botanique ci-après a été tirée des études de Ouédraogo *et al.* (1999) et Rodenburg *et al.* (2011 ; 2015a). C'est une petite herbe à tige grêle, simple ou avec des ramifications à maturité, pouvant atteindre 120 cm. Les feuilles d'un vert pâle sont filiformes, simples à pennatiséquées, et opposées à subopposées. Les fleurs petites et de couleur blanchâtre sont solitairement insérées à la base ou à l'extrémité terminale des feuilles (Planche I-7). Elles sont pédonculées (10-20 mm) et possèdent un calice à cinq sépales soudés en tube à la base et une corolle formée d'un tube long (25-30 mm) étroit et légèrement incurvé vers l'extrémité avec cinq pétales en lobes arrondies à spatulées. Les fleurs ne s'ouvrent qu'à la nuit tombante et seraient fécondées par des papillons nocturnes. Le fruit, une capsule ovoïde à deux loges et à bec dissymétrique, a 6-15 mm de long et 4-7 mm de large, est noir à maturité, et renferme de nombreuses (en moyenne 100-250) graines minuscules de couleur brune, de forme ovale et légèrement plus étroite au niveau du micropyle. Les graines mesurant 200 x 550 µm et pesant 0,011 mg chacune, sont recouvertes d'un tégument peu coriace présentant une ornementation réticulée constituée de mailles très larges dont les crêtes ne portent aucune ornementation (Neumann 1999 ; Ouédraogo *et al.* 1999).

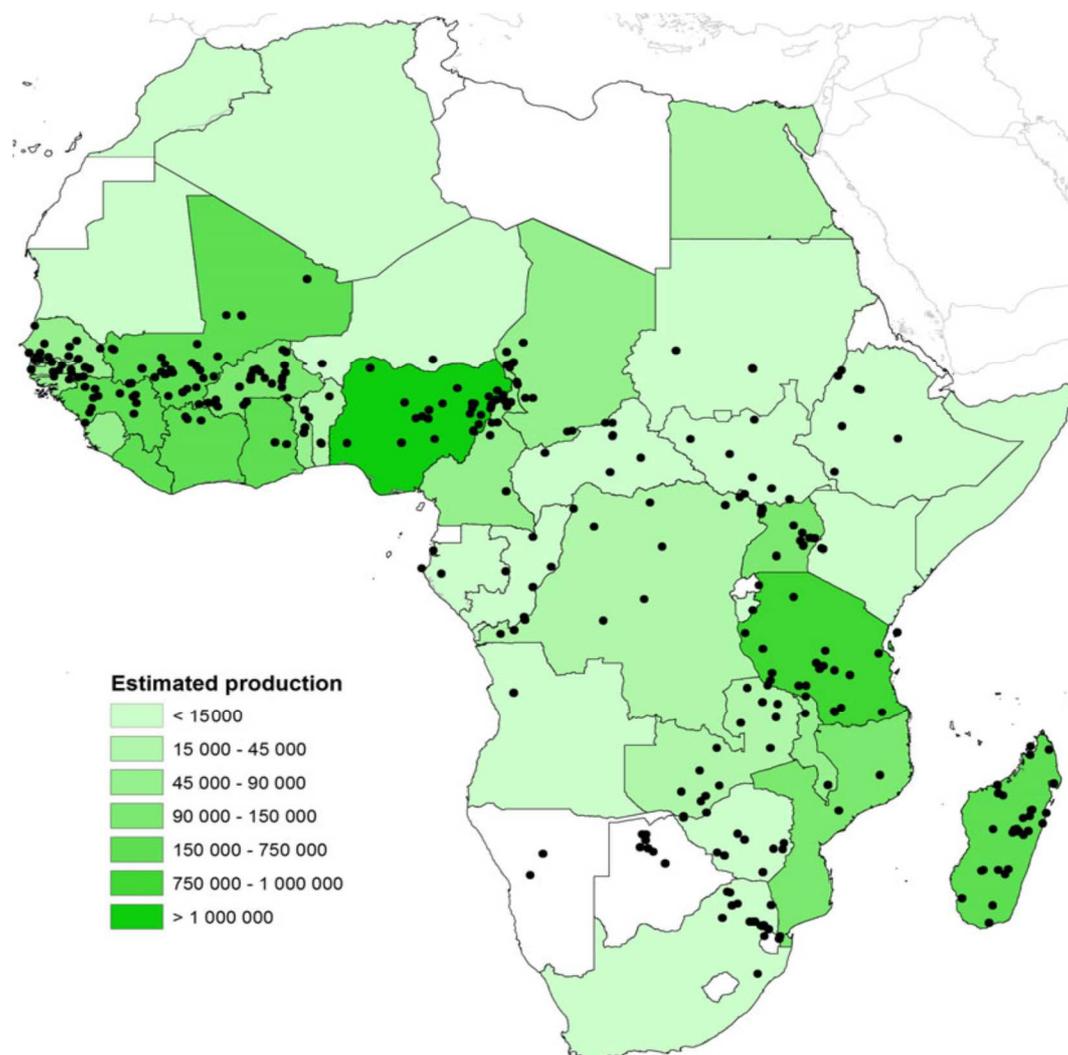


Figure I-10. Répartition géographique de *Rhamphicarpa fistulosa* en Afrique.  
Source : Rodenburg *et al.* (2015).

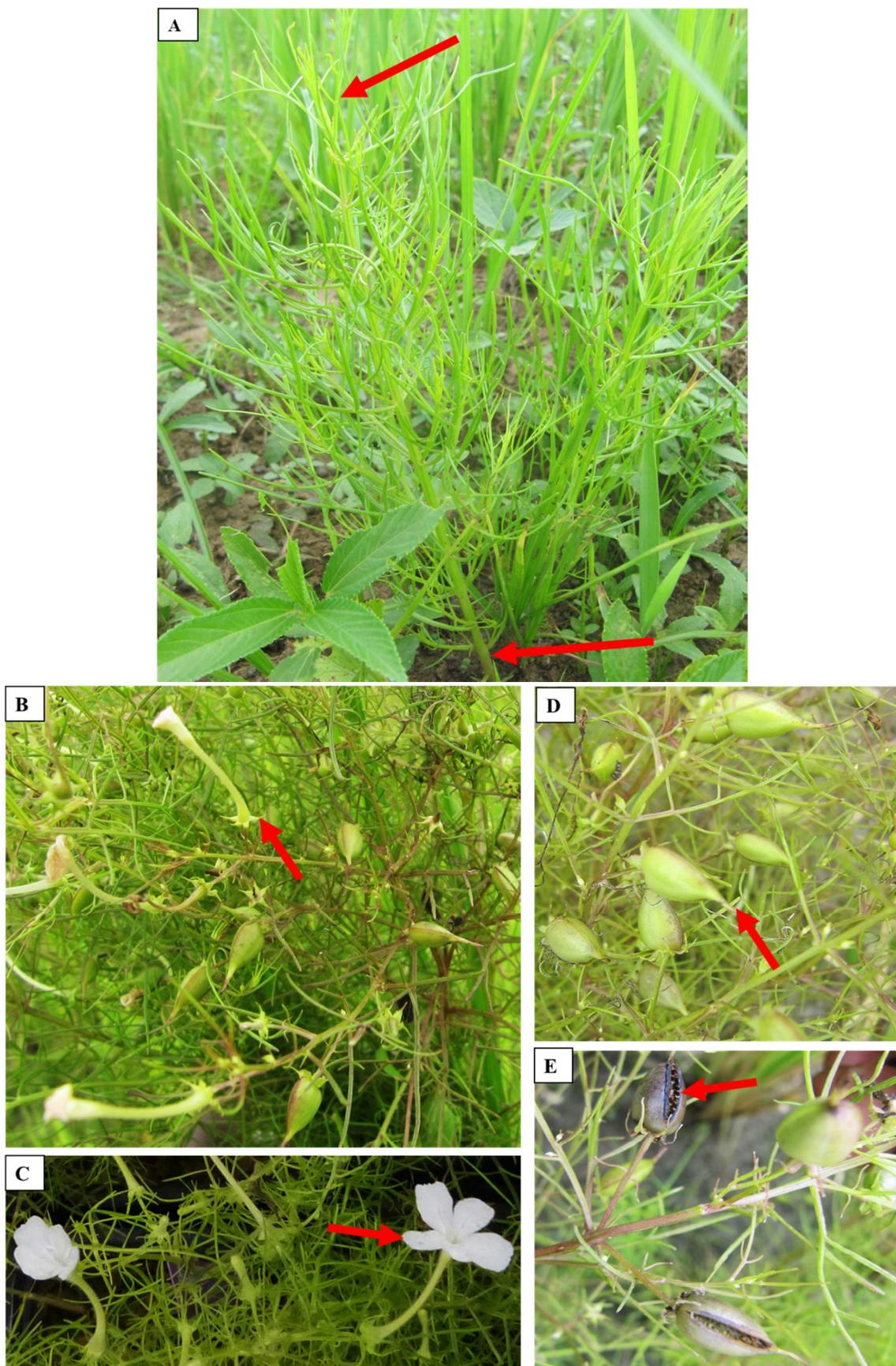


Planche I-7. Plantule (A et flèches rouges), fleurs non ouvertes (C) et détail d'une fleur ouverte (D), et fruits (B) avec détails d'une capsule mure (E) de *Rhamphicarpa fistulosa*. Source : T. Houngbédji.

### **I-3.4. Ecologie et cultures parasitées**

*Rhamphicarpa fistulosa* est une espèce commune dans la végétation naturelle des bas-fonds humides et des milieux à hydromorphie temporaire ou saisonnière (Deil 2005 ; Müller 2007 ; Müller & Deil 2005). Elle coexisterait avec des Poaceae telles que *Parahyparrhenia annua* (Hack.) W. D. Clayton, *Sacciolepis microcorra* Mez., *Panicum* spp. et les riz sauvages *Oryza* spp. (Ouédraogo *et al.* 1999). *R. fistulosa* se retrouve le long des écoulements d'eau et sur les bords de marais et ne semble pas avoir de préférence pour un type de sol en particulier, pouvant même se développer sur un sol à substrat caillouteux. Cependant, il est plus fréquemment retrouvé dans les milieux humides marginaux des zones savanicoles où les sols sont pauvres en nutriments (Ouédraogo *et al.* 1999). Quand ces zones humides sont converties en espaces cultivés, *R. fistulosa* s'établit alors au dépend de ces cultures et devient une plante parasite majeure dont l'infestation est pressentie s'étendre dans les années à venir (Rodenburg *et al.* 2010 ; 2015a & b). L'infestation de *R. fistulosa* en riziculture a été premièrement rapportée par Bourriquet (1933) à Madagascar. Cissé *et al.* (1996) l'ont signalée plus tard en Guinée en 1996, puis Ouédraogo *et al.* (1999) l'ont rapporté aussi bien sur le riz de bas-fond que sur le riz pluvial au Burkina-Faso et au Mali. *Rhamphicarpa fistulosa* a ensuite été rapporté sur le riz de bas-fond au Bénin (Gbèhounou & Assigbé 2003 ; Rodenburg *et al.* 2011) et en Tanzanie (Johnson *et al.* 1998 ; Kayéké *et al.* 2010). En dehors du riz, son infestation est également rapportée sur des céréales tels que le maïs, le mil et le sorgho (Hoffman *et al.* 1997 ; Ouédraogo *et al.* 1999), mais également sur des plantes légumineuses comme l'arachide (Bourriquet 1933). Bourriquet (1933) a également émis l'hypothèse qu'il parasiterait aussi des Poaceae sauvages et Cyperaceae, ainsi que des Leguminosae et Labiatae dans la végétation sauvage.

### **I-3.5. Connaissances actuelles sur la physiologie et le cycle biologique de *R. fistulosa***

Le cycle biologique des angiospermes parasites comprend classiquement quatre stades phénologiques que sont la germination, la fixation sur l'hôte et la pénétration des tissus de l'hôte, le développement souterrain et aérien, et la floraison- fructification (Dembélé *et al.* 1994 ; Sallé *et al.* 1998). Comparativement aux espèces du genre *Striga* parasitant les céréales dans les zones d'Afrique tropicale, le cycle biologique de *R. fistulosa* semble également être bien adapté aux conditions climatiques prévalant dans les zones semi-arides où le parasite se rencontre le plus souvent. Les connaissances actuelles sur le cycle biologique de *R. fistulosa* sont présentées ci-après suivant les travaux de Neumann (1999), Ouédraogo *et al.* (1999) et Ouédraogo (1995).

#### **I-3.5.1. La graine : dormance et germination**

Les graines de *R. fistulosa* nouvellement récoltées nécessiteraient une période de dormance d'au moins six mois avant de pouvoir germer, ce qui correspondrait à la période de sécheresse qui suit la fin de la saison de pluie et où toute la végétation est desséchée, autrement dit aucune plante hôte n'est disponible durant cette période de dormance. Dès que leur dormance est levée, les graines sont capables de germer entre environ quatre et 12 jours après leur semis, en conditions contrôlées, en absence d'un hôte mais avec une exigence de lumière et d'humidité (Kabiri *et al.* 2016 ; Neumann 1999 ; Ouédraogo *et al.* 1999). Tous les auteurs précités affirment que ces graines n'ont pas besoin de période de pré-conditionnement (ou d'imbibition) dès que la période de dormance est révolue. Cependant Gbèhounou (2006) et Gbèhounou & Assigbé (2004) ont indiqué la nécessité de deux semaines à un mois de pré-conditionnement sur un substrat humide pour la germination des graines tandis que Neumann (1999) a indiqué une hydratation à la lumière pendant huit jours comme pré-conditionnement.

En effet, pour plusieurs espèces parasites, la période d'imbibition qui a généralement lieu au début de la saison des pluies dans les milieux tropicaux serait indispensable pour lever l'effet d'un certain nombre

d'inhibiteurs de germination, permettre la synthèse d'un composé stimulant ou augmenter la perméabilité d'une composante de la graine (l'aleurone par exemple) ou simplement la perméabilité de la cuticule (Okonkwo 1991 ; Rugutt *et al.* 1996). Chez les espèces des genres *Orobanche* et *Striga* par exemple, plusieurs phénomènes physiologiques démontrant une reprise de l'activité métabolique lors du pré-conditionnement ont été observés tels qu'une forte baisse du niveau d'acide abscissique (ABA) (Lechat *et al.* 2012), la reprise de la synthèse protéique ainsi qu'une nette accumulation d'adénosine monophosphate cyclique (AMPC) corrélée à une synthèse de gibbérellines (Uematsu *et al.* 2007). Chez les holoparasites, ces phénomènes participeraient à la mise en place des mécanismes indispensables à la perception des stimulants de germination venant de la plante hôte (Murdoch & Kebreab 2013 ; Zehhar *et al.* 2002). Ainsi, à la suite du pré-conditionnement, en l'absence d'un stimulant de germination émise par une plante hôte, les holoparasites entrent généralement dans une seconde phase de dormance dite secondaire ou humide qui dure jusqu'à une nouvelle période d'imbibition et de perception des stimulants de germination. Des stimulants de germination appartenant à la classe des strigolactones ont été isolés à partir des exsudats racinaires de plantes hôtes et non-hôtes des espèces des genres *Orobanche* et *Striga* tels que le strigol, la sorgolactone, l'alectrol et l'orobanchol produit respectivement par le cotonnier, le sorgho, le niébé et le trèfle *Trifolium pratense* L. (Yokota *et al.* 1998 ; Yoneyama *et al.* 2010). Des stimulants de germination synthétiques analogues du strigol et capables de stimuler la germination des graines de plantes parasites à de faibles concentrations (entre 0,1 et 1 ppm) ont également été mis au point sous le générique de GR dont le plus utilisé dans les essais de co-culture aujourd'hui est le GR 24 (Rasmussen *et al.* 2013 ; Ruyter-Spira *et al.* 2011 ; Wigchert *et al.* 1999 ; Zwanenburg *et al.* 2009).

Après imbibition dans l'eau, le tégument des graines de *R. fistulosa* se rompt dans la zone micropylaire faisant saillir la pointe radiculaire. Puis, la racicule s'allonge rapidement, sa limite avec l'hypocotyle étant marquée par une couronne de poils (Planche I-8A), et le tégument se déchire pour libérer les deux cotylédons au bout de trois jours (Planche I-8B). Le système racinaire se développe ensuite, caractérisé par l'initiation de nombreuses racines secondaires et adventives à proximité du collet de la racine primaire et à la base de l'hypocotyle. Ces dernières s'allongent rapidement à l'image de la racine primaire et deviennent rapidement chlorophylliennes dans les conditions expérimentales contrôlées (Neumann 1999). La coupe transversale dans une racine montre l'existence d'un aerenchyme parenchymateux avec de vastes espaces intercellulaires caractéristique d'une adaptation à la vie semi-aquatique chez *Rhamphicarpa fistulosa* (Neumann 1999 ; Ouédraogo *et al.* 1999).

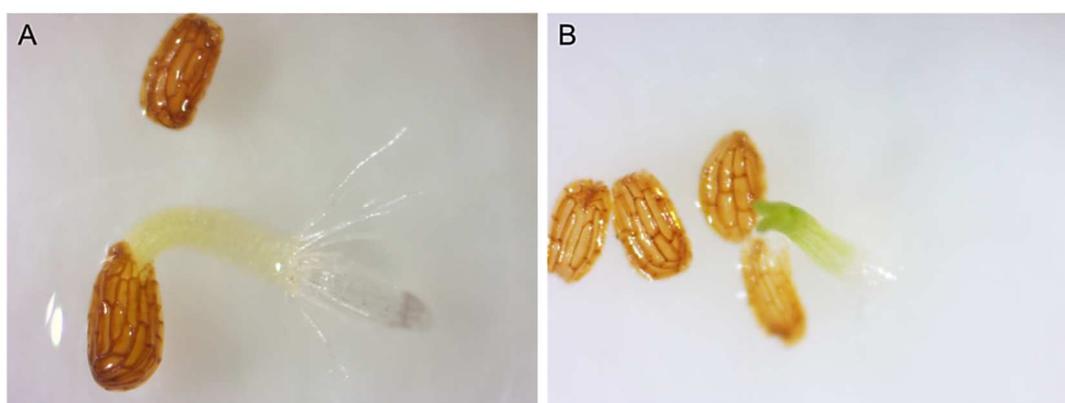


Planche I-8. Graine germée de *R. fistulosa*. Limite entre racicule et hypocotyle marquée par une couronne de poils (A et flèche) ; déchirure du tégument et sortie des cotylédons (B et flèche).  
Source : T. Hounghédji

### I-3.5.2. Formation de l'haustorium et fixation sur l'hôte

L'haustorium est l'organe parasitaire commun à toutes les plantes parasites et via lequel s'effectuent les échanges entre les systèmes vasculaires de l'hôte et du parasite (Joel 2013a). Sa formation est induite

par des signaux chimiques dérivés de l'hôte (Hautorium-Inducing Factors) (Bandaranayake & Yoder 2013). Des enzymes produites par les racines de la plante parasite vont dégrader de façon oxydative des phénylpropanoïdes contenus dans les parois cellulaires de l'hôte et ces phénylpropanoïdes, dégradés ensuite en une quinone, la 2,6-diméthoxy-pbenzoquinone (2,6-DMBQ), vont induire à l'extrémité de la racicule un renflement et la formation de papilles qui facilitent l'adhérence du parasite à la racine de l'hôte (Chang & Lynn 1986 ; Lynn & Chang 1990). La 2,6-DMBQ a été isolée à partir des racines de sorgho mais a été également retrouvée dans plus de 48 genres à l'intérieur de 29 familles différentes (Chang & Lynn 1986), et communément, les exsudats racinaires des plantes supérieures contiennent diverses molécules pouvant être actives dans l'induction de l'haustorium chez les plantes parasites (Bandaranayake & Yoder 2013).

Chez *R. fistulosa*, la formation de l'haustorium s'effectue seulement en présence d'un hôte et à une distance de moins de 2 mm de la racine de l'hôte (Neumann *et al.* 1998). Chaque racine peut produire un haustorium et quand les racines du parasite et de l'hôte sont disposées parallèlement l'une à côté de l'autre, une multitude d'haustoria latéraux peuvent se développer entre les deux (planche I-9), phénomène également signalé chez plusieurs Orobanchaceae hémiparasites facultatifs (Joel 2013a ; b). Les cellules initiales de l'haustorium de *R. fistulosa* ont une origine hypodermique. L'initiation de l'haustorium débute par une hypertrophie des cellules corticales de la racine du parasite et une prolifération de poils dans la zone du futur haustorium située près de la pointe racinaire. Puis, suite à l'élongation des cellules dérivées du méristème haustorial, le futur haustorium s'allonge et croît vers la racine de la plante. Par la suite, des divisions cellulaires au niveau du péricycle, endoderme et aerenchyme de la racine du parasite conduisent à la formation de l'axe procambial central de l'haustorium qui, arrivé au niveau du méristème haustorial initial établit une zone méristématique ininterrompue entre la stèle du parasite et l'interface hôte-parasite, et cette zone va conduire ensuite à l'établissement du cordon vasculaire axial encore appelé pont xylémien, entre le xylème du parasite et celui de l'hôte. La fixation sur la racine de l'hôte se fait par des cellules situées à la périphérie de l'haustorium qui en se transformant en papilles, adhèrent à la surface de la racine hôte (Neumann 1999 ; Ouédraogo *et al.* 1999).

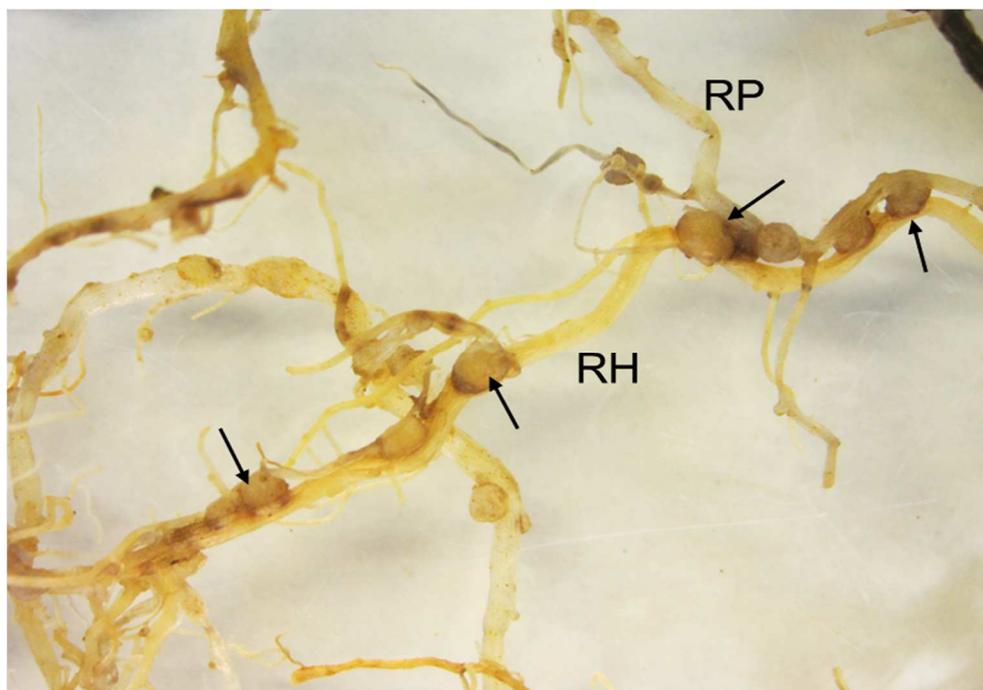


Planche I-9. Développement d'une multitude d'haustoria (flèches) entre la racine de *R. fistulosa* (RP) et celle de son hôte (RH). Source : T. Houngbédji.

### *I-3.5.3. Pénétration de l'hôte et dialogue moléculaire*

La pénétration du rhizoderme de la racine de l'hôte se fait très rapidement sous la poussée mécanique du méristème haustorial et au niveau des racines latérales jeunes de la plante hôte tandis que la pénétration de l'endoderme et de la stèle se fait plus lentement grâce à des activités enzymatiques comme rapporté chez d'autres parasites Orobanchaceae (Pérez-de-Luque 2013). A maturité, l'haustorium a une forme arrondie et un diamètre n'excédant guère 1 mm et c'est cette structure qui assure les échanges moléculaires et osmotiques entre les vaisseaux xylémiens de l'hôte et ceux du parasite (Neumann 1999 ; Ouédraogo *et al* 1999). En général, le transfert passif et permanent de l'eau et des sels minéraux de la plante hôte vers les vaisseaux du parasite est rendu possible par une transpiration plus active au niveau des feuilles du parasite par rapport à celles de l'hôte créant une pression osmotique plus élevée dans les tissus des parasites. Le transfert de certaines molécules particulières comme le sucre nécessiterait par contre un transfert actif (Press *et al.* 1990 ; Westwood 2013).

### *I-3.5.4. Emergence, développement et reproduction*

Les deux premières feuilles émergent des cotylédons au bout d'une semaine (Ouédraogo *et al* 1999). Selon Rodenburg *et al.* (2015a), *R. fistulosa* aurait un taux de croissance initial lent. La période de floraison et de fructification dépendrait des conditions expérimentales de culture, l'initiation de la floraison étant observée après 140 jours de semis au Burkina-Faso tandis que cette durée était autour de 70 à 100 jours après semis dans des essais conduits au Bénin et en Tanzanie (Rodenburg *et al.* 2015a). Plus récemment, Kabiri *et al.* (2016) ont observé des débuts de floraison 90 jours après le semis. Ouédraogo *et al.* (1999) ont aussi précisé que la production de fleurs est plus importante quand les plants de *R. fistulosa* parasitent un hôte adéquat et que le parasite fructifie avant son hôte (le mil en l'occurrence). Selon Rodenburg *et al.* (2015a), tant que le sol reste suffisamment humide, le développement et la reproduction des plants de *R. fistulosa* se poursuivent même après la récolte de la culture hôte.

### *I-3.5.5. Viabilité et mécanismes de dispersion des graines*

La viabilité et le mode de dispersion des graines de *R. fistulosa* n'ont pas fait l'objet d'étude particulière. Cependant, Gbènounou & Assigbé (2004) précisent une durée de vie d'un an en moyenne tandis que Neumann (1999) donne une indication de moins de quatre ans. Les voies de dispersion des graines des autres plantes parasites en l'occurrence du genre *Striga* peuvent être extrapolées à *R. fistulosa* étant donné que ces processus sont en général assurés par l'action de l'homme, des animaux ou des facteurs abiotiques comme le vent et l'eau. Les graines de *R. fistulosa* sont minuscules (200 à 550 µm), légères (0,011 mg) et produites en très grande quantité (environ 1000 graines par plant), (Rodenburg *et al.* 2015a). Elles peuvent donc facilement adhérer aux semences de la plante hôte cultivée et être disséminées à travers l'utilisation de ces semences contaminées par les agriculteurs. Elles peuvent également être disséminées par l'eau de ruissellement, d'irrigation ou les inondations et passer d'une parcelle à une autre au sein des bas-fonds. Par ailleurs après la saison de récolte, les animaux en pâturage dans les parcelles infestées (exemple du nord du Togo) peuvent être aussi des agents de dispersion à travers leurs crottes ou leurs sabots. Les graines peuvent être aussi aisément dispersées par le vent et le matériel agricole vu leur faible poids.

### *I-3.6. Conséquences du parasitisme sur la plante hôte et impact sur la communauté végétale*

En détournant à leur avantage les ressources disponibles pour l'hôte, les plantes parasites impactent la croissance, la physiologie et la reproduction de l'hôte. Il en résulte une faible productivité des plantes cultivées attaquées et un manque à gagner pour les producteurs. Ainsi, les pertes de rendement occasionnées par le parasitisme de *R. fistulosa* sur le riz peuvent aller de 60 % jusqu'à l'abandon

complète des parcelles fortement infestées (Johnson *et al.* 1998 ; Kayeke *et al.* 2010 ; Rodenburg *et al.* 2011). Sur le mil, le parasitisme de *R. fistulosa* peut engendrer une absence totale de production de grains (Ouédraogo *et al.* 1999). Au niveau régional, ces pertes ont été estimées à près de 9,5 % de la productivité moyenne et annuelle du riz en Afrique sub-Saharienne (Rodenburg *et al.* 2015a), ce qui représente un réel manque à gagner aussi bien pour les producteurs individuellement qu'au niveau national.

Ces impacts ne s'arrêtent pas uniquement aux dégâts causés à la plante hôte mais entraînent également la perturbation de la compétition entre les plantes hôtes et les plantes non hôtes au niveau de la communauté végétale toute entière (Press & Phoenix 2005). En perturbant ainsi la balance compétitive entre les plantes hôtes et non hôtes, les plantes parasites entraînent une modification de la composition, la diversité et la structure des communautés végétale au sein desquelles elles évoluent (Pennings & Callaway 2002). Dans leur habitat d'origine, la majorité des plantes parasites sont généralement aptes à parasiter une large gamme d'espèces hôtes et présentent donc un comportement généraliste. Ils augmentent ainsi leur chance d'avoir toujours un hôte à proximité (Gibson & Watkinson 1989 ; Marquardt & Pennings 2010; Press & Phoenix 2005). L'exemple type est *Cassytha filiformis* L. (Lauraceae), holoparasite épiphyte qui parasite simultanément une douzaine d'hôtes (Nickrent 2002). *Striga gesnerioides* (Willd.) Vatke, parasite épirhize obligatoire est également susceptible d'attaquer de nombreuses plantes hôtes appartenant à diverses familles telles que les Leguminosae, Solanaceae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae. Cependant *S. gesnerioides* parasite préférentiellement par ordre d'importance le niébé, le tabac et la patate douce (Dubé 2009). Ainsi, la plupart des plantes parasites présentent également une préférence vis-à-vis d'un nombre restreint de plantes hôtes et « choisissent » préférentiellement leurs hôtes parmi un sous-ensemble d'hôtes disponibles au sein de la communauté végétale. En outre, les plantes parasites développent également une spécificité vis-à-vis de certaines espèces hôtes préférées, la performance reproductive du parasite variant d'une espèce hôte à une autre compte tenu des traits d'histoire de vie des hôtes (Pennings & Callaway 2002 ; Press & Phoenix 2005). Dans ce cas de figure, le parasite se développe et se reproduit mieux en présence de son hôte préféré, se comportant alors comme un spécialiste (Press & Phoenix 2005). C'est l'exemple de *Rhinanthus minor* L. ou de *Pedicularis kansuensis* Maxim., (Orobanchaceae), hémiparasites parasitant préférentiellement des Poaceae, mais pouvant se trouver sur des Leguminosae (Fabaceae), Rosaceae et potentiellement d'autres familles d'espèces (Westbury 2004). Cette préférence d'hôte serait liée à l'architecture racinaire des espèces parasitées, en l'occurrence celles des Poaceae présentant de nombreuses racines adventives fibreuses distribuées horizontalement pouvant favoriser le parasitisme par les hémiparasites (Press & Phoenix 2005 ; Westbury 2004). De plus, certaines plantes parasites (exemple de *Orobanche ramosa* L., Gibot-Leclerc *et al.* 2013) peuvent également montrer une spécificité d'hôte vis-à-vis de différentes espèces d'hôtes, une population ou variante ou encore pathovar de la même espèce parasite parasitant spécifiquement un seul type d'hôte. Ce phénomène aurait pour origine l'adaptation aux stimulants de germination spécifiques émis par l'hôte (Fernandez-Aparicio *et al.* 2011 ; Thorogood *et al.* 2009) mais pourrait aussi résulter de mécanismes moléculaires et génétiques d'adaptation et de résistance au stress (Bruce & Gressel 2013). Le caractère généraliste de la majorité des plantes parasites serait plutôt une réponse à la durabilité de la ressource que représente l'hôte (dans le temps et dans l'espace) (Press & Phoenix 2005), tandis que le caractère sélectif serait plutôt lié à l'abondance de la ressource « hôte » mais aussi à des signaux chimiques et moléculaires émis par la ressource « hôte » qui déclencheraient la germination du parasite et le développement de l'haustorium.

### I-3.7. Méthodes de lutte identifiées

Dans les milieux où l'infestation de *Rhamphicarpa fistulosa* a été rapportée, les paysans ne disposent pas souvent de grands moyens financiers ni techniques pour le contrôle efficace de l'enherbement des parcelles. Le plus couramment, le désherbage des parcelles se fait manuellement avec la houe, associée à des arrachages manuels. D'autres moyens de lutte rapportés localement et moins souvent sont l'épandage de fumure organique ou minérale ainsi que le désherbage chimique avec le 2,4-D en post-lévée de la culture. Cependant, comme le 2,4-D a une faible sélectivité, son efficacité serait sujette à de multiples applications (Rodenburg *et al.* 2010), représentant un coût que les paysans n'arrivent souvent pas à supporter. Tout comme pour les autres hémiparasites facultatifs (*R. minor*) ou obligatoires (*Striga* spp.), il a été montré que la fertilisation minérale pouvait également diminuer les effets du parasitisme de *R. fistulosa* sur le riz (Rodenburg *et al.* 2011).

Les autres moyens possibles de gestion de *R. fistulosa* tels que suggérés par Rodenburg *et al.* (2010 ; 2015a) sont l'utilisation de semences améliorées, compétitives vis-à-vis des adventices et résistantes ou tolérantes aux stress biotiques ou abiotiques (les NERICA pourraient être de bons candidats, d'après les travaux récents de Rodenburg *et al.* 2016), et le repiquage au lieu d'un semis direct du riz pouvant donner un avantage compétitif aux plantules de riz lors de l'établissement du parasitisme. L'utilisation de plantes de couverture ou le labour superficiel des parcelles pour enfouir les graines du parasite pourraient aussi réduire ou empêcher la germination des graines qui ont besoin de lumière pour germer. Du point de vue de la lutte biologique, les champignons pathogènes du genre *Fusarium* spp. préconisés dans le cadre de la lutte contre les *Striga* spp. pourraient aussi être utilisés avec *R. fistulosa* (Rodenburg *et al.* 2010). D'autre part, les larves, chenilles et coléoptères (*Junonia* spp., *Smicronyx* spp.) qui se nourrissent sur les parties végétatives ou les graines de *R. fistulosa* pourraient également être utilisées comme agents de lutte biologique potentiels, mais cela reste encore à l'étape d'hypothèse. De même, des micro-organismes ont été identifiés et pourraient être éventuellement utilisés dans des formulations de mycoherbicides (Gbèhounou 2006).

### I-4. Hypothèses de recherche

A la lumière des informations existantes sur le parasitisme de *R. fistulosa* présentées ci-dessus, nous avons entrepris des prospections et conduit des essais au laboratoire et en serre pour tenter d'en connaître un peu plus aussi bien sur les caractéristiques de l'infestation des rizières du Nord-Togo par *R. fistulosa* que sur la biologie du parasite en général.

Compte tenu du manque total d'informations scientifiques sur le parasitisme de *R. fistulosa* au niveau du Togo, nous avons tout d'abord cherché à déterminer l'état et le niveau de l'infestation des bas-fonds et à analyser les facteurs du milieu qui expliquent le mieux la présence et l'abondance du parasite en posant les hypothèses suivantes :

- Il existe une différence de répartition de l'infestation de *R. fistulosa* dans la Région des Savanes au Togo ;
- La présence et l'abondance de *R. fistulosa* sont corrélées avec des facteurs biotiques et abiotiques de son milieu de prédilection.

Ce volet est présenté dans le chapitre II de la thèse.

Dans le but d'apporter des précisions sur la biologie du parasite, les essais de germination et de co-culture en conditions contrôlées ont été entrepris en posant comme hypothèses de recherche :

- La présence d'un hôte et des conditions favorables à la germination induisent la levée précoce de la dormance des graines de *R. fistulosa* ;
- La présence d'un hôte induit une meilleure performance de la germination de *R. fistulosa* ;

- La performance de *R. fistulosa* au niveau de sa croissance et de sa reproduction dépend de la présence d'un hôte et de l'espèce hôte ;
- *R. fistulosa* parasite et se développe sur des plantes adventices du riz et établit des connexions racinaires sur ces dernières.

Ce volet est présenté dans le chapitre III de la thèse.

Nous avons aussi comme objectif spécifique de déterminer la diversité et la structure des populations de *R. fistulosa* dans la Région des Savanes du Togo afin d'identifier l'origine de l'infestation et la diversité des populations rencontrées. Cependant, ce volet a dû être abandonné, et les raisons sont présentées dans les perspectives à la fin du document

## CHAPITRE II

**Infestation de *Rhamphicarpa fistulosa* dans les  
bas-fonds rizicoles au nord du Togo : caractérisations  
géographique, environnementale et écologiques**

## II-1. Introduction

La concurrence des plantes adventices pour les ressources essentielles à la croissance de la culture (eau, lumière, nutriments et espace) est le facteur biotique le plus limitant à la production rizicole (Balasubramanian *et al.* 2007 ; Rodenburg & Johnson 2009). Cette concurrence est indiquée par les producteurs comme représentant 86 % des contraintes biotiques majeures rencontrées (Diagne *et al.* 2013b). La nature des adventices et leur incidence sur le riz varient en fonction des systèmes de culture (les trois principaux systèmes de culture étant la riziculture pluviale, la riziculture irriguée, la riziculture de bas-fond), des pratiques culturales, et des facteurs socio-économiques et biophysiques spécifiques à chaque système de culture. Par exemple, les pertes occasionnées par les adventices peuvent varier de 28 à 74 % en riziculture irriguée, tandis qu'avec un semis direct en riziculture de bas-fond, ces pertes peuvent atteindre 89 %, voire 100 % dans la riziculture pluviale stricte (Rodenburg & Johnson 2009). En outre, chaque écosystème rizicole est caractérisé par un assemblage d'espèces adventices adaptées aux situations environnementales existantes (Rodenburg & Johnson 2009 ; Johnson & Kent 2002). Plus spécifiquement, en riziculture de bas-fond, des espèces adventices problématiques sont souvent rencontrées parmi lesquelles se trouvent les espèces adventices parasites *Rhamphicarpa fistulosa*, *Striga asiatica* et *S. hermonthica*. Ces adventices parasites sont en compétition avec le riz vis-à-vis des ressources nutritives et de la lumière, et elles détournent également à leur profit la sève nutritive de la plante, induisant ainsi des changements hormonaux et physiologiques importants au niveau de la plante hôte (Sauerborn *et al.* 2007). *Rhamphicarpa fistulosa*, qui est au centre de cette étude, est une plante hémiparasite facultative et généraliste (reportée également sur d'autres cultures céréalières, voir Rodenburg *et al.* 2015a) qui peut se développer même en absence de son hôte principal et qui parasite éventuellement d'autres plantes adventices présentes dans la communauté végétale au sein de laquelle elle évolue (voir paragraphe III-5.3.2.). Ainsi, la compétition spécifique de *R. fistulosa* vis-à-vis du riz et des autres plantes adventices pourrait exercer un autre gradient de spécialisation de la communauté végétale adventice dans les rizières de bas-fond.

En effet, plusieurs études ont montré que la composition et l'abondance des espèces au sein des communautés adventices étaient sous l'influence de facteurs environnementaux et agronomiques (Barralis 1982 ; Le Bourgeois 1993 ; Kone *et al.* 2013; Udoh *et al.* 2007). Récemment, N'cho *et al.* (2014) ont montré que les facteurs agronomiques et biophysiques étaient déterminants dans l'incidence et la sévérité de l'infestation de *R. fistulosa* dans des bas-fonds au Bénin. Au nord du Togo où la présence de *R. fistulosa* a été mentionnée dans une étude du Consortium des Bas-fonds comme une contrainte biotique à la riziculture dans les bas-fonds, (MAEP-ITRA 2003), il n'existe à ce jour aucune donnée qualitative ni quantitative permettant de définir la répartition de l'infestation en fonction des facteurs environnementaux ou agronomiques dans cette zone. Cette étude vient donc combler ces lacunes et propose de répondre aux questions suivantes :

- Quel est l'état et le niveau d'infestation de *R. fistulosa* dans les bas-fonds de la Région des Savanes au nord du Togo ?
- Quelles sont les caractéristiques socio-agronomiques de ces bas-fonds, et les connaissances endogènes des paysans vis-à-vis du parasitisme de *R. fistulosa* ?
- A l'échelle de notre zone étude, quelles sont les caractéristiques pédoclimatiques de ces habitats et quelles corrélations existe-t-il entre ces caractéristiques et les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* observés ?
- Dans ces bas-fonds, quelle est la combinaison de facteurs environnementaux expliquant la composition de la flore adventice (y compris *R. fistulosa*) et sont-ils aussi structurants pour *R. fistulosa* ?

Les objectifs découlant de nos questionnements sont donc de :

- Déterminer l'état et l'ampleur de l'infestation de *R. fistulosa* dans les bas-fonds échantillonnés ;
- Décrire les caractéristiques socio-agronomiques de ces bas-fonds et analyser leur lien avec les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* ;
- Identifier les facteurs du milieu prédominants dans ces bas-fonds et identifier ceux qui structurent la composition de la flore adventice (y compris *R. fistulosa*).

## II-2. Matériels et Méthodes

Les seules données existantes sur les bas-fonds de la zone d'études étaient une liste d'environ 60 principaux bas-fonds dressée par le Consortium des Bas-fonds (C.D.B) pour le Togo (MAEP-ITRA 2003). Par ailleurs, il n'existait pas de données pédoclimatiques et socio-agronomiques caractérisant ces bas-fonds. De la même façon, aucune donnée n'existait sur l'état et le niveau d'infestation de ces bas-fonds par *R. fistulosa* si ce n'était la mention de sa présence faite par l'étude du C.D.B. Face à ce manque d'informations de base, nous avons effectué trois niveaux de tri pour le choix des bas-fonds à prospector à savoir : la liste des bas-fonds importants par préfecture de la Région des Savanes, les bas-fonds qui sont potentiellement infestés et ou d'importance économique majeure, et la parcelle représentative de l'infestation au niveau de chaque bas-fond. Une première phase de prospection exploratoire a été conduite en 2012 afin d'identifier l'état et le niveau d'infestation des bas-fonds de la Région des Savanes, suivie d'une autre phase en 2013 pour confirmer les observations de 2012 et étendre ces observations à d'autres bas-fonds importants de la région.

### II-2.1. Choix des sites et échantillonnage

Des prospections de terrain ont été effectuées en 2012 et en 2013, de juin à septembre, pour identifier les parcelles infestées et dresser la carte des bas-fonds infestés par *R. fistulosa*. S'appuyant sur la liste des bas-fonds dressée par le C.D.B, les bas-fonds les plus importants en terme de superficie au niveau de chaque préfecture de la Région des Savanes ont été présélectionnés. Ensuite, une enquête de base auprès des techniciens de l'Organisation Non Gouvernementale (O.N.G) RAFIA, acteurs de développement dans la zone d'étude, a permis de faire une seconde présélection en échantillonnant des bas-fonds où l'infestation de *R. fistulosa* leur avait déjà été rapportée par les paysans. Finalement, sur la base de leur accessibilité, 33 bas-fonds d'importance majeure et/ou potentiellement infestés par *R. fistulosa* ont été retenus pour la prospection : 23 bas-fonds identiques ont été échantillonnés les deux années et 10 bas-fonds différents pour chaque année.

Dans chaque bas-fond échantillonné, un premier tour de champ a d'abord été réalisé afin de noter la présence-absence du parasite et d'estimer visuellement le pourcentage de parcelles infestées par bas-fond. Ensuite, une parcelle non encore sarclée a été retenue sur chaque bas-fond avec comme critère la présence de l'exploitant (en l'occurrence, il s'agissait toujours de femmes), pour qu'il confirme l'infestation pour les années précédentes et renseigne les itinéraires techniques de la parcelle, la présence visuelle d'infestation plus ou moins « homogène » de la parcelle, et la représentativité de la parcelle par rapport à la majorité des parcelles infestées du bas-fond (en prenant en compte les situations extrêmes).

### II-2.2. Enquêtes socio-agronomiques

Finalement, afin de renseigner sur le cadre de la riziculture et des itinéraires techniques mis en place dans la culture de riz de bas-fonds au nord du Togo, un questionnaire semi-ouvert a été soumis à l'exploitant de chaque parcelle inventoriée sur ses connaissances concernant la biologie du parasite, sa période d'abondance, l'année de première observation ou d'aggravation de l'infestation, l'origine de l'infestation selon l'exploitant ainsi que les stratégies de gestion mises en place (détail du questionnaire

en annexe 1). Cette enquête avait également comme finalité de déterminer si les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* pouvaient s'expliquer par les facteurs socio-agronomiques caractérisant les bas-fonds concernés, et si le problème de *R. fistulosa* était suffisamment connu des producteurs locaux.

### **II-2.3. Caractéristiques physico-chimiques**

Les coordonnées géographiques de chaque parcelle échantillonnée ont été renseignées. En absence de données sur la pluviométrie, elles ont été utilisées comme proxy pour les variables du climat. Ensuite, pour chaque parcelle, des échantillons de terre, prélevés à 20 cm de profondeur ont été collectés et ramenés au laboratoire pour une analyse physico-chimique.

Les échantillons de terre prélevés dans les parcelles ont été analysés au Laboratoire d'Analyses des Sols de l'INRA à Arras (France), (<https://www6.npc.inra.fr/las/Methodes-d-analyse>). Les paramètres suivants ont été mesurés : texture, pH (Afnor X31-104), calcaire actif (Norme française, NF X31-106), phosphore assimilable (Afnor X31-113), teneurs en C (Afnor X31-109) et azote total (Afnor X31-111), et capacité d'échange cationique (CEC). Les textures de sol ont été définies selon la nomenclature de l'USDA (Annexe 2).

### **II-2.4. Inventaire floristique**

Dans chaque parcelle retenue, un parcours a été effectué pour inventorier les plantes adventices présentes y compris *R. fistulosa*. Les parcelles rizicoles faisant en moyenne 0,25 ha, et afin de répertorier toutes les adventices de la manière la plus exhaustive possible, la technique du "tour de champ" qui consiste à « *parcourir la parcelle dans différentes directions jusqu'à ce que la découverte d'une espèce nouvelle nécessite un parcours important* » (Le Bourgeois 1993) et qui permet de « *prendre en compte l'hétérogénéité de la parcelle dans la mesure où celle-ci ne relève pas d'une différence écologique et floristique majeure* » a été utilisée. Lors d'un second tour de champ, une adaptation de l'échelle de notation de la Commission des Essais Biologiques (C.E.B) revue par Marnotte (1984) a été utilisée pour attribuer une note d'abondance à chaque adventice inventoriée. En effet l'échelle de notation allant de 1 à 9 de la C.E.B (Tableau II-1) permet de prendre « *en compte une combinaison du nombre d'individus par m<sup>2</sup> et du recouvrement de façon à pouvoir comparer des espèces à type biologique différent* » (Lebreton & Le Bourgeois 2005). Nous nous sommes basés sur cette échelle pour définir lors des relevés de terrain, des classes d'abondance dénommées sommairement « nul », « peu abondant », « abondant » et « très abondant », et correspondant pour chaque espèce à une abondance respectivement de 0, 1-5, 6-10 et >10 plantes m<sup>-2</sup> (voir annexe 1). Par la suite pour le traitement des données, les sites ont été regroupés et dénommés G0, G1, G2, ou G3 selon la note d'abondance de *R. fistulosa* sur ces sites. Les niveaux d'infestation de ces sites par *R. fistulosa* étaient alors dits de « zéro », « faible », « moyen » et « fort ».

La détermination des espèces a été effectuée à l'aide de divers documents et flores illustrés dont les flores de Akobundu & Agyakwa (1987), Johnson (1997) et Merlier & Montégut (1982).

Tableau II-1. Echelle de recouvrement de la Commission des Essais Biologiques revue par Marnotte (1984).

Note	Pourcentage	Recouvrement
1	1	Espèce présente mais rare
2	7	Moins d'un individu par m <sup>2</sup>
3	15	Au moins un individu par m <sup>2</sup>
4	30	30 % de recouvrement
5	50	50 % de recouvrement
6	70	70 % de recouvrement
7	85	Recouvrement fort
8	93	Très peu de sol apparent
9	100	Recouvrement total

### II-2.5. Analyse des données

Les coordonnées géographiques des parcelles ont permis de les positionner sur des cartes thématiques disponibles pour la zone d'étude, et d'illustrer la distribution des niveaux d'infestation de *R. fistulosa*. Toutes les cartes ont été réalisées avec le logiciel de cartographie ArcGIS 10.0 (ESRI 2011). Suite à l'échantillonnage, on a pu construire plusieurs tableaux de données contenant les différentes informations recueillies sur les différentes parcelles. Les données ont été analysées avec Excel 2013 et R (R Development Core Team 2016).

#### II-2.5.1. Flore globale et richesse spécifique

La composition floristique globale et la richesse spécifique des parcelles ont été déterminées. Un test non paramétrique de la diversité spécifique a été effectué en utilisant les estimateurs non paramétriques de Chao (1984 ; 1987) et Jackknife (Burnham & Overton 1979) avec la fonction « specpool » du package *Vegan* dans le logiciel statistique R. Ces estimateurs prennent en compte la non détection des espèces rares. Les intervalles de confiance sont calculés par bootstrap.

#### II-2.5.2. Analyses multivariées

Le tableau de données sur les variables du milieu a été soumis tout d'abord à une analyse en composantes principales (ACP) afin de visualiser les variables ou groupes de variables pouvant permettre de grouper des sites avec des caractéristiques voisines, et de rechercher les liens entre les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* et les facteurs du milieu.

Le tableau des données de la flore adventice (en présence-absence et en abondance) a été soumis à une analyse en coordonnées principales (ACoP) (Gower 1966), permettant de représenter les parcelles sur la base de leur ressemblance en terme de composition floristique. Les indices de ressemblance utilisés sont la distance de Jacquard pour les données de présence-absence et celle de Bray-Curtis pour les données d'abondance.

Les relations entre la flore adventice et les facteurs pédoclimatiques ont été étudiées via une analyse de redondance basée sur la distance ou « Distance-based Redundancy Analysis » (db-rda) (McArdle & Anderson 2001). Cette méthode permet de mesurer la corrélation entre le tableau floristique et le tableau des variables environnementales. L'objectif de cette analyse était de détecter la combinaison de facteurs environnementaux qui expliquaient le mieux les différences de composition floristique des parcelles. La

méthode a été appliquée aux tableaux de flore avec les indices de ressemblance utilisés pour l'ACoP (la distance de Jacquard ou celle de Bray Curtis).

Le degré de significativité de l'ACoP ou de la db-rda a été testé via une procédure de permutation de Monte-Carlo (10 000 permutations). Ces analyses ont été réalisées avec les fonctions "dbrda", et "capscale" du package *Vegan*.

## II-3. Résultats

### II-3.1. Situation de l'infestation de *R. fistulosa* en 2012 et caractéristiques socio-agronomiques des bas-fonds au nord du Togo

La situation de l'infestation des bas-fonds de 2012 est présentée ci-après. Certaines questions ont été mieux renseignées en 2013 par rapport à 2012. Les résultats des enquêtes présentés ici concerneront quand cela est possible les deux années. Dans le cas contraire, nous donnerons l'année de référence.

#### II-3.1.1. Etat et ampleur de l'infestation des bas-fonds par *R. fistulosa*

La prospection conduite de juillet à septembre en 2012 a permis d'observer l'infestation de *R. fistulosa* dans 80 % des 33 bas-fonds visités dans la Région des Savanes du Togo (Figure II-1). Tous les bas-fonds visités dans les préfectures de Tone et de Cinkassé, limitrophes du Burkina-Faso au Nord étaient infestés, que leur infestation ait été signalée auparavant ou pas. A l'inverse, dans la préfecture de Kpendjal limitrophe du Bénin à l'Est, *R. fistulosa* a été rencontré uniquement dans deux bas-fonds se trouvant à la limite Est de la préfecture de Tone (Figure II-1).

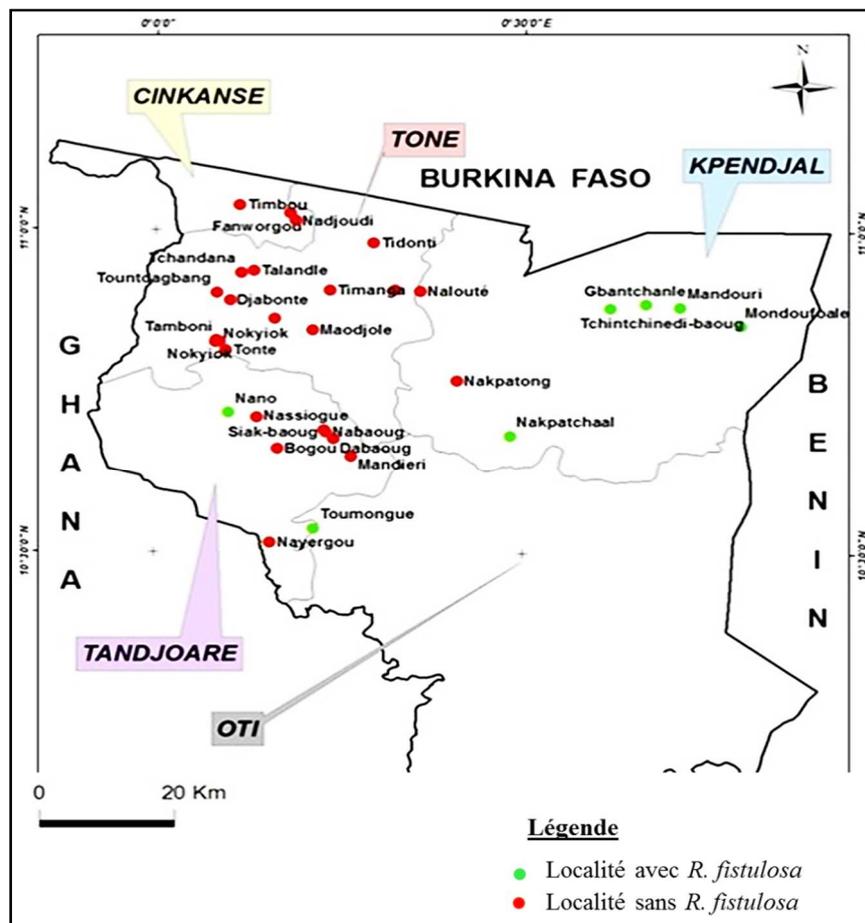


Figure II-1. Localisation des bas-fonds infestés par *R. fistulosa* en 2012 dans la Région des Savanes (Togo).

*Rhamphicarpa fistulosa* a été observé dès le mois de juillet 2012. Le degré d'infestation des bas-fonds (% de parcelles infestées dans le bas-fond) était variable d'un bas-fond à l'autre (Tableau II-2). Il en était de même pour l'abondance de *R. fistulosa*, qui variait de 10 à 90 %, les plus fortes infestations ayant été rencontrées à Tone et Cinkassé (Tableau II-2).

Tableau II-2. Ampleur de l'infestation de *R. fistulosa* dans la Région des Savanes (Togo) en 2012.

Préfectures et bas-fonds	Présence de <i>R. fistulosa</i>	Degré d'infestation (% de parcelles infestées/ bas-fond)	Abondance de <i>R. fistulosa</i> (note C.E.B transformée en %)	Période d'observation
<b>Cinkassé</b>				
Fanworgou	Oui	50	70	Août
Nadjoudi	Oui	80	90	Août
Timbou	Oui	40	30	Septembre
<b>Kpendjal</b>				
Gbantchanle	Non	Néant	Néant	Septembre
Bagré	Non	Néant	Néant	Septembre
Mondoufoale	Non	Néant	Néant	Septembre
Tchintchinedi-	Non	Néant	Néant	Septembre
Nantchiloana	Non	Néant	Néant	Septembre
Nabado	Oui	10	30	Juillet
Naloute	Oui	80	90	Août
<b>Tandjoare</b>				
Nano-doré	Non	Néant	Néant	Septembre
Toumongue-	Non	Néant	Néant	Septembre
Mandieri	Oui	30	50	Août
Dabaoug	oui	10	15	Août
Siak-baoug	Oui	10	30	Août
Nabaoug	Oui	5	15	Septembre
Nassiogue	Oui	1	7	Septembre
Bogou-baoug	Oui	50	90	Septembre
Nayergou	Oui	1	1	Septembre
<b>Tone</b>				
Tchapiong	Oui	60	70	Juillet
Kankpe	Oui	50	30	Juillet
Todleman	Oui	50	70	Août
Madjabaoug	Oui	30	30	Août
Djambetote	Oui	30	20	Août
Tamboni	Oui	50	50	Août
Kandoag	Oui	60	70	Août
Sonkogle	Oui	50	70	Août
Djakpelbaoug	Oui	40	30	Août
Djakpal	Oui	50	30	Septembre
Tidonti	Oui	40	70	Août
Tandjiam	Oui	40	70	Août
Timan-baoug	Oui	15	50	Août
Dapakpolgue	Oui	1	15	Septembre

Selon nos observations sur le terrain, l'impact du parasitisme de *R. fistulosa* sur le riz constituait en un détournement trophique se traduisant par un ralentissement du développement des plantules, leur jaunissement et finalement par une baisse de productivité qui était variable selon le niveau d'infestation de la parcelle (Figure II-2). Dans les zones fortement infestées, il est à noter également l'abandon des parcelles.

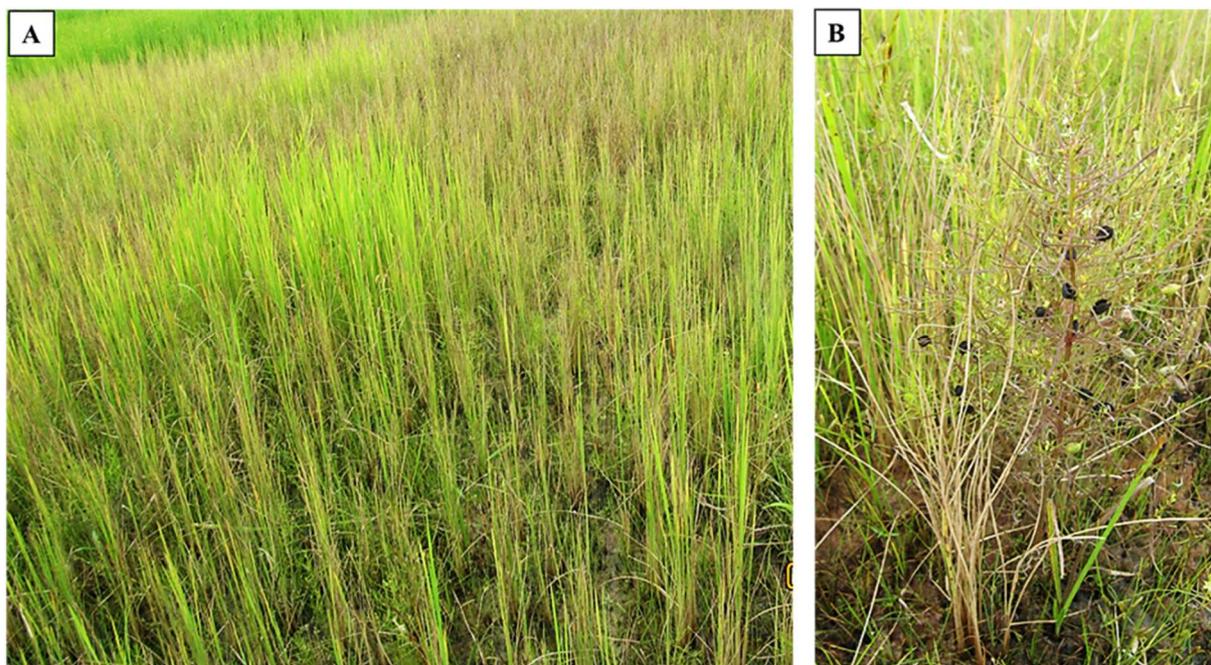


Figure II-2. *Conséquences agronomiques de l'infestation de R. fistulosa sur la productivité du riz : ralentissement de croissance et jaunissement plantules (A) et dépérissement complet d'une plantule (B).*

### II-3.1.2. Caractérisation socio-agronomique des bas-fonds rizicoles du nord du Togo

Les données d'enquête issues des deux années de prospection ont permis de renseigner sur les caractéristiques socio-agronomiques au niveau du bas-fond (superficie et âge des bas-fonds, nombre et sexe des exploitants du bas-fond), et au niveau de la parcelle (mode d'acquisition des parcelles, type de semis, de fertilisants et de désherbage, etc.).

#### II-3.1.2.1. Caractérisation socio-agronomique au niveau du bas-fond

Les deux tiers des bas-fonds enquêtés (données de 2012 et 2013) avaient une superficie comprise entre 6-9 ha (31,8 %) et entre 10-15 ha (30,3 %), tandis que 12 % des bas-fonds avaient une superficie supérieure à 20 ha (Figure II-3).

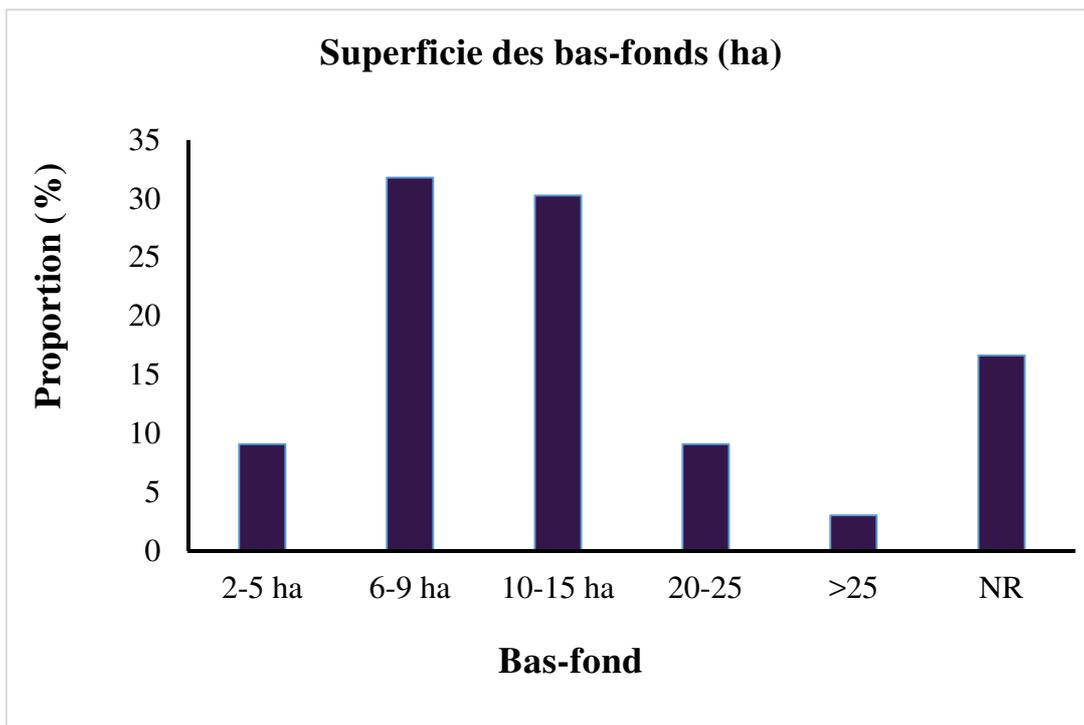


Figure II-3. Superficie des bas-fonds échantillonnés dans la Région des Savanes (Togo). NR = non renseigné.

En 2012 et 2013 également, les bas-fonds les plus âgés (âge entre 55-70 et âge > 70 ans) représentaient plus de la moitié des bas-fonds (51,5 %). Les bas-fonds mis en exploitation plus récemment avaient entre 5 et 10 ans et représentaient à peine 6 % du total renseigné (Figure II-4).

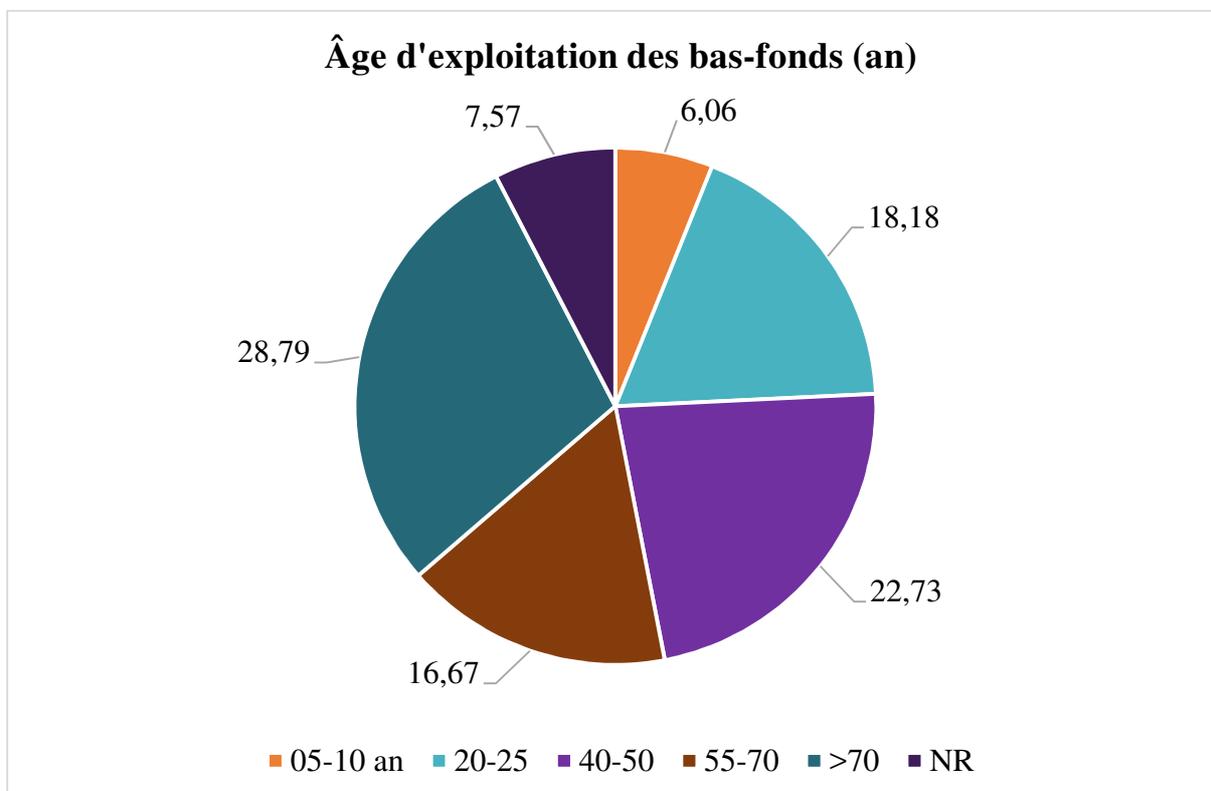


Figure II-4. Age de mise en exploitation des bas-fonds échantillonnés dans la Région des Savanes (Togo). NR = non renseigné

Le nombre d'exploitants sur chaque bas-fond variait entre 13 et 75 (64 %) pour 2012 et 2013 ensemble. Cependant, sur trois des bas-fonds prospectés, le nombre d'exploitants renseigné se situait autour de 100 à 1000 personnes. Les enquêtes de 2012 ont montré que les femmes représentaient la majorité des exploitants des bas-fonds en terme de riziculture (76 %).

### II-3.1.2.2. Caractérisation socio-agronomique au niveau de la parcelle

A l'échelle de la parcelle, en 2012 et en 2013, le bail, qui consiste à régler en nature la parcelle occupée (une partie du produit récolté à la fin de la saison est donnée au propriétaire de la parcelle), était le mode d'acquisition des parcelles le plus fréquent (53 %), suivi par l'héritage (30 %) (Figure II-5). La location de parcelle (10 %) est un mode d'acquisition où le propriétaire de la parcelle fixe un prix de location pouvant aller de 1500 à 5000 F CFA selon les propriétaires et selon aussi la taille de la parcelle mais il n'existe aucune règle de fixation des prix. Enfin, la parcelle peut être acquise aussi par donation (3 %) et le tenant donne toujours aussi une partie de sa récolte annuelle en guise de remerciement au propriétaire.

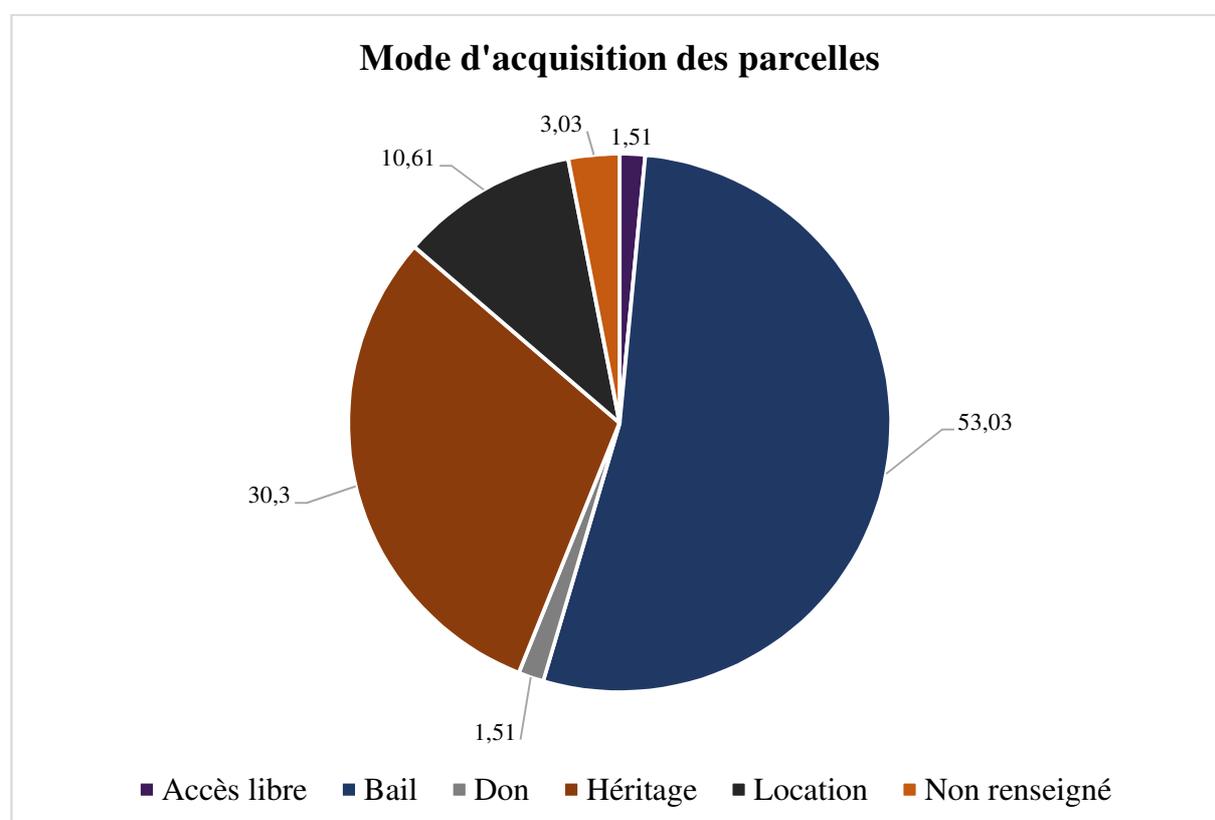


Figure II-5. Mode d'acquisition des parcelles de bas-fonds échantillonnés dans la Région des Savanes (Togo).  
NR = non renseigné.

Le semis en poquets (semence directement mise en terre dans un trou creusé à l'aide d'un bâton) est le plus pratiqué (90 % des parcelles). Le repiquage (semis de plantules de riz obtenues en pépinière et déterrées après deux à trois semaines pour être repiquées sur la parcelle concernée) a été renseigné comme méthode de semis seulement par 10 % des enquêtés.

Il n'a pas été possible d'obtenir des renseignements sur toutes les variétés de riz cultivées, près d'une vingtaine de cultivars avait été citée dont certains désignaient parfois une même variété mais dans un autre dialecte.

En 2012, 81,8 % des personnes enquêtées ont déclaré utiliser un fertilisant sur leur parcelle. En 2013, des détails ont été acquis sur le type de fertilisation utilisé. Respectivement 25,8, 19,4 et 45,2 % des enquêtés ont déclaré utiliser de l'engrais chimique, de l'engrais organique ou les deux types de fertilisants. L'absence totale de fertilisation est renseignée par seulement 9 % des enquêtés (Figure II-6).

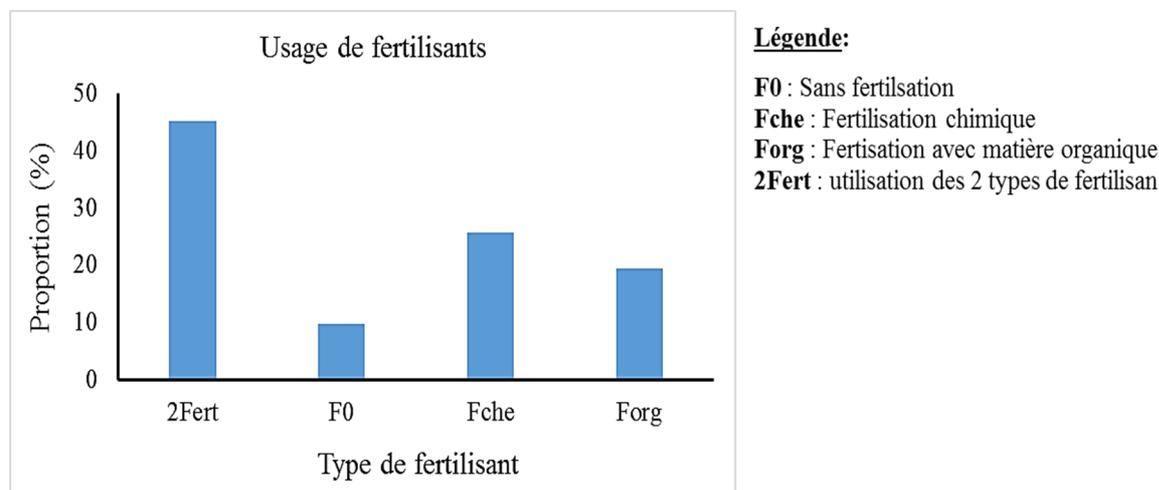


Figure II-6. Type de fertilisants utilisé sur les parcelles de bas-fonds échantillonnées au nord du Togo.

Le labour manuel à la houe (45,5 %) et le labour mécanique au tracteur-motoculteur 39,4 % ont été renseignés en 2013 comme le mode de préparation des parcelles. Le sarclage manuel est le mode de désherbage le plus utilisé (73 %). Au cours du cycle de riz, deux sarclages sont réalisés, complétés parfois par un arrachage manuel des grands adventices.

### II-3.1.2.3. Connaissances endogènes des agriculteurs concernant *R. fistulosa*

Dans la majorité des cas (73 % des enquêtés), les agriculteurs connaissaient ou étaient déjà au courant de l'existence de *R. fistulosa* soit dans leur propre parcelle ou bas-fond, soit dans des bas-fonds environnants. Les rares exceptions étaient sûrement dues au fait que certains paysans ne prêtent pas attention à la spécificité de l'enherbement dans leur parcelle, mais surtout au fait que *R. fistulosa* n'a pas encore été remarqué dans la majorité des parcelles du bas-fond concerné. C'est le cas par exemple de 8 des 33 bas-fonds de 2012 ayant un degré d'infestation de 1 à 10 % (Tableau II-2), ce qui correspondait à 1-2 parcelles infestées dans tout le bas-fond.

Seuls 54,5 % des enquêtés ont fourni une réponse en 2013 à la question de la période où ils observaient le plus l'infestation de *R. fistulosa* dans leur parcelle (i.e., période de fortes densités de levée). Parmi ces derniers, 55,5 % observaient des densités élevées de *R. fistulosa* pendant le mois d'août tandis que 44,4 % l'observaient plutôt en septembre. Tous les enquêtés ont précisé que *R. fistulosa* réapparaît après les sarclages (i.e., des levées échelonnées au cours du cycle cultural du riz).

A la question de la date de première observation de *R. fistulosa* dans leur parcelle, seuls 54,5 % des enquêtés ont répondu avoir toujours observé depuis qu'ils ont commencé à exploiter la parcelle tandis que pour les autres, c'était soit depuis plus de dix ans ou moins de cinq ans.

En 2013, les cinq contraintes à la production renseignées par les enquêtés étaient par ordre d'importance, les adventices (51,1 %), le labour (27,3 %), les termites (6,1 %), le sarclage (6,1 %) et l'entretien en général des cultures (3,0 %). Le sarclage associé éventuellement à l'épandage d'un engrais de synthèse ou de fumure organique (91,6 %) a été renseigné comme méthode de gestion des adventices en général et donc aussi de *R. fistulosa*. Cependant, le constat qui ressort des enquêtes est que souvent les doses

d'engrais utilisé était toujours inférieure aux doses nationales recommandées de  $200 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  de NPK et de  $100 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  d'urée. Quelques paysans épandent de la cendre après le labour mais cela a également été signalé comme moyen de lutte contre les termites. L'utilisation de produits herbicides totaux tels que le glyphosate avant le labour ou d'herbicides de post-levée tels que le 2,4-D a été signalée par quelques producteurs comme moyens de gestion.

### II-3.1.3. Recherche de corrélation entre les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* et les facteurs socio-agronomiques

Les variables liées aux bas-fonds (âge et taille du bas-fond), et les variables liées aux parcelles (type de labour et de fertilisation) ont été croisées avec les niveaux d'infestation correspondants. Les fortes infestations (note 3, violet sur la figure II-7) semblent se retrouver sur les bas-fonds plus âgés (âge entre 40 et 70 ans) tandis qu'il ne semble exister aucun lien entre l'infestation et la taille des bas-fonds (Figure II-8). De même, le type de préparation des parcelles (Figure II-9) et de fertilisant utilisé (Figure II-10) ne semble pas être des déterminants d'un niveau d'infestation particulier.

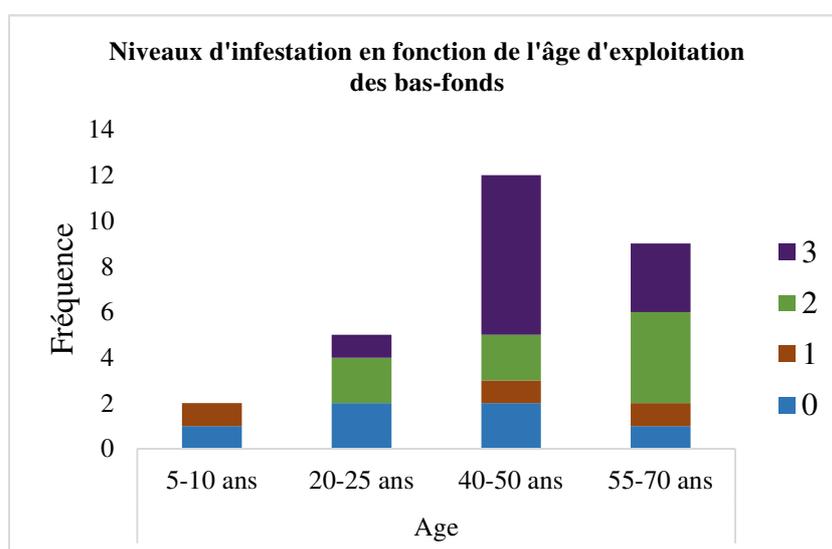


Figure II-7. Relation entre l'âge d'exploitation des bas-fonds échantillonnés et leur niveau d'infestation par *R. fistulosa*.

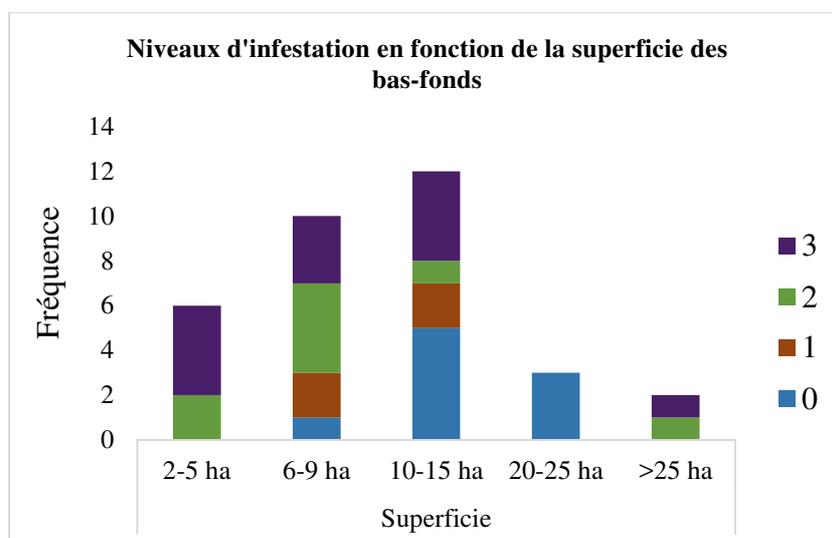


Figure II-8. Relation entre la superficie des bas-fonds échantillonnés et leur niveau d'infestation par *R. fistulosa*.

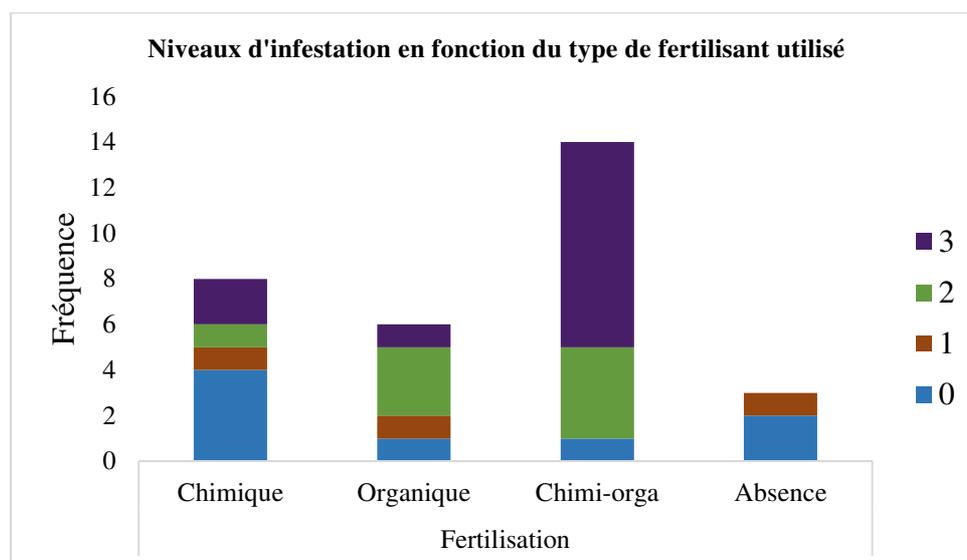


Figure II-9. Relation entre le type de fertilisant utilisé sur les parcelles et leur niveau d'infestation par *R. fistulosa*.

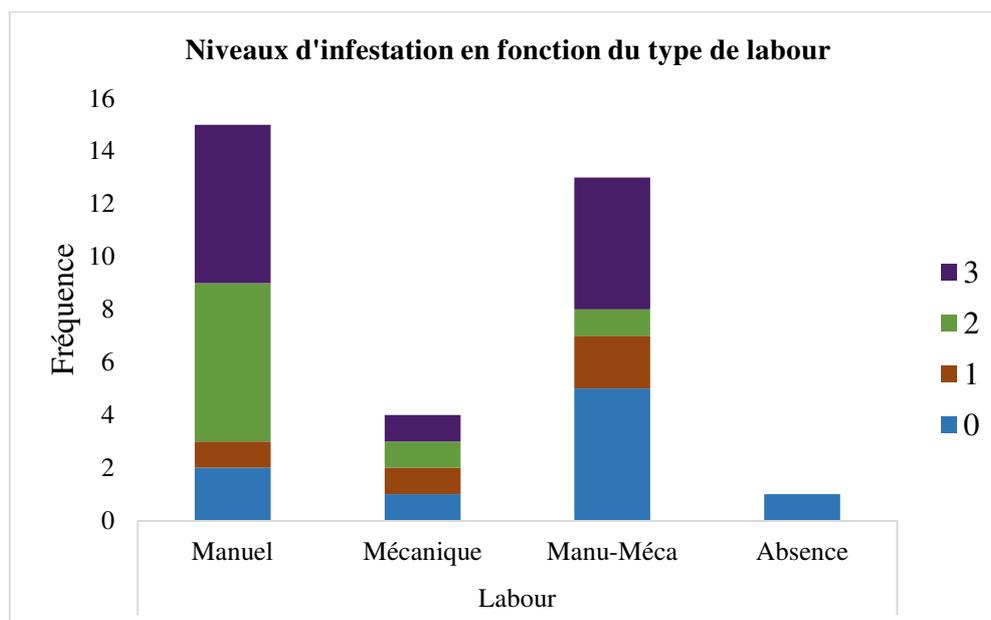


Figure II-10. Relation entre le type de labour des parcelles et leur niveau d'infestation par *R. fistulosa*.

### II-3.2. Caractérisation environnementale des bas-fonds et recherche de corrélations avec les niveaux d'infestation de *R. fistulosa*.

#### II-3.2.1. Cartes thématiques de répartition de l'infestation de *R. fistulosa*

L'analyse des données collectées au cours des deux années de prospection sur les 66 parcelles de bas-fonds (ci-après sites) a permis de construire des cartes de niveaux d'infestation de *R. fistulosa* en lien avec des caractéristiques du milieu.

Respectivement, 24, 32, 20 et 20 % des 66 sites étaient infestés avec des niveaux allant d'une infestation nulle à une forte infestation de *R. fistulosa* (Figure II-11).

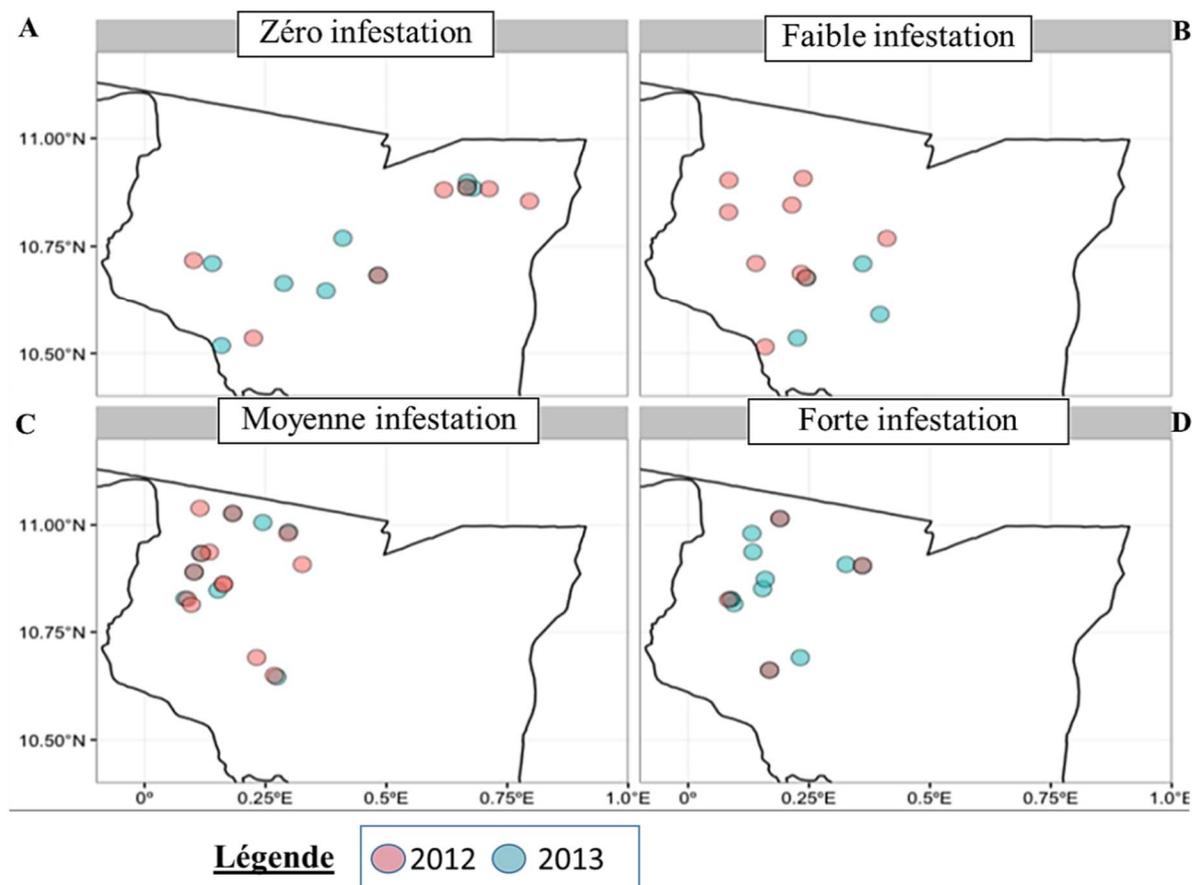
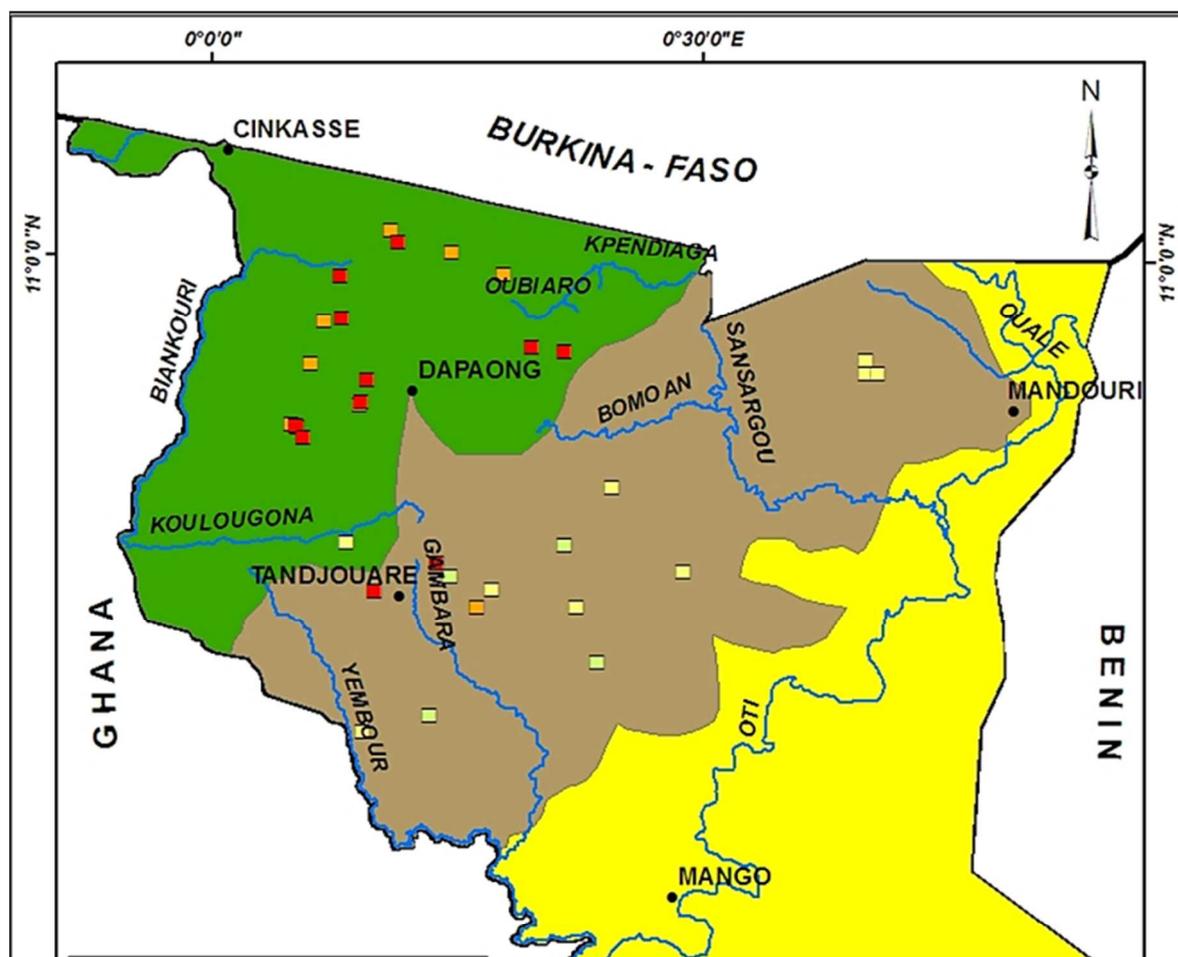


Figure II-11. Répartition de l'infestation et des niveaux d'infestation de *R. fistulosa* dans les bas-fonds échantillonnés au nord-Togo après deux années de prospection.

La projection des coordonnées des 66 sites de 2012 et 2013 sur une carte thématique de zones agro-écologiques de la Région des Savanes montre que la répartition et les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* suivent un gradient agroécologique (Figure II-12). En effet, cette carte montre que les niveaux fort et moyen d'infestation (petits carrés rouges et oranges) se retrouvent presque exclusivement dans les zones de pénéplaine et buttes (en vert) qui sont de vastes étendues de plaines parsemées de monticules de terre consolidés.



**Légende:**

**Niveau d'infestation**

- |  |   |
|--|---|
| <span style="color: red;">■</span> Fort          | <span style="color: orange;">■</span> Moyen |
| <span style="color: lightgreen;">■</span> Faible | <span style="color: yellow;">■</span> Zéro  |

**Zones agroécologiques**

- |  |  |   |
|--|--|---|
| <span style="color: green;">■</span> Pénéplaines et buttes | <span style="color: brown;">■</span> Plateau et Cuesta | <span style="color: yellow;">■</span> Plaine de l'Oti |
|--|--|---|

Figure II-12. Répartition des niveaux d'infestation de *R. fistulosa* en fonction des grandes zones agroécologiques de la Région des Savanes (Togo).

La projection des coordonnées des sites sur la carte de relief de la région montre un regroupement des niveaux moyen et fort d'infestation au-dessus de la crête du Mont Bombouaka (ellipse blanche) car il y a très peu de sites fortement infestés en dessous de cette barrière physique (Figure II-13).

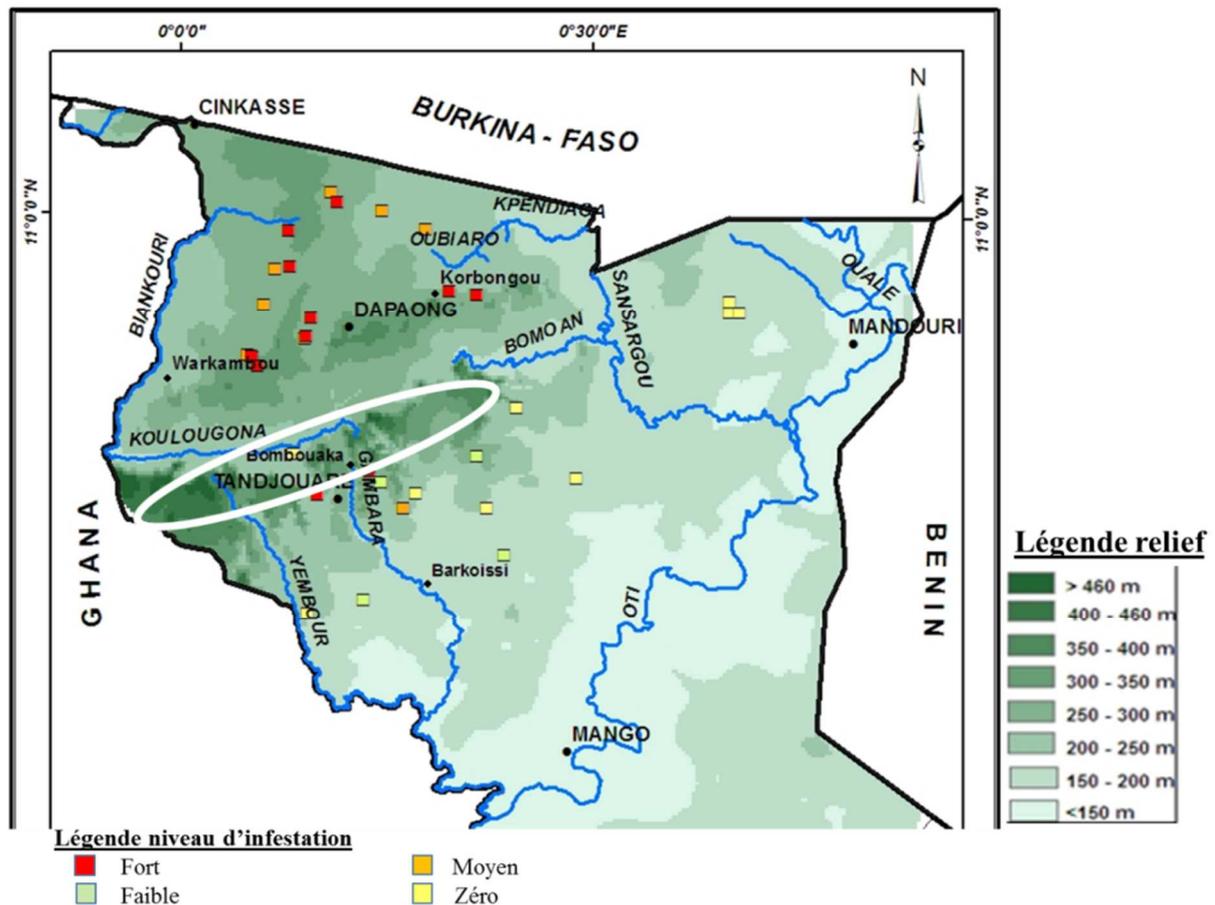


Figure II-13. Répartition des niveaux d'infestation de *R. fistulosa* en fonction du relief de la Région des Savanes (Togo).

Une troisième projection des coordonnées des sites sur une carte des zones potentiellement humiques (i.e., zones à caractère hydromorphe à inondable) de la région, montre que *R. fistulosa* est absent dans la partie sud de la Région des Savanes qui est une zone très inondable (Figure II-14), et où le parasite n'a pas été retrouvé au cours des prospections sur les deux années.

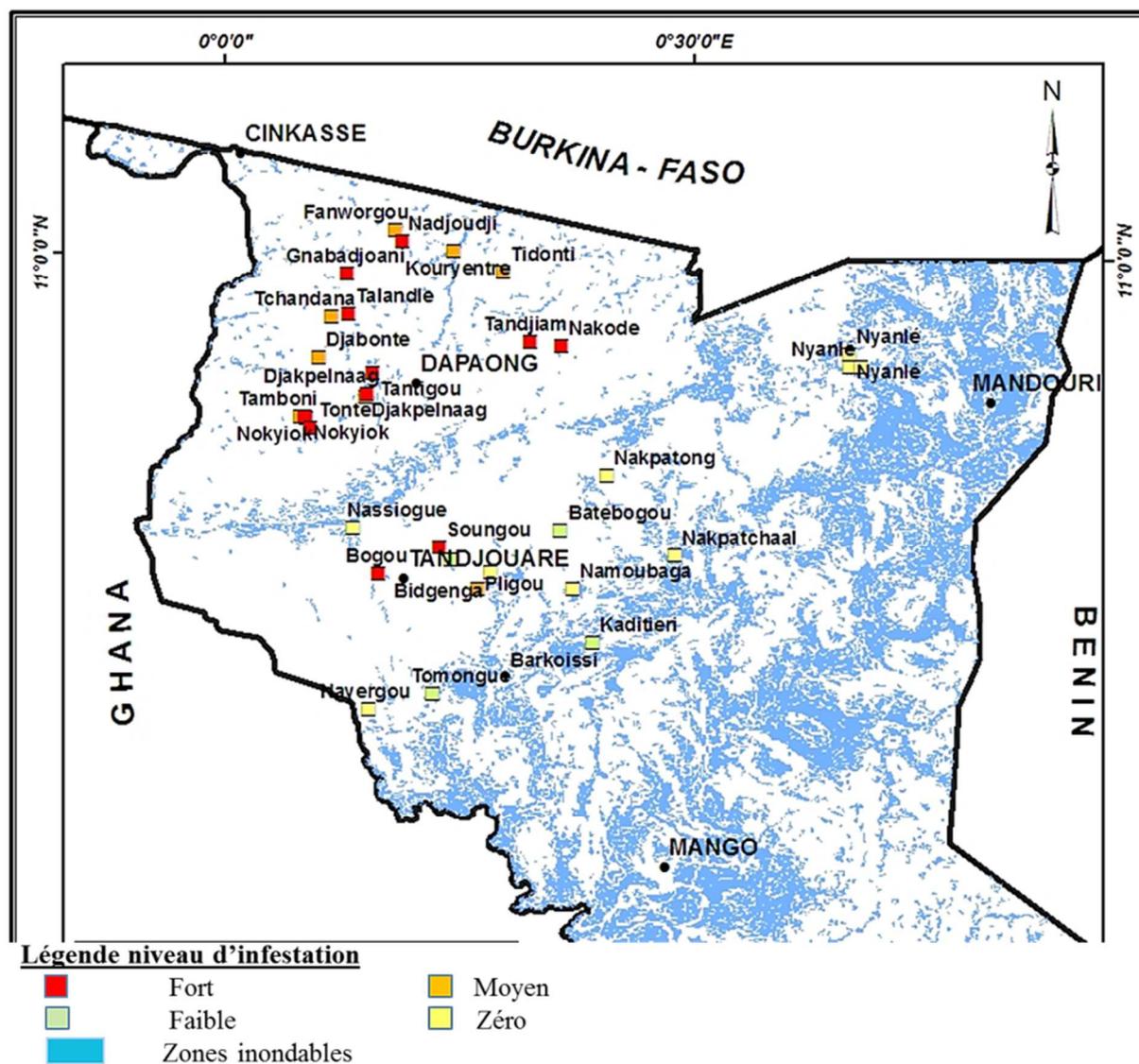


Figure II-14. Répartition des niveaux d'infestation de *R. fistulosa* en fonction des zones potentiellement inondables définies pour la Région des Savanes (Togo).

Cette première analyse de la répartition de l'infestation de *R. fistulosa* dans la Région des Savanes nous a amené à rechercher les caractéristiques pédoclimatiques du milieu et à identifier celles qui étaient corrélées avec les niveaux d'infestation observés en particulier et la composition floristique adventice.

### II-3.2.2. Description des variables pédoclimatiques utilisées dans les analyses statistiques

Les descripteurs des variables pédoclimatiques utilisées dans les analyses multivariées sont présentés dans le tableau II-3 ci-dessous. Au total, le jeu de données comprenait 14 variables numériques et 2 variables catégorielles. Les sites étaient situés entre les latitudes 10° 51 - 11° 04 N, les longitudes 0° 08 - 0° 80 E et les altitudes 157-338 m. Soixante des 66 sites avaient un sol argileux limoneux, avec une teneur moyenne en argile de 148,5 g kg<sup>-1</sup>, 314,4 g kg<sup>-1</sup> pour le limon (limon fin et grossier) et 537,2 g kg<sup>-1</sup> pour le sable (sable fin et grossier).

Tableau II-3. Variables pédoclimatiques utilisées dans la caractérisation environnementale des bas-fonds.

Caractéristiques physico-chimiques	Code variable	Total	moyenne	Écart-type	min	max	médiane
Argile	Arg	66	148.45	64.41	51.00	314.00	131.00
Limon fin	LimF	66	146.74	66.74	22.00	344.00	130.00
Limon grossier	LimG	66	167.61	52.78	59.00	282.00	171.00
Sable fin	SabF	66	302.98	121.52	71.00	634.00	279.50
Sable grossier	SabG	66	234.21	169.15	21.00	556.00	167.00
Carbone total	C	66	6.13	2.43	2.22	11.70	5.56
Azote total	N	66	0.41	0.16	0.15	0.81	0.38
Ratio C/N	C/N	66	14.80	1.15	11.90	16.80	14.90
pH	pH	66	5.97	0.51	5.04	7.39	5.89
CEC	CEC	66	5.26	3.74	1.11	17.50	3.98
Potassium	P	66	1.27	0.90	0.20	3.41	1.04
Phosphore	K	66	0.03	0.01	0.01	0.07	0.02
Longitude	Long	66	10.81	0.14	10.51	11.04	10.85
Latitude	Lat	66	0.26	0.18	0.08	0.80	0.20
Altitude	Alt	66	256.08	52.09	157.00	338.00	268.50
Variables catégorielles		Catégories	Fréquence	Pourcentage			
Texture	Sablo-limoneux		40.00	60.61			
	Limoneux		17.00	25.76			
	Argilo-Limoneux		5.00	7.58			
	Limono-sableux		2.00	3.03			
	Limoneux fin		2.00	3.03			
Abondance de <i>R. fistulosa</i>	[6-10] plantes/m <sup>2</sup>		21.00	31.82			
	>10 plantes/m <sup>2</sup>		16.00	24.24			
	0 plantes/m <sup>2</sup>		16.00	24.24			
	[1-5] plantes/m <sup>2</sup>		13.00	19.7			

### II-3.2.3. Variables pédoclimatiques décrivant les bas-fonds et influençant les niveaux d'infestation de *R. fistulosa*

Les deux premières composantes de l'analyse en composantes principales (ACP) expliquent 62 % de la variance totale de la matrice de corrélation. La première composante principale porte 37,4 % de cette variance et reflétait essentiellement la composition texturale et la teneur en nutriments des sols (figure II-15). Les valeurs élevées sur cet axe correspondent à des valeurs élevées de teneur en argile, en carbone et azote totaux, en phosphore et de capacité d'échange cationique (CEC). La deuxième composante porte 24,6 % de la variation totale et correspond principalement aux variables de position géographique et de texture. Les valeurs élevées sur cet axe correspondaient aux valeurs élevées de longitude, altitude et aussi pour la teneur en potassium, tandis que la longitude et en teneur en sable fin avaient de faibles valeurs sur cet axe. Il faut également noter que la troisième composante principale explique 10 % de la variation totale et discriminait essentiellement les variables de position géographique longitude, latitude et pH, toutes positivement corrélées sur cet axe (Figure II-15).

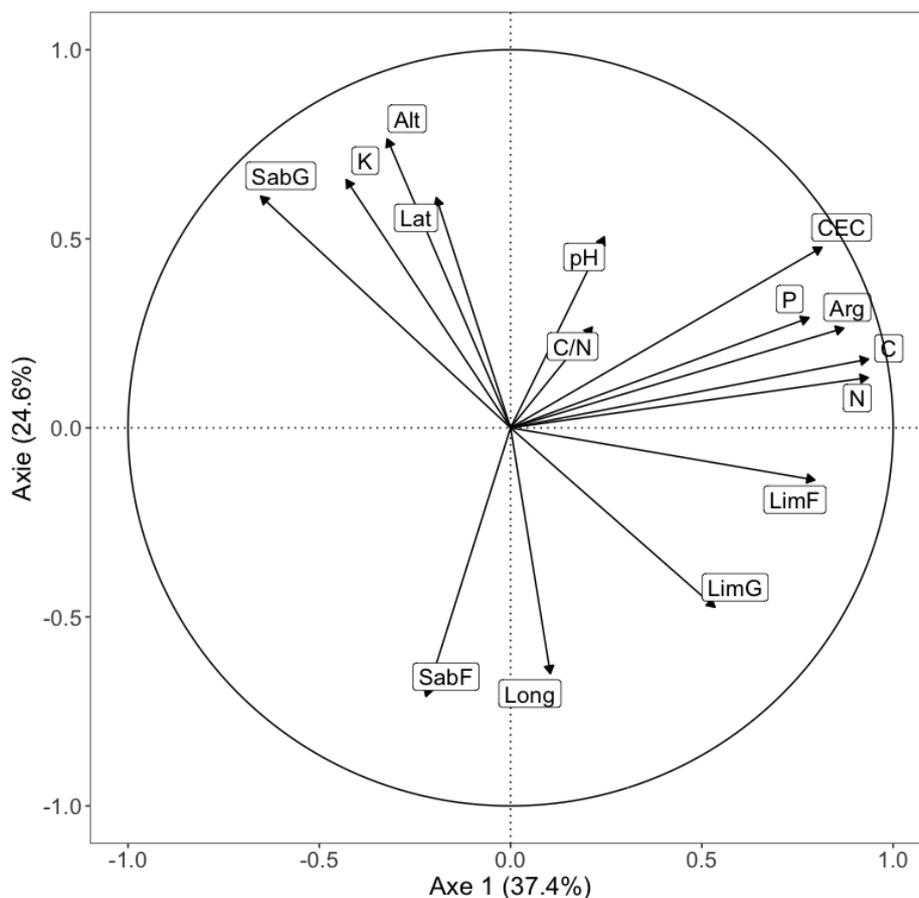


Figure II-15. Visualisation des résultats de l'ACP montrant les variables pédoclimatiques corrélées aux composantes principales. Composante 1: Carbone (0.94), Azote (0.93), Argile (0.87); CEC (0.81); Limon (0.80) et Phosphore (0.78). Composante 2: Altitude (0.76); Potassium (0.66); Longitude (0.61) et Latitude (-0.65) ; en parenthèse, la valeur propre des matrices.

La projection des niveaux d'infestation de *R. fistulosa* comme variable qualitative supplémentaire montre que les niveaux d'infestation se répartissent principalement le long de l'axe 2 de l'ACP. Les niveaux fort et moyen ont des fortes valeurs pour les variables de position géographique (altitude et latitude) et de sol (sable grossier et potassium), alors que les niveaux d'infestation faible et zéro sont plutôt définis « négativement » sur cet axe par les variables longitude et sable fin. La deuxième composante de l'ACP définit ainsi la corrélation entre les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* et les facteurs pédoclimatiques position géographique et texture (Figure II-16). Les niveaux fort et moyen d'infestation sont donc retrouvés sur des sols à teneurs en sable grossier élevées situés plus au nord-ouest de la zone et se trouvant aux altitudes plus élevées que la moyenne, tandis que les niveaux faible et zéro d'infestation étaient rencontrés plus sur des sols à texture plus fine et se trouvant plus à l'est de la zone.

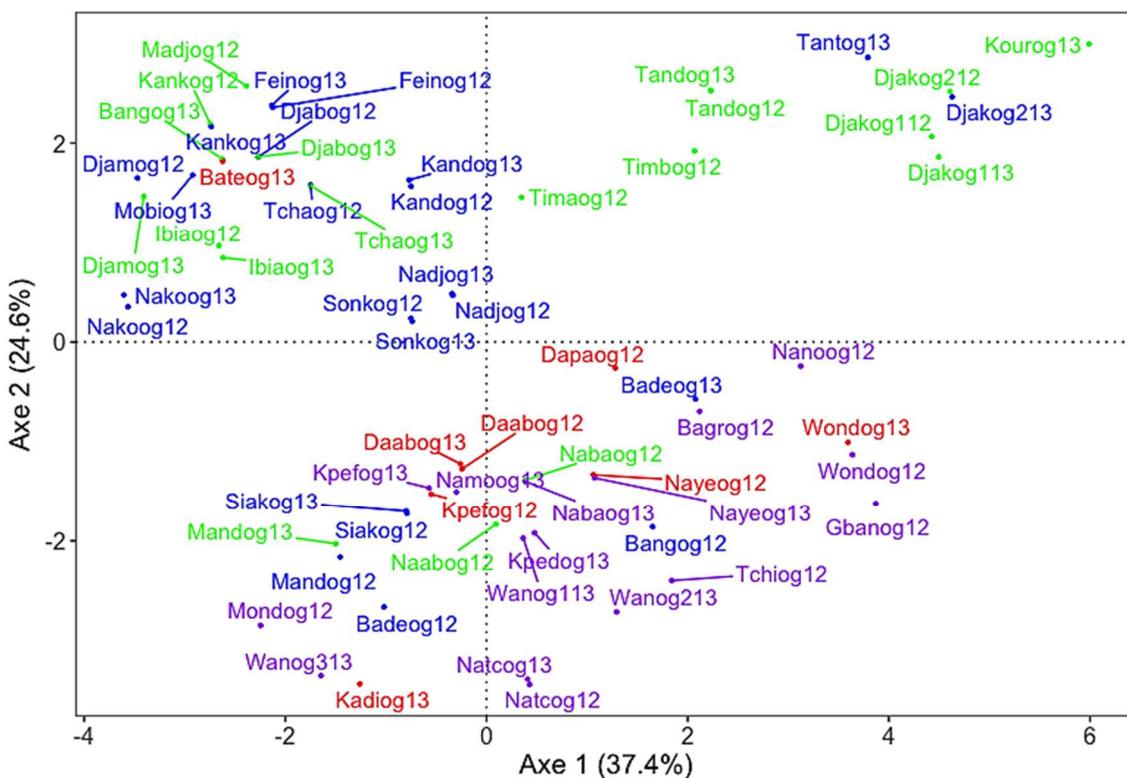


Figure II-16. Projection des sites sur les deux premiers axes de l'ACP. Les niveaux d'infestation sont marqués en différentes couleurs : violet (zéro infestation), rouge (faible infestation), vert (moyenne infestation) et bleu (forte infestation).

### II-3.3. Caractérisation des gradients environnementaux influençant la communauté adventice globale des rizières de bas-fonds

#### II-3.3.1. Composition globale et richesse spécifique de la flore adventice

La flore adventice inventoriée sur l'ensemble des 66 sites au cours des deux années de prospection comprend 122 espèces appartenant à 79 genres et à 28 familles botaniques (Tableau II-5). Parmi les familles botaniques, les cinq les plus représentées totalisaient plus de la moitié des espèces rencontrées. Il s'agissait des Poaceae (26 espèces), Cyperaceae (17), Malvaceae (10), Commelinaceae (8) et Fabaceae (8) (Tableau II-4).

Les espèces adventices les plus fréquentes (en nombre de sites occupés) étaient : *Paspalum scrobiculatum* (91 %), *Hyptis spicigera* (89 %), *Ludwigia hyssopifolia* (83 %), *Setaria pumila* (79 %) et *Oldenlandia corymbosa* (76 %). A l'inverse, 21 espèces n'ont été trouvées qu'une fois (voir Tableau S2 en annexe3). 56 % des espèces adventices recensées sont des annuelles, 20 % sont annuelles ou pérennes selon les conditions du milieu et 15 % sont pérennes.

En considérant la probabilité de non observation d'espèces rares, la flore globale obtenue sur les deux années est estimée respectivement à 136, 142 et 148 espèces avec les indices de Chao et les indices 1 et 2 de Jackknife. Le nombre total d'espèces présentes sur un site varie de 8 à 53 avec une valeur médiane de 20 espèces.

Table II-4. Familles les plus représentées et espèce la plus fréquente dans la famille pour la flore adventice des bas-fonds.

Famille	Taxons	Nom scientifique	Sites
Poaceae	26	<i>Paspalum scrobiculatum</i>	60
Cyperaceae	17	<i>Fimbristylis littoralis</i>	36
Malvaceae	10	<i>Melochia corchorifolia</i>	43
Commelinaceae	8	<i>Aneilema beninense</i>	38
Fabaceae	8	<i>Alysicarpus ovalifolius</i>	28
Asteraceae	6	<i>Eclipta prostrata</i>	37
Amaranthaceae	5	<i>Alternanthera sessilis</i>	6
Rubiaceae	5	<i>Oldenlandia corymbosa</i>	50

### II-3.3.2. Différence de composition de la flore et gradients de structuration

L'analyse en coordonnées principales (ACoP) réalisée sur les données de présence-absence et sur les données d'abondance des espèces identifie une différence de composition floristique entre les sites de bas-fonds basée sur leur distance (Figures II-17 et II-18). 32,8 % de l'inertie totale sont portés par les quatre axes principaux, avec 20,9 % de la variance expliquée par le premier plan. La représentation de ce plan montre une certaine structuration des sites en fonction des axes. Pour plus de visibilité, les sites ont été colorés suivant leur niveau d'infestation par *R. fistulosa* afin de visualiser facilement leur structuration en fonction de l'objectif principal de notre étude i.e. *R. fistulosa*. Ainsi, sur la figure II-17 obtenue avec les données de présence, on observe un regroupement des sites (ellipse noire) avec un niveau d'infestation zéro (couleur violette) sur l'axe principal 2 de l'ACoP. Ce regroupement est nettement plus visible sur la figure II-18 obtenue avec les données d'abondance, et montrant aussi des regroupements partiels pour les autres sites de même niveau d'infestation.

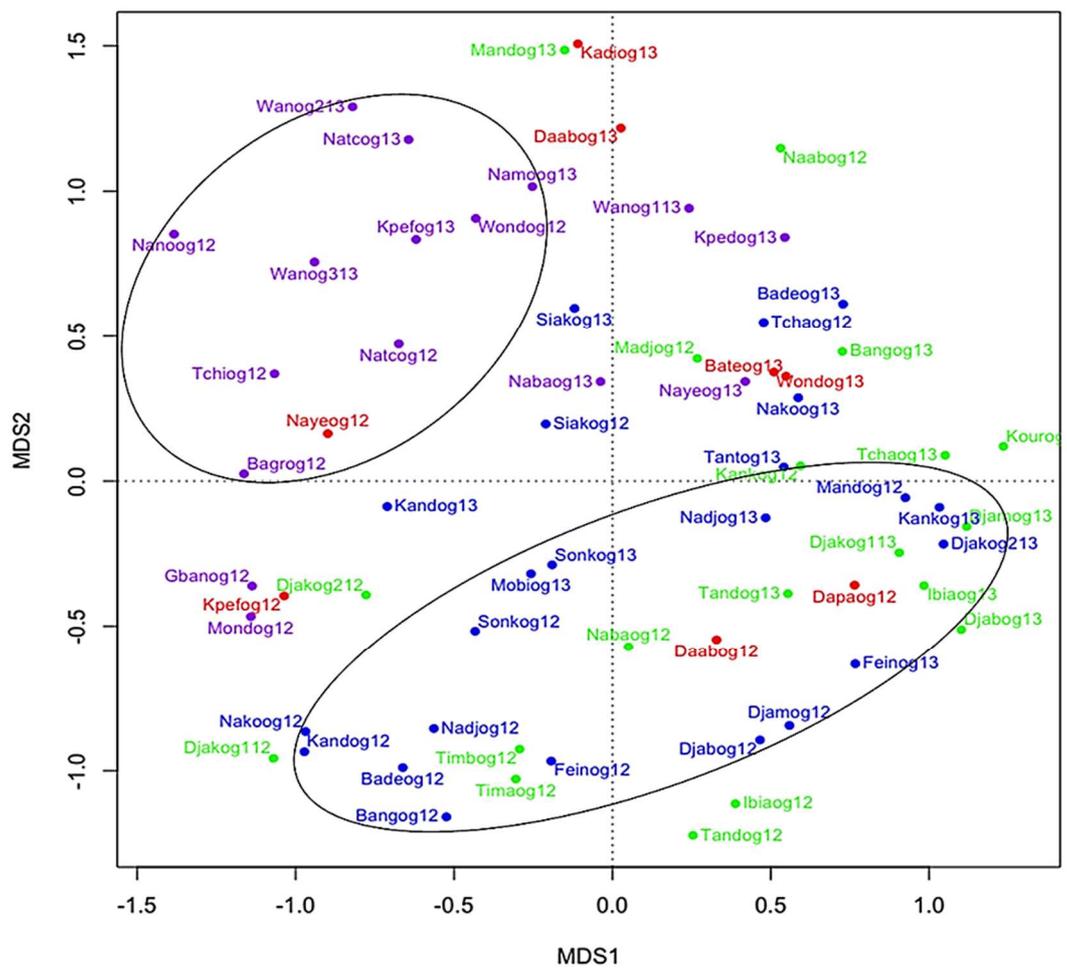


Figure II-17. Projection des sites sur les deux premiers axes de l'ACoP avec les données de présence-absence des espèces.

Les sites sont colorés selon leur niveau d'infestation par *R. fistulosa* : violet (zéro infestation), rouge (faible infestation), vert (moyenne infestation) et bleu (forte infestation). L'ellipse noire montre le regroupement des sites avec zéro infestation de *R. fistulosa* en haut ou forte infestation de *R. fistulosa* en bas.

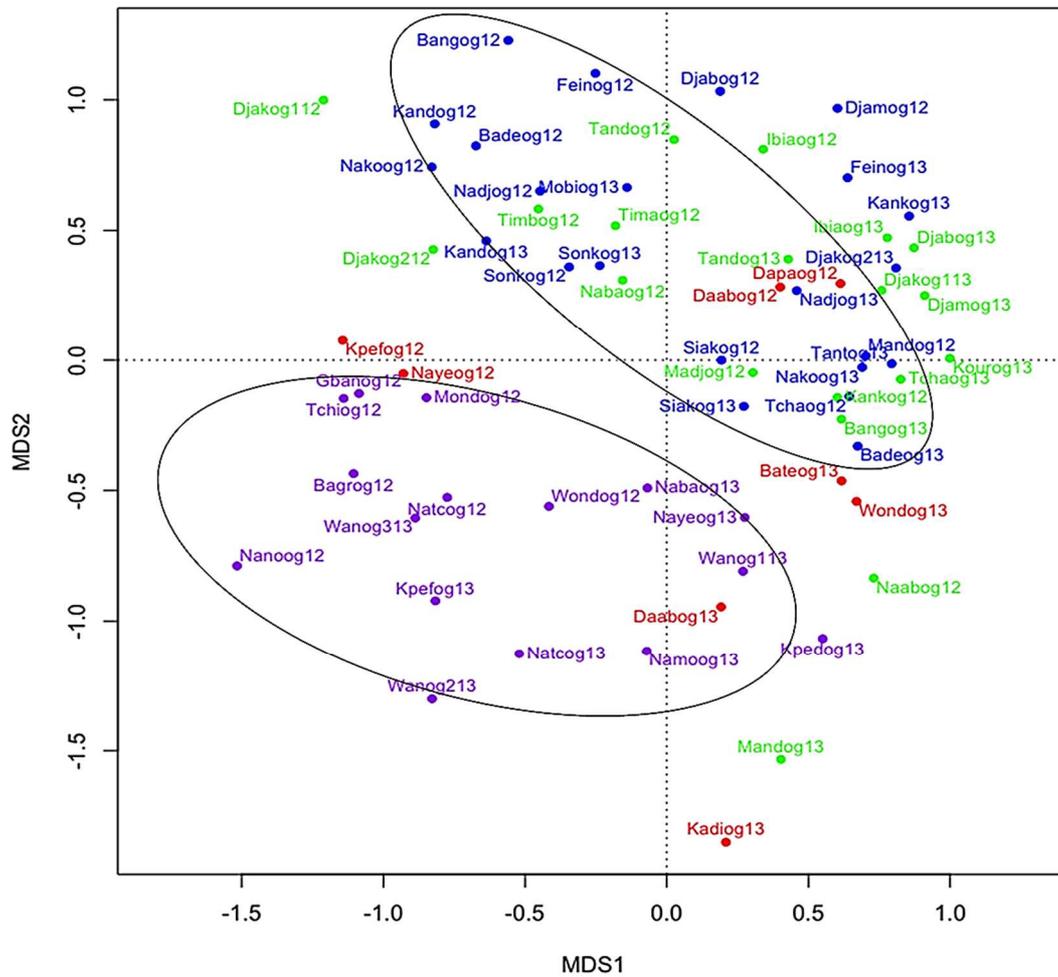


Figure II-18. Projection des sites sur les deux premiers axes de l'ACoP avec les données d'abondance des espèces. Les sites sont colorés selon leur niveau d'infestation par *R. fistulosa* : violet (zéro infestation), rouge (faible infestation), vert (moyenne infestation) et bleu (forte infestation). L'ellipse noire montre le regroupement des sites avec zéro infestation de *R. fistulosa* en bas ou forte infestation de *R. fistulosa* en haut.

La représentation des groupes de sites par le centre de gravité de leur distance montre que la structuration des sites sur la base de leur composition en adventices est en concordance partielle avec les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* (Figures II-19 et II-20). Le groupe des sites sans *R. fistulosa* (G0) est très différent en terme de composition spécifique des autres groupes de sites, et les groupes de sites avec des niveaux moyen et fort d'infestation de *R. fistulosa* (G2 et G3) sont spatialement plus proches donc plus similaires en terme de composition spécifique. Cette structure est observée aussi bien avec les données de présence-absence (Figure II-19) qu'avec les données d'abondance des espèces (Figure II-20). Les communautés adventices constituent de ce fait un indicateur plus ou moins concordant de la présence et de l'abondance de *R. fistulosa*.

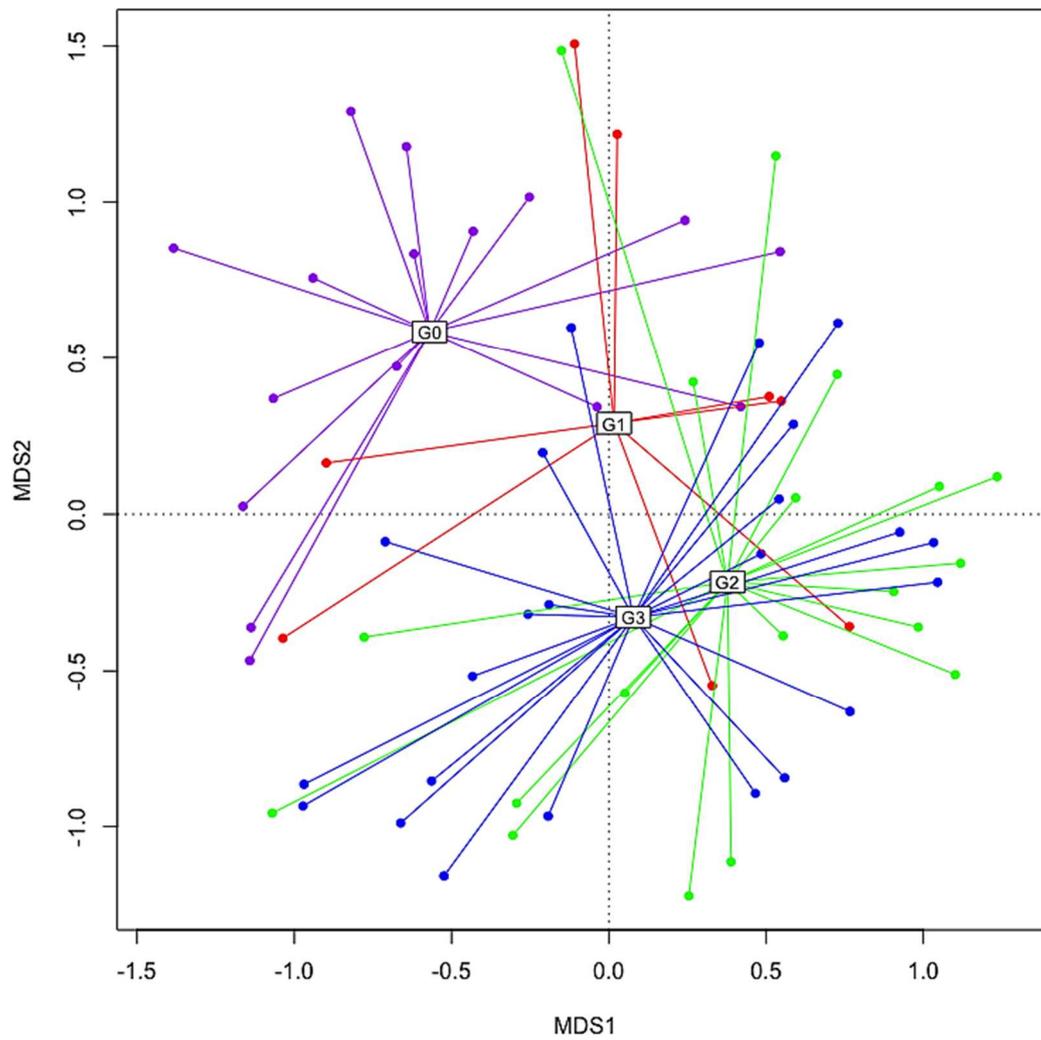


Figure II-19. Projection des sites sur les deux premiers axes de l'ACoP avec les données de présence-absence des espèces en fonction des groupes d'infestation. Les groupes de sites sont représentés suivant la couleur prédéfinie pour les niveaux d'infestation *R. fistulosa* : Groupe G0 (zéro infestation, en violet), G1 (faible infestation, en rouge), G2 (moyenne infestation, en vert) et G3 (forte infestation, en bleu).

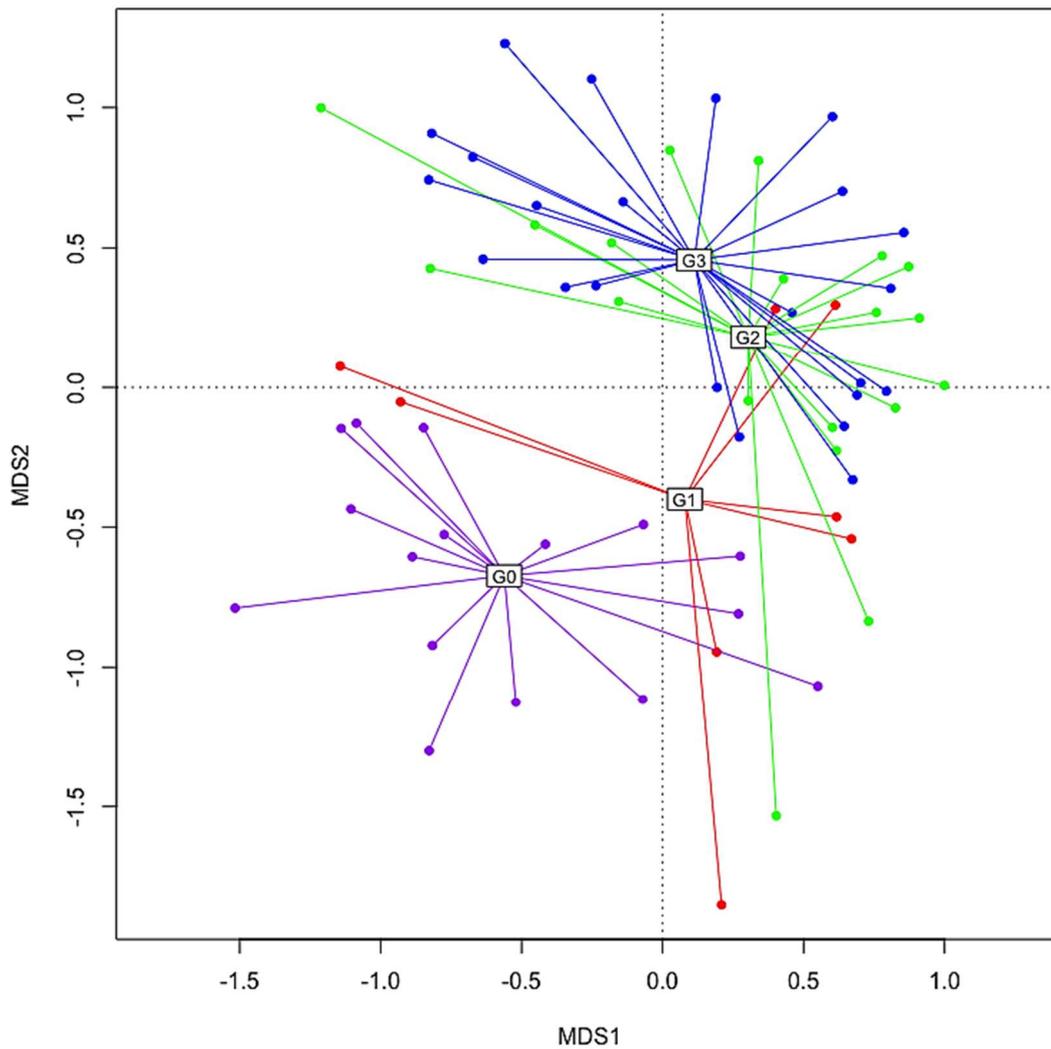


Figure II-20. Projection des sites sur les deux premiers axes de l'ACoP avec les données d'abondance des espèces en fonction des groupes d'infestation. Les groupes de sites sont représentés suivant la couleur prédéfinie pour les niveaux d'infestation *R. fistulosa* : Groupe G0 (zéro infestation, en violet), G1 (faible infestation, en rouge), G2 (moyenne infestation, en vert) et G3 (forte infestation, en bleu).

### II-3.3.3. Relation milieu-flore adventice et infestation de *R. fistulosa*

L'analyse précédente a mis en évidence la concordance entre la composition floristique et l'abondance de *R. fistulosa*. Néanmoins, les facteurs à l'origine de la structuration des communautés sont majoritairement liés au milieu. L'analyse de redondance (db-rda) permet de prendre en compte cette contrainte. Réalisée avec les variables explicatives du milieu (sol et climat), elle décrit avec les deux premiers axes 48,9 % de cette variation. Le plan 1x2 de l'analyse montre que les facteurs environnementaux qui définissent le mieux les différences de composition floristique entre les sites sont la texture (sable et limon) et le climat (représenté par les positions géographiques locales des parcelles).

En superposant l'information relative aux groupes d'abondance de *R. fistulosa*, il s'avère que les sites ou groupes de sites avec un niveau zéro d'infestation de *R. fistulosa* (en violet) sont localisés du côté des variables longitude (climat) et, sable fin et limon grossier (texture/type de sol) (Figure II-21A et B, et Figure II-22A et B). A l'opposé, les sites de moyen et fort niveaux d'infestation de *R. fistulosa* (respectivement en vert et en bleu) sont localisés plus du côté des variables de climat latitude et altitude, et des variables de sol potassium et sable grossier.

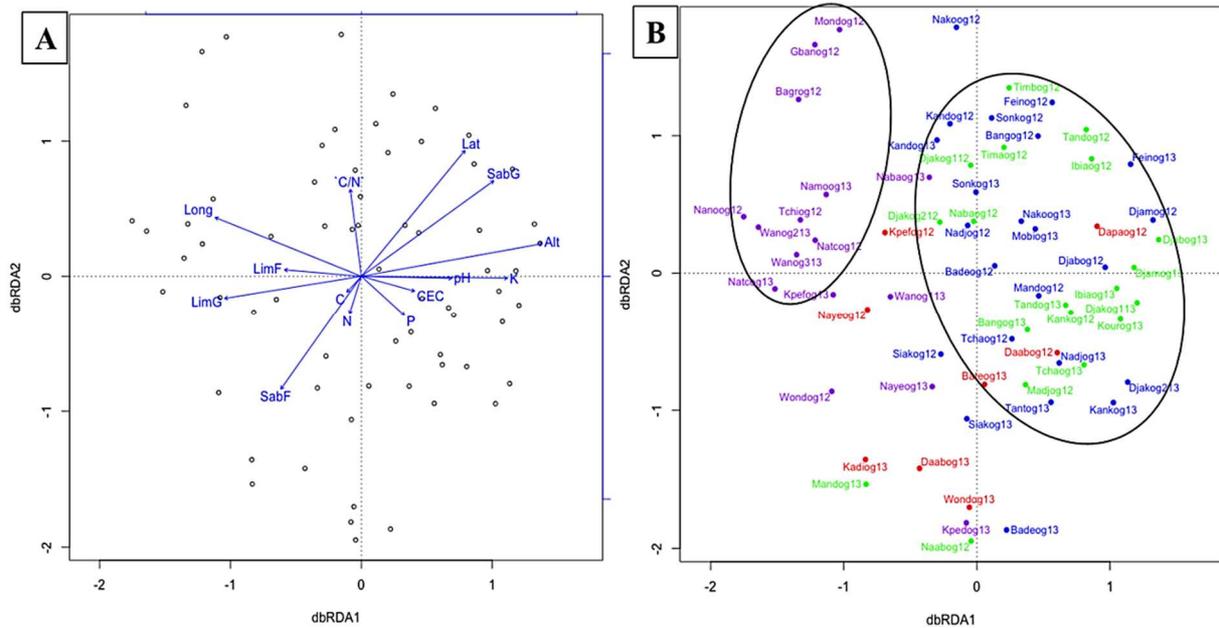


Figure II-21. Projection des variables de l'environnement (A) et des sites (B) sur les deux premiers axes de la db-rda avec les données de présence-absence des espèces. Les sites sont définis par des variables/groupe de variables différentes, et sont colorés suivant leur niveau d'infestation par *R. fistulosa*.

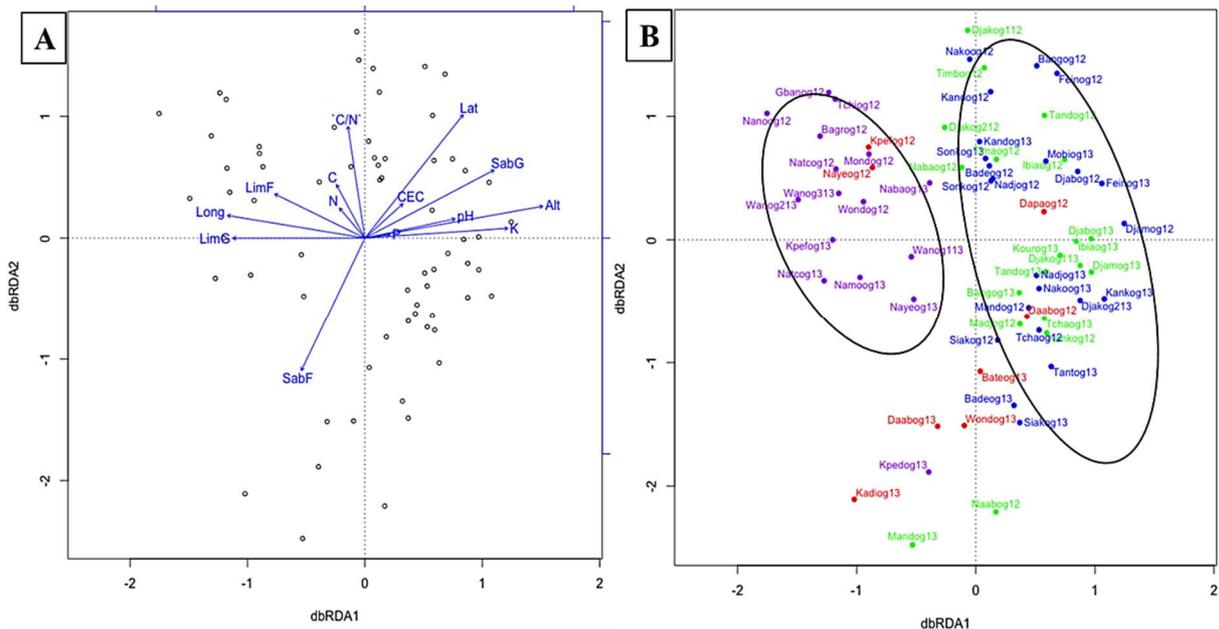


Figure II-22. Projection des variables de l'environnement (A) et des sites (B) sur les deux premiers axes de la db-rda avec les données d'abondance des espèces. Les sites sont définis par des variables/groupe de variables différentes, et sont colorés suivant leur niveau d'infestation par *R. fistulosa*.

L'analyse db-rda mets en évidence que les groupes de sites de niveau d'infestation zéro se distinguent très distinctement des autres groupes de sites, et d'autre part les groupes de sites de moyen et fort niveaux d'infestation (G2 et G3) apparaissent plus similaires en terme de composition spécifique, en considérant les données de présence-absence (Figure II-23) et les notes d'abondance des espèces (Figure II-24).

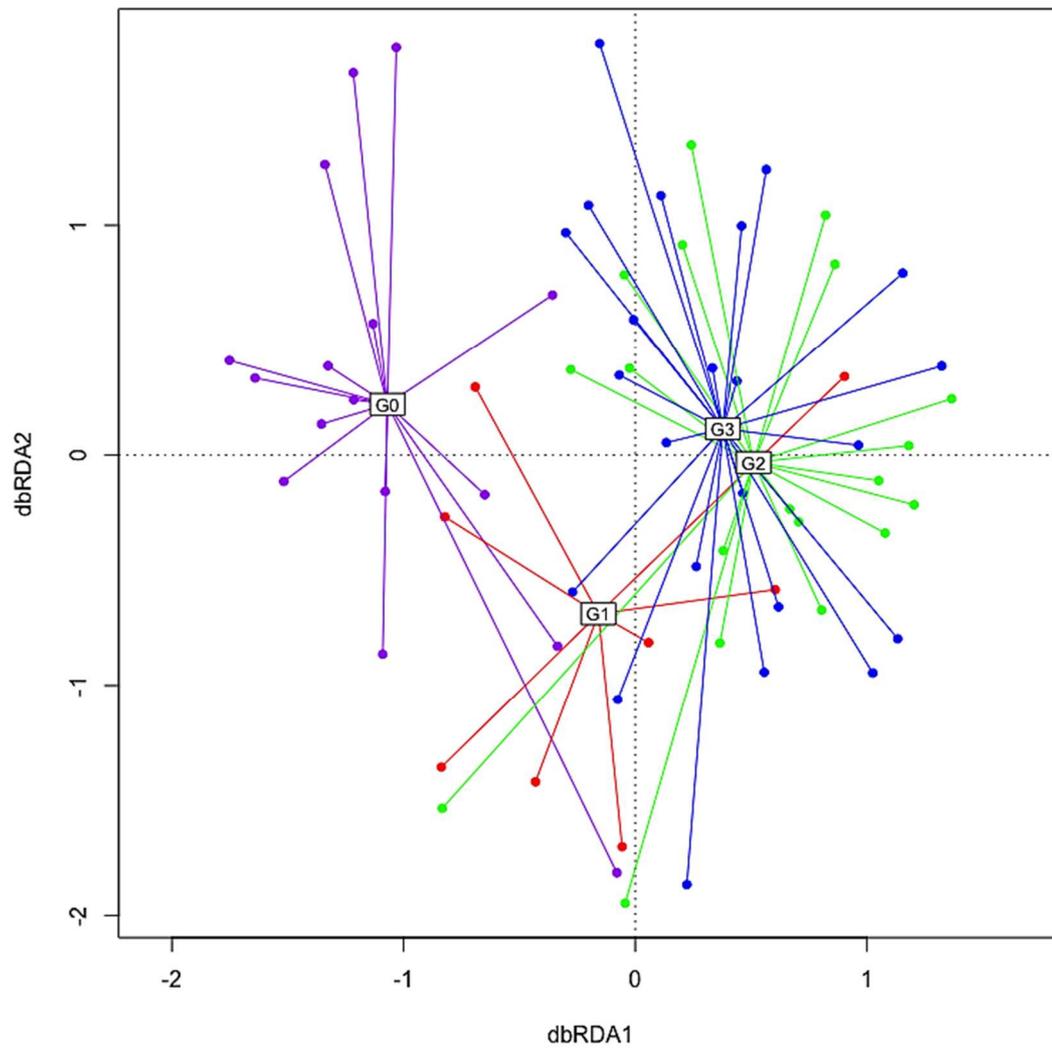


Figure II-23. Représentation des sites sur les deux premiers axes du gradient environnemental du db-rda avec les données de présence-absence des espèces. Les groupes de sites sont représentés suivant la couleur prédéfinie pour les niveaux d'infestation *R. fistulosa* : Groupe G0 (zéro infestation, en violet), G1 (faible infestation, en rouge), G2 (moyenne infestation, en vert) et G3 (forte infestation, en bleu).

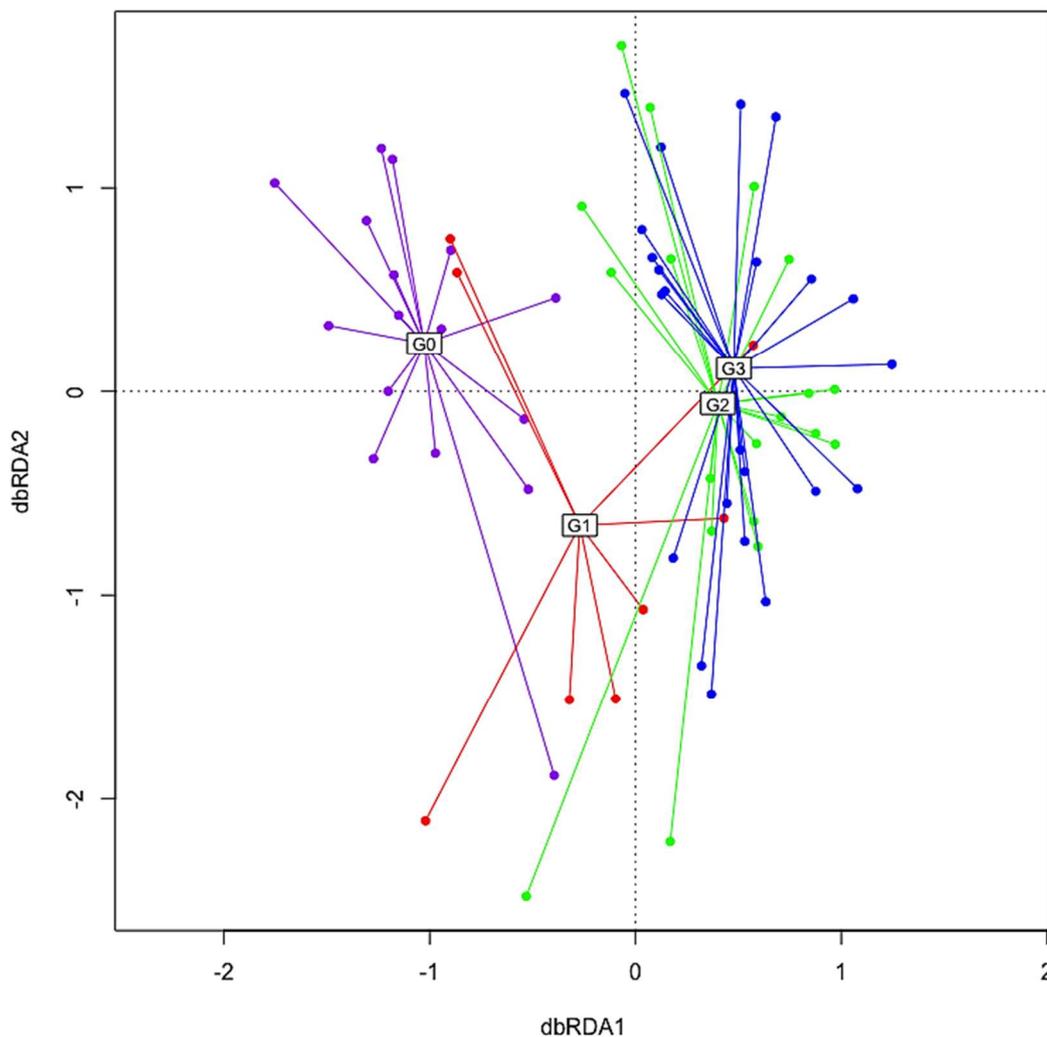


Figure II-24. Représentation des sites sur les deux premiers axes du gradient environnemental du db-rda avec les données de présence-absence des espèces. Les groupes de sites sont représentés suivant la couleur prédéfinie pour les niveaux d'infestation *R. fistulosa* : Groupe G0 (zéro infestation, en violet), G1 (faible infestation, en rouge), G2 (moyenne infestation, en vert) et G3 (forte infestation, en bleu).

## II-4. Discussion

### II-4.1. Etat de l'infestation et caractéristiques socio-agronomiques des bas-fonds rizicoles

L'infestation de *R. fistulosa* dans les bas-fonds de la zone est un problème connu car au cours de nos enquêtes, dès que nous donnions le nom « Mouli djiam » ou « Mouli Yobn » (qui veut dire « sel du riz » en dialecte local Moba ou Mossi), les paysans réagissaient immédiatement et indiquaient d'eux-mêmes les parcelles infestées et/ou les bas-fonds où l'infestation est mentionnée. Il est important de signaler que la riziculture de bas-fond au nord du Togo est en majorité pratiquée par des femmes qui utilisent pour la plupart le désherbage manuel pour l'entretien de l'enherbement de leur parcelle. La riziculture de bas-fonds dans le cadre de la Région des Savanes constitue donc une culture de subsistance et dans ce sens doit être mieux intégrée dans les programmes de lutte contre la pauvreté. Les bas-fonds de la région sont pour la majorité exploités depuis au moins 40 ans et donc le problème de l'infestation de *R. fistulosa* pourrait être aussi très ancien car les bas-fonds humides constituent son habitat de prédilection. Les pratiques agricoles pouvant favoriser l'infestation ou la contamination des parcelles sont essentiellement :

- les sources d'acquisition des semences qui ne sont pas contrôlées ;
- l'accès à la terre par bail ou location, ce qui ne peut favoriser la mise en œuvre d'actions durables, les tenants de la parcelle n'étant pas propriétaires et ne pouvant pas raisonner leur lutte ou gestion à long terme. Ainsi, la majorité des enquêtés ont connaissance des contraintes biotiques/abiotiques majeures sur leur parcelle mais n'adoptent pas forcément d'autres itinéraires techniques pour améliorer leur rendement ;
- une fertilisation inadaptée car les doses recommandées ne sont pas respectées. Pour appuyer cela, il n'existe aucune tendance montrant que les parcelles recevant ou non un type quelconque de fertilisants étaient plus ou moins infestées par *R. fistulosa* alors qu'il existe un lien évident entre les niveaux d'infestations et l'âge des bas-fonds.

Les niveaux d'infestation des parcelles étaient très variables d'un bas-fond à un autre, les parcelles avec des niveaux d'infestation plus élevés ayant été rencontrées dans les bas-fonds de l'extrême nord et du nord-ouest de la région.

*R. fistulosa* est presque inexistante dans les bas-fonds situés dans la préfecture du Kpendjal à l'est de la Région des Savanes. Durant les deux années de prospection, seulement deux bas-fonds infestés ont été retrouvés dans cette préfecture, et ceci, malgré le fait que nous soyons retournés sur les mêmes bas-fonds afin de confirmer l'absence de *R. fistulosa* et aussi malgré le fait que nous ayons en 2013 étendu la prospection à d'autres bas-fonds de cette préfecture. De plus, ces deux bas-fonds infestés se localisent à proximité de la préfecture de Tone où justement les plus fortes infestations ont été rencontrées. Ainsi, à l'échelle de la Région des Savanes, il n'est pas osé d'affirmer, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, que l'infestation de *R. fistulosa* se limite vers le nord et l'ouest de la Région. Aussi, s'il nous est impossible de déterminer à l'heure actuelle l'origine exacte de l'infestation dans la Région des Savanes, nous pouvons au moins suggérer l'existence d'un foyer de propagation de l'infestation à partie de la zone septentrionale du pays.

En effet, l'infestation de *R. fistulosa* a été également signalée dans les pays voisins du Togo, au Burkina-Faso et au Bénin, respectivement en 1995 (Ouédraogo 1995) et en 2003 (Gbèhounou & Assigbé 2003). Au Togo, les mentions faites de la présence du parasite remontent également en 2003 (MAEP-ITRA 2003). Il est alors surprenant que nous ne trouvions pas de bas-fonds infestés dans la préfecture du Kpendjal à la limite Est du Togo avec le Bénin, alors que de l'autre côté à la limite Nord du Togo avec le Burkina-Faso, nous avons identifié plusieurs bas-fonds avec de forts niveaux d'infestation dans les préfectures de Cinkassé et de Tone. Il existe donc très probablement un foyer de propagation de l'infestation à partie de la zone septentrionale du pays. Ce foyer d'infestation serait alimenté par les activités humaines comme les échanges informels d'intrants agricoles (plus précisément de semences de riz) entre producteurs des zones limitrophes du pays. Ces échanges seraient plus fluides entre les producteurs de la partie ouest septentrionale avec le Burkina-Faso qu'entre ceux de la partie sud-est avec le Bénin, ce qui est supporté par nos observations et enquêtes de terrain. En effet, une barrière physique naturelle, constituée par de vastes cours d'eau, sépare les localités de la préfecture de Kpendjal et celles du Bénin, ce qui ne permettrait donc pas des échanges aisés entre ces localités voisines. Du côté nord de la région, les personnes enquêtées affirment elles-mêmes prendre parfois des semences chez leurs voisins ou familles du côté du Burkina-Faso. De plus, le foyer d'infestation serait entretenu par la transhumance de troupeaux de bœufs de part et d'autre du Togo et du Burkina-Faso. En effet, au cours de nos prospections, il a été observé des troupeaux qui rentraient dans les bas-fonds à la fin de récolte pour brouter de l'herbe. Selon Rodenburg *et al.* (2015a), ces troupeaux peuvent disséminer les graines du parasite d'un champ à un autre.

L'existence d'une autre barrière physique pouvant empêcher l'extension de l'infestation de *R. fistulosa* vers les régions centre et sud du Togo, où l'infestation n'a pas encore été observée, serait la chaîne du

mont Bombouaka, en dessous de laquelle très peu de fortes infestations ont été observées. Toutes ces observations et enquêtes de terrains nécessitent cependant d'être confirmées par d'autres prospections dans les autres bas-fonds de la région et des régions voisines.

#### **II-4.2. Infestation et gradients environnementaux**

Les analyses de terre montrent que les sols de la Région des Savanes sont très pauvres en nutriments et sont de texture sablo-limoneuse, ce qui est en accord avec les travaux de Poch & Ubalde (2006). D'après nos cartes thématiques en fonction des niveaux d'infestation, il existerait un lien entre les formations géologiques de base et l'infestation. Les fortes infestations seraient situées plus dans les zones de Pénéplaine et Buttes et moins dans les zones de Plateaux et Cuesta. La nature de la roche mère peut donc être considérée comme le facteur primaire déterminant dans l'infestation des bas-fonds. En effet, les travaux de pédologie réalisés par Collart *et al.* (1985) montrent que les régions nord du Togo sont localisées sur des formations de nature granito-gneissique. Selon Lamouroux (1969), l'altération de ces formations conduit à des sols sablo-argileux facilement lessivés et favorables à l'engorgement par endroits. Les mêmes auteurs ont montré que plus au sud de cette région, le socle est formé de schistes et de grès, dont l'altération conduit à des sols de texture plus fine et argileuse. Cependant, l'échantillonnage ayant été inégalement réalisé si on considère ces grandes zones géologiques et pédologiques, il n'est donc pas possible d'en tirer une conclusion définitive.

Les analyses statistiques viennent appuyer nos observations et interprétations cartographiques. Les fortes infestations se trouvent sur des parcelles dont les sols sont de texture sableuse grossière, et sont positionnées par rapport à un gradient de latitude et altitude élevées (i.e. gradient nord-ouest). Les sols sableux à texture grossière possèdent une faible capacité de rétention de l'eau et une faible aptitude à fixer la matière organique. Cela se traduit par une perte de fertilité rapide, et une faible compétitivité et productivité des cultures, créant des conditions favorables pour l'installation des nuisibles dont les plantes parasites tel que *R. fistulosa*. Nos résultats sont en accord avec les travaux de N'cho *et al.* (2014) qui ont également rapporté que la faible fertilité des sols était un déterminant de l'occurrence et de la sévérité de l'infestation de *R. fistulosa* au Bénin. La relation entre la faible fertilité des sols et la forte prévalence de *R. fistulosa* a par ailleurs été mentionnée par Kabiri *et al.* (2015) en Tanzanie et Rodenburg *et al.* (2011) au Bénin. Des études sur une autre plante parasite (*Striga hermonthica*) ont montré que les sols à texture sablo-limoneux favorisaient aussi l'augmentation de l'infestation de cette plante dans les cultures céréalière au nord du Nigeria (Ekeleme *et al.* 2014 ; Kamara *et al.* 2014). Plus généralement, les environnements avec des sols pauvres en nutriments sont réputés être particulièrement favorables à l'établissement des plantes parasites (Matthies & Egli 1999; Pennings & Callaway 2002) du fait des conditions défavorables à la compétitivité des cultures vis-à-vis de la pression des plantes adventices.

A l'échelle de la Région des Savanes, les différences de niveaux d'infestation de *R. fistulosa* entre les zones au nord-ouest et celles au sud-est sont donc très probablement liées à l'expression de conditions pédoclimatiques particulières. L'expression de ces facteurs peut être également interprétée du point de vue de la pluviosité et de la densité de la population. En effet, selon les études de l'URD (2006), les zones plus au nord et à l'ouest de la Région des Savanes (comprenant les préfectures de Tone et une partie de Cinkassé et Tandjoaré) ont une densité de population plus élevée, et reçoivent des précipitations annuelles plus faibles que les zones plus à l'est et au sud (Préfectures du Kpendjal et de l'Oti) de cette région. Cette forte densité de population peut se traduire par une pression plus accentuée sur les terres par des pratiques de la monoculture extensive pour la production vivrière, conduisant à la dégradation de la fertilité des terres, facteur favorable au développement des plantes parasites comme nous venons de le souligner. Du côté de la pluviosité, des précipitations plus faibles et plus irrégulières engendrent un stress hydrique au niveau des cultures, les prédisposant à l'infestation des plantes adventices et adventices parasites. Par exemple, Poch & Ubalde (2006) et Sebastia *et al.* (2008) avaient aussi rapporté

que la dégradation de la fertilité des sols dans la Région des Savanes était principalement due aux pratiques agricoles.

Les facteurs qui prédisposent les bas-fonds à l'infestation de *R. fistulosa* seraient donc pédoclimatiques et pratiques agronomiques. Cependant, le biais dans notre échantillonnage de départ qui a probablement plus privilégié les bas-fonds infestés ne nous permet pas de tirer une conclusion nette et d'autres études s'avèrent indispensables pour confirmer les résultats de la présente.

#### **II-4.3. Relation entre le milieu biotique, le milieu physique et l'infestation de *R. fistulosa***

La flore adventice recensée dans les parcelles de riz au nord du Togo est une flore spécifique de ces milieux. En effet, les familles botaniques dominantes ainsi que quelques espèces fréquentes rencontrées dans les bas-fonds du Togo sont également signalées dans d'autres rizières de bas-fonds aussi bien en Afrique (Rodenburg & Johnson 2009 ; 2013), en Asie (Caton *et al.* 2010), qu'en Europe (Marnotte *et al.* 2006).

La flore adventice des rizières est très spécifique des systèmes de culture (Rodenburg & Johnson (2009). Cependant, comme les plantes en général, les adventices réagissent aussi aux situations pédoclimatiques qui créent des environnements favorables à l'établissement d'une espèce ou à son exclusion (voir par exemple Anderson *et al.* 2006 ; Petry *et al.* 1991 ; Udoh *et al.* 2007). Nos résultats montrent en effet qu'il existe globalement une différence en terme de composition floristique entre les parcelles étudiées et que cette différence est liée aux situations pédoclimatiques comme cela a été le cas pour la différence entre les niveaux d'infestation de *R. fistulosa*. Les facteurs du milieu sont les plus reportés pour influencer la composition des communautés végétales (Kent *et al.* 2001 ; Smith 1983). Dans notre étude il existe également une concordance dans la distribution des communautés adventices avec les différents niveaux d'infestation de *R. fistulosa*. La différence dans la composition floristique des sites en fonction aussi bien des gradients pédoclimatiques qu'en fonction des niveaux d'infestation de *R. fistulosa* peut s'expliquer de deux façons. L'explication qui nous semble la plus logique pour cette concordance est que l'effet de l'environnement sur l'établissement des espèces en général, structure la communauté dans laquelle vit *R. fistulosa*, et par conséquent définit de par là-même, la présence et la densité d'établissement de *R. fistulosa* au sein de cette communauté. Ainsi, nous pouvons interpréter les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* observés dans les différentes parcelles comme une résultante des conditions du sol, du climat et de la cohabitation de *R. fistulosa* avec les autres espèces adventices de la communauté. Dans cette optique, il serait donc intéressant de faire une étude plus fine des communautés où la présence de *R. fistulosa* est moindre voir totalement absente, afin de rechercher plus les conditions du milieu vraiment défavorables à l'établissement de ce parasite. Une autre explication possible de cette concordance entre l'agrégation des communautés en fonction des facteurs du milieu et des niveaux d'infestation de *R. fistulosa* serait que la communauté réagit à l'effet de l'environnement mais aussi à l'effet de la perturbation supplémentaire que représente *R. fistulosa*. En effet, à l'instar des autres hémiparasites, *R. fistulosa* est une espèce généraliste avec une gamme d'hôtes variée mais est plus reportée sur le riz qui est la seule culture prépondérante dans les milieux de bas-fonds humides affectionnés par ce parasite. En considérant le fait que les espèces adventices de rizières de bas-fonds soient spécifiquement inféodées à cette culture et dans ces conditions environnementales, il très possible que parmi ces espèces, il en existe qui soient des hôtes « sauvages » de *R. fistulosa* (i.e. des hôtes dans la végétation sauvage avant la conversion de ces bas-fonds en rizières). Ainsi, *R. fistulosa* peut aussi parasiter ces adventices en absence ou en présence du riz (voir par exemple le parasitisme au paragraphe III-5 de cette thèse). Si des adventices sont parasitées simultanément ou non avec le riz, dépendant de l'abondance-dominance de ces derniers dans la communauté de départ, la présence et l'abondance de *R. fistulosa* peut créer une autre structuration de la communauté (voir l'exemple de *Rhinanthus* spp. ; Pennings & Callaway 2002 ; Press & Phoenix 2005 ; Westbury & Dunnett 2007). Ainsi donc, une

structure particulière de la flore adventice reflèterait les gradients environnementaux mais aussi le gradient de pression biotique exercée par les niveaux d'infestation de *R. fistulosa*.

La colonisation de nouveaux espaces par *R. fistulosa* (i.e. son extension) peut être également favorisée si des espèces adventices du riz étaient aussi des hôtes potentiels de *R. fistulosa*. En effet, ces espèces pourraient permettre au parasite de perpétuer son cycle de vie, même quand une parcelle est en jachère ou en abandon. L'identification d'espèces indicatrices de milieu favorable ou non à *R. fistulosa*, et d'espèces hôtes intermédiaires, est indispensable pour raisonner les stratégies de gestion adaptées aux conditions environnementales des parcelles infestées en ciblant également et simultanément les adventices fréquentes qui constitueraient des réservoirs de multiplication des graines du parasite.

## II-5. Conclusion

L'infestation de *R. fistulosa* dans les bas-fonds de la zone n'est pas un problème inconnu des producteurs qui l'indiquent comme une des contraintes à la productivité du riz. Il n'est cependant pas possible de déterminer l'origine des premières infestations ne disposant pas de données de base sur l'infestation. Cependant la présente étude permet d'émettre des hypothèses sur les facteurs socio-agronomiques et environnementaux favorisant son établissement et son expansion. Nos résultats confirment que *R. fistulosa* prospère dans un environnement pauvre en nutriments où les agriculteurs n'ont pas suffisamment de moyens matériels et financiers pour la gestion intégrée et durable de leur parcelles. La répartition des niveaux d'infestations des parcelles est fonction des gradients pédoclimatiques (sol et position géographique/pluviosité) et des pratiques culturales (utilisation de semences contaminées et mauvaise gestion de la fertilité des sols), avec de fortes infestations plus au nord-ouest de la région où les sols sont de texture plus sableuse. La composition de la flore adventice du riz considérée dans son ensemble est liée également aux conditions pédoclimatiques. Cependant les analyses montrent également une concordance dans l'agrégation de la communauté adventice quand on considère les niveaux d'infestation de *R. fistulosa*, mais il n'a pas été clairement établi si cela s'explique par le fait que les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* résultent des mêmes pressions exercées sur l'ensemble de la flore adventice, ou bien par le fait que *R. fistulosa* constitue elle-même un autre gradient biologique agissant sur tout ou une partie de la communauté adventice du riz.

Notre échantillonnage de base ayant été orienté par la nécessité de rencontrer *R. fistulosa*, les données recueillies ne couvraient pas suffisamment chaque situation agropédoclimatique soit à l'échelle de la région, soit à l'échelle de chaque bas-fond échantillonné. Il n'a donc pas été possible de tester les diverses interactions qui peuvent exister entre les variables environnementales et écologiques ; pour des études futures, il sera intéressant de considérer ces points de vue avec l'acquisition de données plus adéquates.

En considérant les résultats de la présente études et ceux obtenus en analysant les corrélations entre la composition floristique adventice des bas-fonds et les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* (Annexe 3), il serait également intéressant de conduire ultérieurement d'autres études floristiques plus fines et des expérimentations *in situ* et en conditions contrôlées, afin de déterminer l'existence ou non d'espèces adventices indicatrices de conditions environnementales favorables/défavorables à l'établissement et à la conquête de nouveaux espaces de vie par *R. fistulosa*.

## CHAPITRE III

### Etude des interactions entre *Rhamphicarpa fistulosa* et différentes espèces hôtes

### III-1. Introduction

L'infestation de *R. fistulosa* en riziculture a été signalée depuis les 1930 et confirmée depuis lors dans plusieurs pays en Afrique sub-saharienne (Bourriquet 1933 ; Rodenburg et al. 2015a), mais jusqu'à présent très peu d'études ont été réalisées pour comprendre sa biologie et surtout son cycle de vie sur son hôte principal ainsi que sur d'autres hôtes potentiels pouvant constituer des réservoirs de multiplication des graines du parasite. Le riz constitue aujourd'hui la base alimentaire de la moitié de la population mondiale et en Afrique, sa culture s'étend aux zones humides impropres tels que les bas-fonds, qui sont des habitats de prédilection de *R. fistulosa*. L'étude des facteurs et conditions du milieu favorisant la germination et le développement de *R. fistulosa* s'avère donc indispensable afin de limiter son impact sur cette culture-clé de la sécurité alimentaire en Afrique. Le présent travail s'inscrit donc dans la caractérisation du pathosystème hôte-*R. fistulosa*, de l'influence de la présence de l'hôte sur les performances du parasite au niveau de la germination de ses graines et de la croissance et reproduction de ses individus, et de l'impact du parasite sur les performances de l'hôte.

Pour mieux comprendre la biologie de *R. fistulosa*, nous avons vérifié la viabilité des graines dont nous disposons et conduit des tests de caractérisation de la dormance et levée de dormance des graines de *R. fistulosa*. D'autres tests au laboratoire et en serre ont permis de déterminer les conditions de germination des graines et de développement des plantules de *R. fistulosa*.

### III-2. Matériel végétal : provenance, viabilité et conditions de culture

De 2012 en 2013, onze lots de graines de *R. fistulosa* ont été récoltés sur différents pieds mères dans des parcelles de bas-fonds au nord du Togo (Tableau III-1). En Février 2015, dans le but d'utiliser des graines possédant le meilleur taux de viabilité pour les essais de germination et de co-culture, la viabilité des graines de tous les lots a été évaluée avec un test de viabilité au tétrazolium.

Pour le test de viabilité au tétrazolium, deux petits carrés de papier GF/A portant chacun en moyenne  $99,4 \pm 33,7$  (moyenne  $\pm$  écart-type) graines de *R. fistulosa* sont posés sur une feuille de papier GF/A ( $\varnothing$  9 cm) au fond d'une boîte de Petri de 9 cm de diamètre à laquelle on ajoute 2 ml d'une solution de chlorure de 2, 3, 5-triphényltétrazolium (TTC) à 1 % (Smith 1951 ; Moore 1973 de telle sorte que les graines soient complètement imbibées. Les boîtes de Petri sont ensuite fermées avec du parafilm et placées à l'obscurité, à l'étuve (40°C), pendant 2 jours. A la sortie de l'étuve, une solution de Chlorure de Sodium (NaOCl) à 1 % est ajoutée à chaque boîte jusqu'à couvrir les graines complètement dans le but de blanchir les téguments des graines afin de faire apparaître les taches rouges dans l'endosperme en dessous. La viabilité des graines du parasite est observée sous loupe binoculaire. Le nombre et le taux de graines viables sont déterminés par la proportion de graines dont les embryons sont colorés en rose ou en rouge (donc qui sont viables) sur le total des graines présentes.

A l'issue de ce test, et étant donné que le lot D qui a montré le meilleur taux de viabilité n'était pas disponible en quantité suffisante, le lot T3, récolté en Novembre 2013 à Tantigou a été retenu pour les essais de germination (voir Tableau III-1 ci-dessous).

Tableau III-1. Viabilité des graines de *R. fistulosa* récoltées à différentes dates et dans différentes parcelles de riz au nord du Togo.

Provenance	Libbé	Date de récolte	Viabilité (%)
Djabonte	D	24 Octobre 2013	<b>41,18</b>
Nokyiok 1	N1	4 Octobre 2013	5,88
Nokyiok 2	N2	26 Septembre 2013	4,08
Nokyiok 3	N3	20 Septembre 2013	8,18
Talandle	Ta	30 Octobre 2013	13,73
Tantigou 1	T1	9 Novembre 2013	5,42
Tantigou 2	T2	6 Novembre 2013	10,42
Tantigou 3	T3	5 Novembre 2013	<b>26,66</b>
Dapaong en 2013	To13	Septembre 2013	0
Dapaong en 2012	To12	Décembre 2012	0
Dapaong en 2012	To2012	Décembre 2012	0

En juin 2015, toujours pour satisfaire à une question de quantité suffisante, les trois lots de graines issus du bas-fond de Tantigou (i.e., lot T1, T2 et T3) ont été mélangés ensemble pour constituer un seul lot T et pareillement pour les trois lots récoltés sur le bas-fond de Nokyiok (i.e., lot N1, N2 et N3), mélangés en un seul lot N. C'est le lot T qui a ensuite servi aux essais de co-culture en serre (voir paragraphe III-4). A l'issue de cet essai de co-culture en serre, les graines matures de *R. fistulosa* récoltées respectivement au cours du mois d'août et de septembre, ont été mélangés aussi pour constituer deux lots de graines lot A et lot S. Ces deux derniers lots de graines ont ensuite été utilisés avec le lot T comme témoin, dans un test de dormance et de levée de dormance des graines de *R. fistulosa* (voir paragraphe III-3).

Finalement, en Mars 2016, un autre test de viabilité a été effectué sur les lots de graines disponibles (deux lots de 2012, 3 lots de 2013 et les 2 lots nouvellement récoltés de 2015. Ce test et son résultat sont présentés dans le paragraphe ci-dessous.

### III-2.1. Test de viabilité des graines de *R. fistulosa* : méthodologie

Le 11 mars 2016, un autre test au tétrazolium a été effectué pour déterminer le taux de viabilité des graines d'âges différents à savoir des graines de *R. fistulosa* collectées en décembre 2012 (lots de graines Dec2012 et To12) et en octobre-novembre 2013 (lots de graines T, Ta et N) dans les parcelles de riz au nord du Togo, et des graines récoltées en condition contrôlée en serre en août et en septembre 2015 (lots A et S). En moyenne,  $70,9 \pm 32,7$  (moyenne  $\pm$  écart-type, N = 112) graines ont été déposées sur des papiers microfibre de 1 cm<sup>2</sup> (GF / A n° 1820-915), huit de ces petits papiers ainsi constitués étant ensuite posés sur un papier Whatman GF / A de 9 cm, qui est aussi déposé au fond d'une boîte de pétri de 9cm de diamètre. Quatorze boîtes de pétri ainsi préparées (deux répétitions pour chaque lot de graines) ont ensuite reçu chacune 2 ml de la solution de chlorure de 2, 3, 5-triphényltétrazolium (TTC) à 1 %, puis les boîtes recouvertes de parafilm ont été placées à l'obscurité, à l'étuve (40°C), pendant 2 jours. A la fin, le taux de viabilité des graines est déterminé comme dans le paragraphe ci-dessus.

Le 18 avril 2016, ce test a été refait sur les graines qui n'avaient pas germé lors du test de levée de dormance présenté dans le paragraphe III-3.

### III-2.2. Test de viabilité des graines de *R. fistulosa* : résultats et discussion

Les graines de *R. fistulosa* ont montré une viabilité relativement faible. Dans tous les lots testés, seulement environ 6 % des graines étaient viables (viabilité moyenne  $\pm$  SEM,  $0,0609 \pm 0,0064$ ,  $N = 112$  papiers microfibre). La viabilité était variable entre les lots de graines, les graines avec le meilleur taux de viabilité étaient celles appartenant au lot S donc les graines étaient récoltées en septembre 2015 sur les plants cultivés en serre tandis que les graines récoltées dans les parcelles rizicoles au nord du Togo en 2012 présentaient les plus faibles taux de viabilité (Figure III-1).

Les graines les plus âgées ont montré le plus faible taux de viabilité, ce qui suggère que la viabilité diminue avec l'âge. Cependant, il y avait beaucoup d'hétérogénéité au sein des graines du même lot et des graines avec des âges similaires. La viabilité des graines varie donc en fonction de plusieurs autres facteurs comme par exemple les conditions environnementales subies par les plantes mères, les plantes stressées produisant moins de graines viables (Baskin & Baskin 1998). La viabilité peut également être variable entre les graines produites par différents types de fleurs sur les mêmes plantes (Liyange et Ooi, 2015; Huebner 2011), suggérant des influences micro-environnementales ou de développement sur la qualité des graines. Nous n'avons pas fait de plus amples investigations sur les causes de la variabilité de la viabilité de nos graines ; cela n'empêche que les résultats sur la germination des graines doivent être interprétés à la lumière de cette faible viabilité, puisqu'une forte proportion des graines dans tous les lots était non viable.

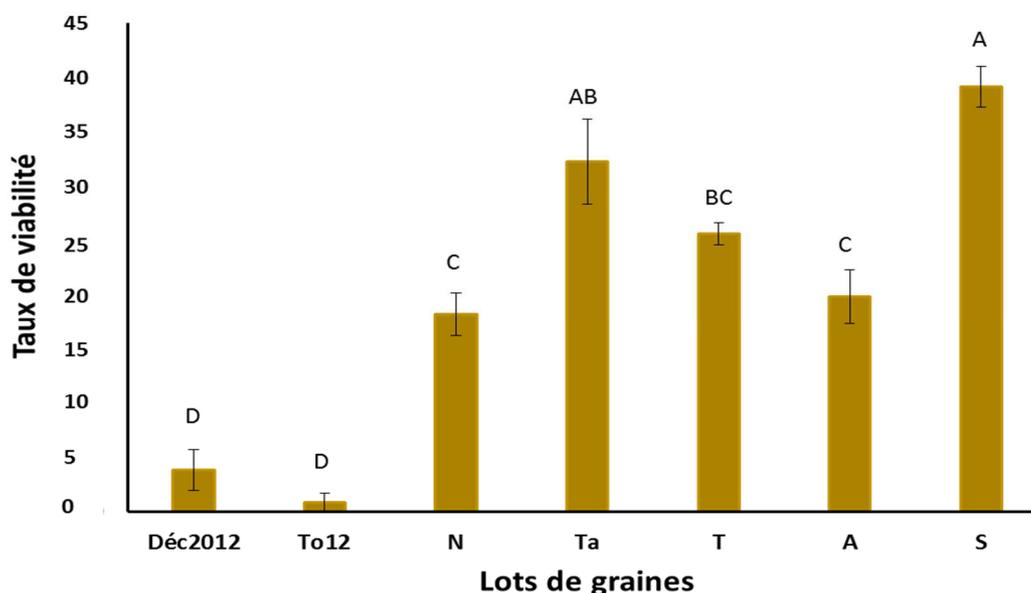


Figure III-1. Taux de viabilité de différents lots de graines de *R. fistulosa*. Les lots Déc2012 et To12 sont récoltés en 2012 et les lots N, Ta et T en 2013 dans des rizières au nord du Togo, et les lots A et S sont récoltés respectivement en août et en septembre 2015 sur des plants cultivés dans les serres de l'INRA de Dijon. Les valeurs transformées par racine carrée arcsinus des taux de viabilité (afin de les normaliser) sont présentées sur cette figure. Les lots de graines présentent une différence de viabilité ( $F_{6, 105} = 23,13$ ,  $p < 0,0001$ ). Les lots ne différant pas significativement en viabilité ont des barres avec la même lettre.

**III-3. Etude de la durée et de la levée de dormance des graines de *R. fistulosa***

Cette partie est rédigée sous forme d'un projet de publication scientifique et présente les résultats des tests de dormance et de levée de dormance effectués sur les graines nouvellement collectées en serre (août et septembre 2015) avec trois répétitions dans le temps quand les graines avaient 2 à 28 mois (tableau III-2).

*Tableau III-2. Lots et âge des graines de *R. fistulosa* lors des tests de dormance.*

<b>Age des graines (mois)</b>	<b>Test 1 (19/11/15)</b>	<b>Test 2 (29/01/16)</b>	<b>Test 3 (22/03/16)</b>
Lot T (11/13)	24	26	28
Lot A (08/15)	3	5	7
Lot S (09/15)	2	4	6

**III-3. Dormancy level and breaking dormancy in seeds of *Rhamphicarpa fistulosa* with phytohormones**

Houngbédji T <sup>a, b</sup>, Nicolardot B <sup>a</sup>, Shykoff J <sup>c</sup>, Gibot-Leclerc S <sup>a</sup>

<sup>(a)</sup> Agroécologie, AgroSup Dijon, CNRS, INRA, Univ. Bourgogne Franche- Comté, F-21000 Dijon France

<sup>(b)</sup> ITRA/CRAL, BP 1163, F-21000, Lomé, Togo

<sup>(c)</sup> CNRS, UMR8079 Ecologie, Systématique et Evolution, F-91405, Orsay, France

**Abstract**

Little is known about seed dormancy and dormancy breaking mechanisms in the noxious parasitic Vampireweed *Rhamphicarpa fistulosa* that is increasingly thriving in rain-fed lowland rice fields throughout sub-Saharan Africa. These seed traits vary with environmental and genetic factors in many higher plants. Here, we investigate germination success in different-aged seeds of *R. fistulosa* following different treatments.

We compared germination success between newly harvested seeds produced in the greenhouse and aged between two and seven months, and old stored seeds collected from rice fields in northern Togo that were at least two years old. Germination success was improved by dormancy breaking treatments (i.e. seed conditioning and germination in the light combined with host seed presence), but overall germination remained low for the fresh seeds, suggesting that they were still dormant seven months after harvest. This extended dormancy might correspond to the period between 2 successive growing seasons after seeds dispersal in the field.

We also tested effects of growth regulator phytohormones strigolactones (GR24) and gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) on the dormancy breaking in a factorial experiment together with different seed conditioning treatments (0, 7 and 14-days imbibed with water in the dark) and bleach disinfection (0, 1.5 and 3 %) treatments on both fresh (6 months aged) and old (26 months aged) seeds. A 14-day conditioning treatment significantly improved germination of the older seeds but its efficiency was inconsistent for fresh seeds. A 3 % bleach solution disinfection improved germination for fresh and aged seeds of *R. fistulosa*. In addition, growth hormones GA<sub>3</sub> and the GR24+GA<sub>3</sub> mixture induced the maximum germination of dormant seeds of *R. fistulosa* regardless the application period (before or after a 7 or 14-days conditioning), and GR24 application enhanced germination mainly in the older seeds. These results suggested that growth hormone GA<sub>3</sub> acted synergistically with the GR24 to break dormancy and improve germination in seeds of *R. fistulosa* as was reported obligate parasitic or non-parasitic species. Taken together, the results on the dormancy release and germination requirement of seeds of *R. fistulosa* provide new insights on the seeds traits and seed ecology of this parasite and could help in reflexion on its control either by enhanced germination for suicidal germination purpose or through low germination.

**III-3.1. Introduction**

The facultative hemiparasite *Rhamphicarpa fistulosa* that naturally occurs in ephemeral and seasonal tropical wetlands (Müller & Deil 2005; Müller 2007), is currently increasingly thriving in rain-fed lowland rice fields throughout the sub-Saharan Africa (Rodenburg *et al.* 2015a; b). This parasite has deleterious effects on rice crops and can infect a number of other hosts (Rodenburg *et al.* 2011 and this thesis). To date however, dormancy and germination requirement of its seeds remain poorly understood. Dormancy of at least six months has been proposed (Ouédraogo *et al.* 1999), but to the best of our knowledge there is no systematic study on seed dormancy breaking requirements and mechanisms. Furthermore, different studies have arrived at different conclusion about the role of hosts in the germination of seeds of this hemiparasite. Host root exudates were found to have no influence on seed germination (Kabiri *et al.* 2016; Ouédraogo *et al.* 1999), whereas we found that host seed presence stimulated germination (see this thesis, Chapter 4-1). Seed viability, dormancy and germination may differ among populations of the same species because of genetic or environmental factors (Baskin & Baskin 1998; Constán-Nava & Bonet 2012; Liyanage & Ooi 2015), so it is important to evaluate seeds trait for a population of interest. This will permit estimation of the heterogeneity in these characters.

Many studies have reported that phytohormones such as abscisic acid (ABA) and gibberellic acid (GAs) play a role in dormancy and germination of plant (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006; Shu *et al.* 2015; Urbanova & Leubner-Metzger 2016). For example, exogenous application of GA<sub>3</sub> increases

germination in seeds of many plants including parasitic *Orobanches* spp. and the tree species *Acer pseudoplatanus* L. (Pawlowski & Staszak 2016; Song *et al.* 2005; Uematsu *et al.* 2007). Strigolactones, plant hormones exuded by roots, induce germination of seeds of obligate parasites (Lechat *et al.* 2012), but also regulate many other plant growth and developmental processes like branching patterns (Gomez-Roldan *et al.* 2008), and breaking seed dormancy (Westwood *et al.* 2010; Yoneyama *et al.* 2013). Therefore, to better understand seed germination of *R. fistulosa*, our main objectives were to determine how phytohormones, germination stimulants and seed preconditioning treatments influence seed germination of *R. fistulosa*.

### III-3.2. Materials and methods

#### III-3.2.1. Plant material and growth conditions

Seeds of *R. fistulosa* used in all the following experiments were from three seed lots. Lot T had been collected in November 2013 from an infested rice field in Tantigou, northern Togo (10°93'N latitude, 0°13' E longitude, and altitude of around 323 m above sea level). The seed lots A and S were produced by plants growing in a greenhouse experiment set up at the “Institut National de la Recherche Agronomique” (INRA) of Dijon (France) from June to September 2015. Lot A consisted of the seeds from mature capsules collected in August, lot S, those collected in September 2015. Seeds of rice (variety IR-841, harvested in 2013) were from the seeds conservation office of the “Institut Togolais de Recherche Agronomique” (ITRA). After collection, all seeds were kept in watertight glass containers at room temperature (approximately 20°C) until the beginning of experiments. In vitro laboratory experiments were all carried out in a growth chamber set at 26 ± 1°C (day) and 23 ± 1°C (night) temperature, with 16 h day length [see Neumann (1999); Neumann *et al.* (1998)].

#### III-3.2.2. Effect of seed age, seed lot, preconditioning and host seeds on germination of *R. fistulosa* seeds

Experiment 1 investigated germination potential of seeds as a function of their age, comparing young seeds, from two to seven months of age (lots A and S) with seeds between 24 and 28 months of age (lot T). The experiment was performed in three temporal blocks, in November 2015, January 2016 and March 2016. Each block was set up as a three-factor factorial design with 4 replicates, testing the effect of a 14-day pre-conditioning treatment, presence of a host seed (rice), and seed lot, which represented seed age. This gave 48 Petri dishes per block. For the conditioning treatment about 100 (103.44 ± 44.83; mean ± SD, N=432) surface sterilised seeds of *R. fistulosa* (10 min in 70 % ethanol followed by 20 min in 3 % Ca(ClO)<sub>2</sub> solution and 5 rinses with sterile distilled water) were sprayed onto 1 cm<sup>2</sup> glass microfiber filters (GF/A n° 1820-915). Six such filters were placed into each of 24 Petri dishes of 90-mm diameter per block, lined with a layer of a Whatman GF/A filter paper (Ø 90 mm) and hydrated with 1 mL sterile distilled water. These Petri dishes were sealed with Parafilm, wrapped in aluminium foil and placed in a climate chamber at 26°C for 14 days. Then an additional 24 Petri dishes per block were set up in an identical way, with each 1 cm<sup>2</sup> glass microfiber filter receiving 93.82 ± 34.5 *R. fistulosa* seeds. One surface sterilised rice seed (3 min in 70 % ethanol followed by 20 min in 3 % Ca(ClO)<sub>2</sub> solution and 5 rinses with sterile distilled water) was placed in the center of half of the Petri dishes of each conditioning treatment. Then the 48 Petri dishes, each hydrated with 1 mL and sealed with Parafilm, were placed randomly in the growth chamber. Data on germinated seeds were collected daily, and cumulative germination proportion after 14 days was analysed.

### III-3.2.3. Effect of hormones, bleach concentration and preconditioning on germination of *R. fistulosa* seeds

Using seed lots S and T that were about respectively 6-8 and 28-30-months post-harvest we carried out a number of germination tests. First, on 14 March 2016, we tested the effect of varying bleach concentrations (0, 1.5 and 3 % of Ca(ClO)<sub>2</sub> solution) and two growth hormones, synthetic analogue of strigolactones (GR24) and gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) in a factorial experiment. There were 3 replicates of each combination of seed lot, bleach and hormone treatments, giving a total of 72 petri dishes. Seeds were surface sterilised as above (3 min in 70 % ethanol and 20 min in the appropriate bleach solution or water (control) then rinsed 5 times with sterile distilled water). These sterilised seeds were spread onto 1 cm<sup>2</sup> glass microfiber filters (GF/A n° 1820-915), giving an average of  $86.7 \pm 37.6$  (mean  $\pm$  SD, N = 144) seeds per filter. Two filters with sterilized seeds were placed into each of 72 Petri dishes ( $\varnothing$  90 mm) lined with a layer of a Whatman GF/A paper filter ( $\varnothing$  90 mm), left to dry overnight, and then hydrated with 2 mL of the corresponding germination solution (hormones or sterile distilled water control). Dishes were sealed with Parafilm and placed in the growth chamber directly in light for one month. Germination counts were made every two days during three weeks followed by a last count at the end of the experiment.

On March 20, 2016 we set up a similar experiment but preconditioned the seeds for 14 days in the dark after the hormone treatment. Germination was scored every two days for nine days followed by a final count on day 14.

On April 12, 2016, using only the seed lot T, we varied the length of the conditioning period, using 0, 7 and 14 days of conditioning, and adding the germination hormones either before or after the conditioning treatment. Seeds and Petri dishes were prepared, and germination hormones were applied as above, for a total of 54 Petri dishes. For each treatment, germination counts began after Petri dishes were put in the light at the end of the conditioning period and germination was recorded every two days during nine days with a final count at 14 days after putting in the light the 14-days conditioned Petri dishes.

### III-3.2.4. Statistical analyses

All germination proportion data were square root arcsine transformed before analysis.

For the experiment on the effect of seed age, seed lot, preconditioning and host seeds on germination of *R. fistulosa* seeds, data on proportion germination after 14 days were square-root arcsine transformed. We tested the effects of conditioning, host seed presence and seed lot using a factorial design, including also the effect of seed age nested within each seed lot on proportion germination, first fitting the complete model and sequentially removed the least significant higher order interactions to simplify the model, using JMP Version 12. Seed age nested within seed lot in the final model was retained, since this was a main question of this experiment, despite it being non-significant.

For tests of the effects of hormones, bleach concentration and preconditioning on germination of *R. fistulosa* seeds, since germination was so poor for the first experiment without conditioning, we analysed only the second experiment with 14 day conditioning. We fitted a fully factorial model including the seed lot, sterilisation treatment with three levels, the 2 hormone treatments, GR24 and GA<sub>3</sub>, with two levels each and carried out a backwards stepwise procedure with minimum AIC criteria to simplify the model, using JMP Version 12.

For the third experiment that tested varying periods of conditioning and whether the hormone treatments were applied before or after conditioning on seeds only from seed lot T, we fitted a fully factorial model including hormone treatments and length of conditioning and carried out a backwards stepwise

procedure to simplify the model, as above. In a separate analysis, we also tested the effect of applying hormone treatments before or after the conditioning, as a nested effect within the hormone treatments.

To examine the dynamics of germinations, data were also fitted to dose-response curves models using the three-parametric symmetric and asymmetric sigmoid curves as described by Ritz & Streibig (2005). Germination events were considered as time-to-event data (see Ritz *et al.* 2013 & 2015) and were fitted using the cumulative distribution function  $F(t)$  of the standard log-logistic distribution in the package *drc* of the statistical software R version 3.2.4 Revised (R Core Team 2015).

$$F(t) = \frac{d}{1 + \exp[b\{\log(t) - \log(t_{50})\}]}$$

The parameter  $d$  is the upper limit of the curve and corresponds to the proportion of seeds that germinated during the experiment out of the total number of seeds. The parameter  $b$  is proportional to the slope of the curve  $F$  at time  $t$  equal to the parameter  $t_{50}$  where 50 % out of the total germinated seeds during the experiment, have germinated.

### III-3.3. Results

#### III-3.3.1 Germination success of *R. fistulosa* seeds of different ages post-harvest

Table III-3 summarizes variation in germination success of the three different seed lots, A and S, harvested from the greenhouse in 2015 and T, harvested in Togo in 2013 set to germinate at 3 different dates, representing differently aged seeds, in presence/absence of a host seed (rice) and with or without conditioning treatment. The presence of a host seed improved germination success. The 3 seed lots differed significantly in their germination, older seeds, collected in Togo in 2013 germinating better than the newly harvested seeds from greenhouse plants, collected in 2015, which did not differ from each other. For each seed lot, variation in seed age, over the range tested here (2-7 months for newest seeds and 24-28 months for the old ones) did not significantly influence germination success. Seed conditioning was important for germination success, but its effect varied among the seed lots, improving germination success mostly for the oldest seeds and least for the youngest ones (Figure III-2).

Table III-3. Reduced model ANOVA, retaining only significant interactions, testing the difference in germination success of different-aged seeds. Three different seed lots, one collected from the field in Togo in November 2013, 2 from greenhouse grown plants in Dijon, collected respectively in August and September 2015, were subjected to conditioning or not and in the presence of host seeds or not. Seed age was nested within seed lot identity to test whether, within each seed lot, germination success varied with seed age. A full model testing all interactions was first fitted and non-significant interactions were sequentially removed.

Source	df	MS	F	P	effect
<b>Seed lot</b>	2	0.167	32.63	< 0.0001	T > A,S
<b>Seed age (Seed lot)</b>	6	0.005	0.98	0.44	
<b>Conditioning</b>	1	0.281	54.85	< 0.0001	Conditioning > no conditioning
<b>Host presence</b>	1	0.025	4.86	0.029	With host > without host
<b>Conditioning x Seed lot</b>	2	0.115	22.53	< 0.0001	See figure III-2
<b>Error</b>	131	0.0051			

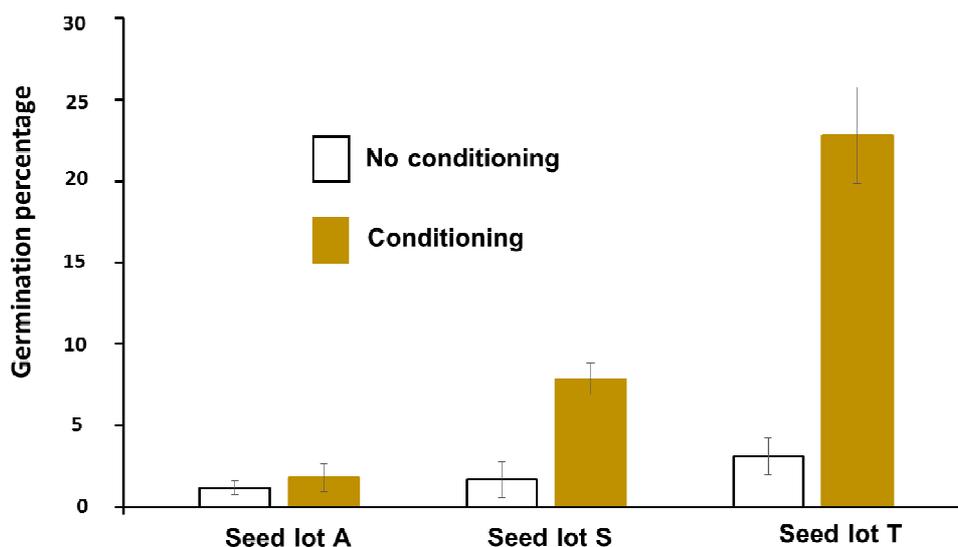


Figure III-2. Cumulative percentage germination of *R. fistulosa* seeds after 14 days, for three different seed lots, with and without conditioning. This figure presents square-root arcsine transformed germination percentages and illustrates the conditioning  $\times$  seed lot interaction in Table III-3. See the table for the analysis. Please note that, though the viability of seed lot S was superior to that of seed lot T, T seeds germinated better.

### III-3.3.2. Effect of hormones, bleach concentration and preconditioning on germination of *R. fistulosa*

Seed germination was very low for the first experiment, with only 0.4 % ( $\pm 0.07$  %, SEM, N=144) germination after 29 days. We therefore analysed the second experiment alone, with hormone treatments set up on March 21, 2016. Overall germination for this second experiment was 5.3 % ( $\pm 0.51$  %, SEM, N=144) after 14 days in the light. The minimal model produced by the stepwise procedure is presented in Table III-4 and explained just over one third of the variation in seed germination ( $r^2$  model = 0.354), seed lot ( $F_{1,140} = 57.81$ ,  $p < 0.0001$ ), treatment with  $GA_3$  ( $F_{1,140} = 14.18$ ,  $p = 0.0002$ ) and their interaction ( $F_{1,140} = 4.83$ ,  $p = 0.029$ ) (see Figure III-3). Seeds from lot T germinated better than lot S and the addition of  $GA_3$  improved germination, but only for seed lot S (see Figure III-4). We found no evidence of an effect of bleach treatment on germination or of a stimulating effect of GR24. However, a separate analysis of germination data for each seed lot showed that, without bleach disinfection, oldest seeds treated with GR24 showed the highest maximum germination followed by germination without hormone treatment but with 3 % bleach solution disinfection (Table III-5a). In the youngest seeds, gibberellic acid treatments ( $GA_3$  and GR24+ $GA_3$ ) gave the maximum germination regardless the disinfection solution concentration. (Table III-5b).

Table III-4. Reduced model ANOVA, testing the difference in germination success of different-aged seeds, treated with different bleach disinfectant concentration and phytohormones.

Source	df	MS	F	P	effect
Seed lot	1	0.706	60.36	< 0.0001	T > S
Bleach treatment (1.5% vs 0, 3%)	1	0.023	2.00	0.16	
GA <sub>3</sub>	1	0.092	7.83	0.006	GA <sub>3</sub> > control
Seed lot x GA <sub>3</sub>	1	0.059	5.05	0.026	See figure III-3
Bleach treatment (1.5% vs 0, 3%) x GA <sub>3</sub>	1	0.072	6.18	0.014	GA <sub>3</sub> increased germination except at 1.5% bleach concentration
Error	138	0.012			

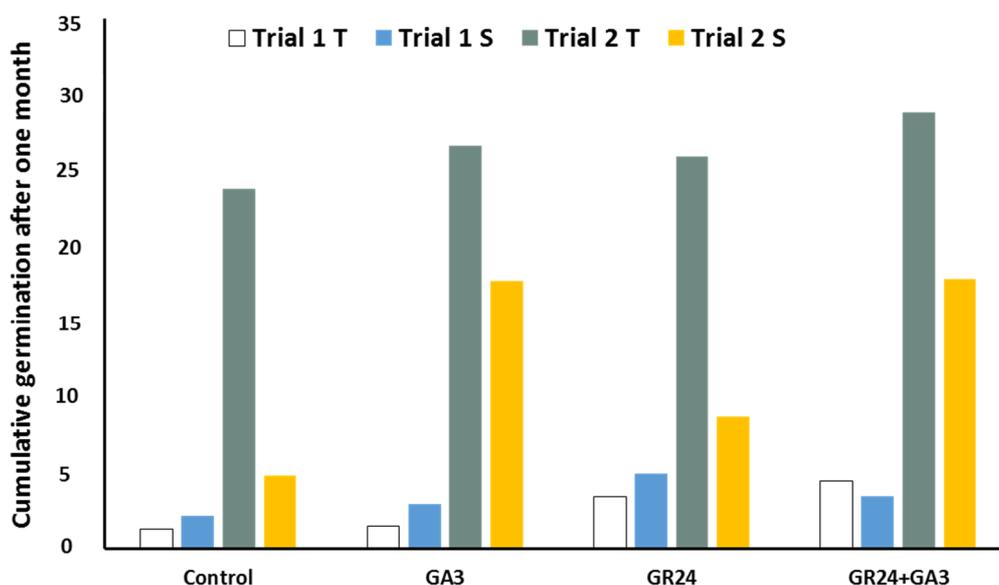


Figure III-3. Cumulative percentage germination of *R. fistulosa* seeds after one month for seed lots S and T subjected to different hormone treatments in two different trials. This figure presents square-root arcsine transformed germination percentages and illustrates the difference between the two trials and the effect of GA<sub>3</sub> on germination as a main effect and in interaction with seed lot. Please note that, though the viability of seed lot S was superior to that of seed lot T, T seeds germinated better.

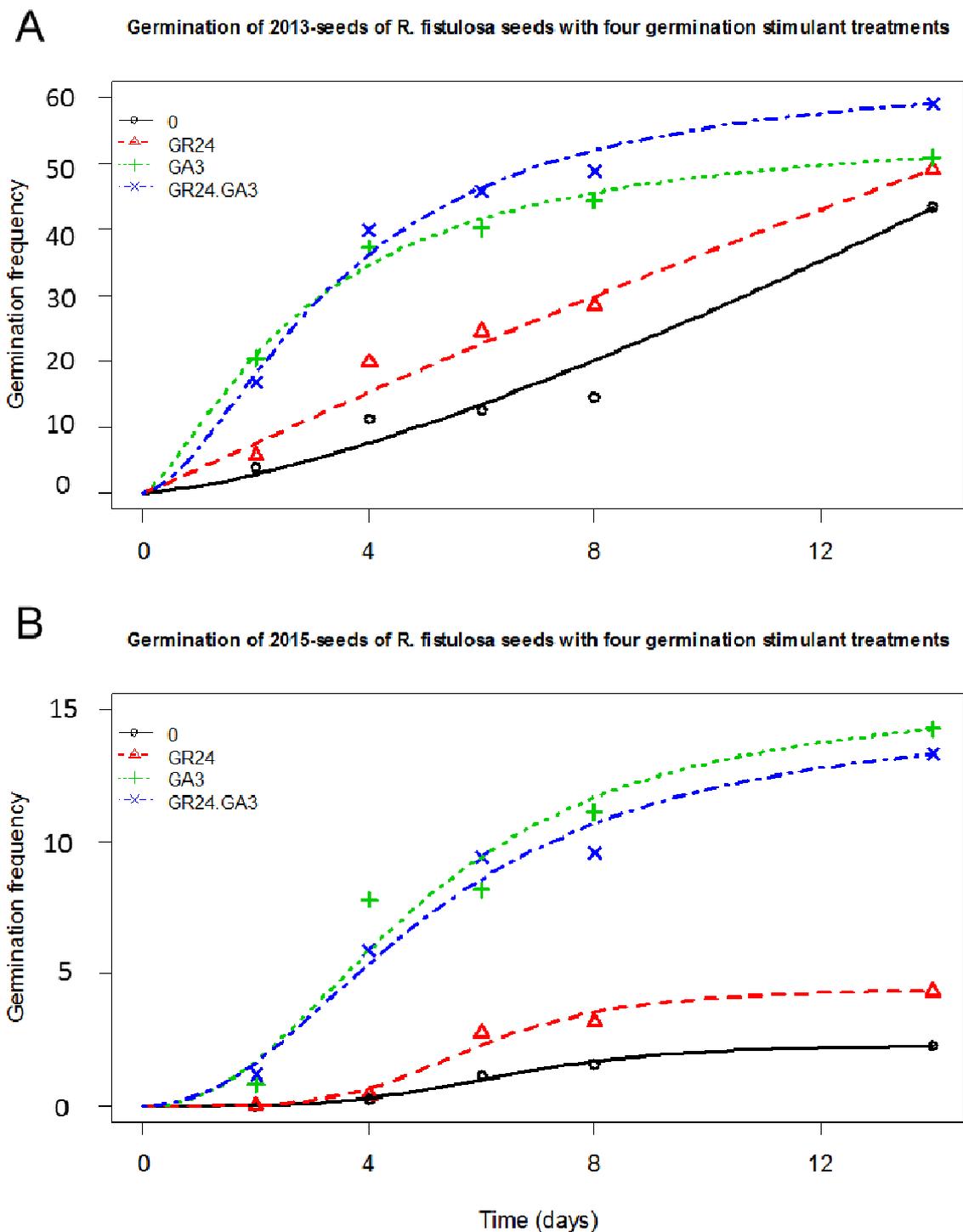


Figure III-4. Germination curves of two-aged seeds of *R. fistulosa*, 2013-harvested (a) and 2015-harvested (b), each treated with four different germination stimulant solutions. This figure presents germination frequency corrected with viability rate and illustrates that gibberellic acid treatments (GA3 and GR24+GA3) significantly improved germination in youngest seed lot than in the oldest.

Table III-5. Germination success of two-aged seeds of *R. fistulosa*, 2013-harvested (A) and 2015-harvested (B), each treated with different combination of bleach disinfection solutions and germination hormones. Standard errors (SE) and parameters *d* as maximum germination, *b* as vigour of germination and *t50* as time to reached 50 % out of the total germinated seeds during the experiment, are estimated with the standard log-logistic model, implemented in the package *drc* of the R statistical software version 3.2.4 Revised.

A

Disinfection and germination stimulants combination	T50		Maximum germination (upper limit)		Slope at inflexion (vigour of germination)	
		SE	d	SE	-b	SE
0:0	3.663	1.023	0.391	0.084	1.872	0.654
0:GR24	72.554	68.560	16.629	27.580	1.980	0.320
0:GA3	4.167	1.063	0.493	0.086	1.862	0.521
0:GR24.GA3	2.161	0.458	0.666	0.077	1.611	0.528
1.5: 0	36.659	31.850	9.744	24.625	3.309	0.889
1.5:GR24	3.429	0.389	0.539	0.059	2.594	0.467
1.5:GA3	112.829	-	1.661	-	0.404	-
1.5:GR24.GA	2.636	0.513	0.267	0.058	2.386	0.783
3:0	76.124	107.074	14.751	36.551	1.950	0.363
3:GR24	5.057	1.200	0.324	0.071	2.289	0.681
3:GA3	2.222	0.422	0.603	0.072	1.799	0.534
3:GR24.GA3	4.433	0.728	0.890	0.076	1.787	0.313

B

Disinfection and germination stimulants combination	T50		Maximum germination (upper limit)		Slope at inflexion (vigour of germination)	
		SE	d	SE	-b	SE
0:0	3.483	-	0.055	0.045	6.634	-
0:GR24	3.989	-	0.061	0.021	5.862	-
0:GA3	3.664	0.267	0.086	0.012	4.364	0.629
0:GR24.GA3	3.599	1.586	0.061	0.014	3.515	2.671
1.5: 0	3.660	-	0.053	0.023	4.198	-
1.5:GR24	3.970	-	0.048	0.014	3.979	-
1.5:GA3	3.491	0.533	0.057	0.018	4.757	1.657
1.5:GR24.GA	3.507	0.568	0.078	0.019	3.799	1.255
3:0	3.634	-	0.063	0.029	8.354	-
3:GR24	4.141	-	0.049	0.032	10.484	-
3:GA3	3.718	1.101	0.079	0.018	2.079	0.822
3:GR24.GA3	3.388	0.299	0.096	0.016	3.696	0.652

For the third experiment, the stepwise analysis testing hormone treatments and duration of conditioning retained GR24 treatment, duration of conditioning and their interaction, which, together, explained 16 % of the variation in seed germination success ( $r^2$  model = 0.16). Longer conditioning (14 days) led to higher germination than did no or shorter conditioning ( $F_{1,106} = 15.86$ ,  $p < 0.0001$ ), and the effect of GR24 treatment was significant only in interaction with duration of conditioning ( $F_{1,106} = 5.01$ ,  $p = 0.027$ ), such that GR24 treatment improved germination success after 14 days conditioning but had no effect on control or 7-days conditioned seeds. Whether the hormone treatment was applied before or after the conditioning had no measurable effect on germination.

### III-3.4. Discussion

#### III-3.4.1. Germination success of *R. fistulosa* seeds

Newly harvested mature seeds of *R. fistulosa* hardly germinate at all, even under favourable conditions, and despite having fairly high average viability, but older stored seeds germinated better, suggesting the presence of physiological primary dormancy (Baskin & Baskin, 2004; Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). Physiological dormancy (PD), the most common type of dormancy in Angiosperms species (Baskin & Baskin 2004), is an adaptive trait in seeds that prevent germination during periods that are only ephemerally favourable (Baskin & Baskin 1998; Willis *et al.* 2014). Thus, *R. fistulosa*

which grows in seasonal environments, has dormancy and germination requirements (light and humidity, see Kabiri *et al.* 2016 and Ouédraogo *et al.* 1999) appropriate to the seasonality in these environments. However, 2-8 months after harvest, some seeds could be induced to germinate under appropriate conditions (14 days imbibition in the dark followed by light combined with host seed presence or treatment with gibberellic acid (GA<sub>3</sub>). Despite our ability to stimulate germination, however, it is evident that these recently harvested seeds still express some dormancy. Indeed, the seed lot S showed higher viability than the seed lot T, and consistently shows lower germination success. The germination success of seed lot T approaches its viability, suggesting that most viable seeds are germinating under the conditions we provided, but this is not the case for seed lot S.

In addition to being a mechanism to protect seeds from germinating into an inclement environment for the seedlings, dormancy is also a mechanism to enable plants, in particular annuals, to distribute their offspring across time, thereby hedging their bets against environmental unpredictability (Venable 2007; Willis *et al.* 2014). Thus, though some few seeds germinated, the great majority remained dormant. Since we found no significant increase in germination success with increasing age, over the age range from 2-6 or 3-7 months, we can conclude that the primary dormancy lasts more than 6 months, which corresponds to the time between 2 successive growing seasons after seeds dispersal, as previously reported by Ouédraogo *et al.* (1999). Furthermore, the stored seeds (from 2013), though they showed high germination, close to the proportions of viable seeds following a conditioning treatment and in presence of host seeds, germinated poorly without. This suggests that the presence of hosts may favour *R. fistulosa* germination, even though it is capable of growing and even reproducing without (Ouédraogo *et al.* 1999, this thesis). Additionally, this could be evidence of secondary dormancy, which can develop when seeds are prevented from germinating (Graeber *et al.* 2012; Hilhorst 2007), but which can be released by exposure to warmth, light or seasonal changes in temperature (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006; Hilhorst 2007). Under natural conditions in the seed bank, secondary dormancy usually cycles throughout the year enabling seeds to germinate and establish under optimal conditions (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006; Footitt *et al.* 2011; Graeber *et al.* 2012).

#### III-3.4.2. Germination stimuli for the seeds of *R. fistulosa* seeds

In the two seed lots S and T, seed conditioning, light and the presence of host seed led to significant higher germination success. Conditioning of 14-days significantly improved seed germination, but more for seed lot T than for seed lot S. Thus, conditioning provides appropriate germination conditions, or contributes to breaking secondary dormancy, but is less efficient in breaking primary dormancy of seeds of *R. fistulosa*. Seed conditioning by seed imbibition in water, is generally required for germination in most plants. Even in holoparasitic plants, seeds sensitivity to a host root germination stimulants requires previous conditioning under warm and humid conditions. For example, in *Orobanch* species such as *O. crenata* Forssk., at least a 10-day conditioning is required for seed sensitivity (Fernandez-Aparicio *et al.* 2013; Gibot-Leclerc *et al.* 2012), while in other species such as *O. cumana* Wallr. and *O. aegyptiaca* Pers. (syn. *Phelipanche aegyptiaca*), conditioning favoured seed germination but was not essential for stimulant receptivity (Plakhine *et al.* 2009). In fact, Plakhine *et al.* (2009) stated that conditioning period may have 2 different phases, the first being a specific requirement related to parasitism and lasting until a germination stimulus is perceived, and the second being non-specific and identical to the pre-germination time gap of non-parasitic plants. Thus, like other higher and some parasitic plants (e.g., the holoparasitic *O. cumana* and *O. aegyptiaca*), *R. fistulosa* seeds might exhibited only pre-germination requirements that improves it germination by a conditioning period.

Surface sterilisation of seeds with bleach gave no consistent results across the various treatments although bleach treatment has been reported to induce germination in dormant seeds of other parasitic species (*Alectra vogelii* Benth. (Okonkwo & Nwoke 1975), *S. gesnerioides* (Willd.) Vatke (Igbinnosa

& Okonkwo 1992), *O. aegyptiaca* (Portnoy & Joel 2001), and non-parasitic species (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (Kettenring 2016)). We found an effect, however, in interaction with gibberellic acid treatment, such that GA<sub>3</sub> failed to increase germination at 1.5 % bleach concentration. Thus the effect of bleach is difficult to interpret, and appears to induced different effects.

Gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) improved germination of *R. fistulosa* seeds, particularly in the newly harvested seeds that appeared to still retain dormancy. GA<sub>3</sub> appears to efficiently break dormancy. This result is in agreement with many previous studies reporting that gibberellic acid (GA), stimulates seed germination by softening the tissues surrounding the radicle (testa, endosperm), promoting mobilization of seed storage reserves and stimulating embryo expansion (Finkelstein *et al.* 2008; Holdsworth *et al.* 2008). In *Orobanchae* species, GA was reported to sensitize seeds to germination stimulants (Chae *et al.* 2004; Zehhar *et al.* 2002), and to shorten their conditioning period (Song *et al.* 2005). In addition, several studies provided evidence that seed dormancy and germination are regulated by diverse environmental factors such as after-ripening, light, temperature, humidity or bacteria in soil, through a hormonal-signalling pathway including endogenous phytohormones such as abscisic acid (ABA) and GA (Footitt *et al.* 2011; Graeber *et al.* 2014; Hoang *et al.* 2014). ABA and GA act antagonistically to regulate seed dormancy and germination, ABA levels decreasing when GA biosynthesis commences to break dormancy and trigger germination (Finkelstein *et al.* 2008; Shu *et al.* 2015 & 2016; Uematsu *et al.* 2007). Therefore, it is not surprising that germination in seeds of *R. fistulosa* with different level of dormancy is triggered by exogenous GA<sub>3</sub> application. In contrast, the effect of GR24 on seed germination of *R. fistulosa* was not significant, which is consistent with findings of Ouédraogo *et al.* (1999) and Kabiri *et al.* (2016), who found no effect of rice root exudates. Thus, it remains unclear to what extent host root exudates or other chemical cues could promote or not seed germination of facultative parasitic plants. For instance, strigolactones could improve germination in non-parasitic plants *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Avena fatua* L. and *Lactuca sativa* L. by breaking seed secondary dormancy (Toh *et al.* 2012; Westwood *et al.* 2010) and can regulate many other aspects of plant growth and development, including shoot branching control (Umehara *et al.* 2008), adventitious root initiation (Rasmussen *et al.* 2013; Ruyter-Spira *et al.* 2013), and stimulation of symbiotic interactions between plants and fungi (Akiyama *et al.* 2005). Further studies are needed to ascertain clearly strigolactones effects on seed dormancy release and germination of facultative parasitic plants.

### III-3.5. Conclusion

Freshly harvested seeds, collected from greenhouse-grown plants (from 2-3 to 6-7 months aged) exhibited lower germination success than did an older stored seeds (24-28 months aged) collected from the field in Togo. We cannot know whether the difference is due to the age and storage history of the seeds or to the different growth conditions under which they were produced. Nonetheless, the patterns of germination, with the T seed lot germinating in similar proportions as its overall viability, while the fresher S seed lot showed higher viability but lower germination, strongly suggests the existence of more than 6 months primary dormancy in seed of *R. fistulosa*, which may be an adaptation for germinating and establishing seedlings under favourable conditions in the fields. Exogenous application of phytohormone GA<sub>3</sub> stimulated germination of the fresher, greenhouse-produced seeds what appeared to still be in their primary dormancy period. This suggests that gibberellic acid could be useful to induce suicidal germination under poor conditions for establishment of this parasitic plant. Finally, findings in our study provide new insights on the seeds traits and seed ecology of *R. fistulosa* and could help in reflection on its control through manipulation of seed dormancy and germination.

#### III-4. Etude des interactions hôte-parasite et de leur influence sur les différents stades de développement de *R. fistulosa* et de ses hôtes

Cette partie présente les résultats du test de germination de *R. fistulosa* en présence des graines de diverses espèces cultivées ou non, et les résultats de l'essai en co-culture en serre de *R. fistulosa* avec trois espèces hôtes/potentiellement hôtes à savoir le riz, le soja et la tomate.

En effet, sur le terrain, nous avons observé dans les parcelles de bas-fonds, des individus de *R. fistulosa* qui se développaient en absence du riz et au pied d'autres espèces adventices. De plus, les parcelles rizicoles sont souvent exploitées pour d'autres cultures en début de saison pluviale (en l'occurrence le soja) ou en contre-saison (en l'occurrence les cultures maraîchères dont la tomate). Nous nous sommes donc posé la question de savoir si ces espèces cultivées/adventices pouvaient être aussi parasitées par *R. fistulosa* et dans ce cas, quelles étaient les caractéristiques du cycle biologique de *R. fistulosa* sur chacune de ces espèces hôtes ou non. Pour répondre à ces questions, dans le test de germination, nous avons mis à germer les graines de *R. fistulosa* en présence ou non d'une graine des espèces à tester à savoir les espèces cultivées (i.e., mil, riz, soja, sorgho et tomate, le mil et le sorgho ayant déjà été cités dans la littérature comme des hôtes de *R. fistulosa*) et les espèces adventices dont nous avons pu obtenir des graines lors de notre prospection de terrain (i.e., *C. pustulatus*, *E. colona*, *M. corchorifolia* et *S. pumila*). Il faut préciser ici que nous avons utilisé des graines de plantes « hôte » car il n'était pas possible d'acquérir des exsudats pour chacune de ces espèces. Il faut aussi préciser que les graines de *R. fistulosa* ont été pré-conditionnées durant 14 jours à l'obscurité à 23°C avant la mise en germination proprement dite car lors de nos pré-essais de germination, les graines non pré-conditionnées ne germaient presque pas.

Dans le test de co-culture en serre, nous avons cultivé *R. fistulosa* en absence ou en présence du riz, du soja ou de la tomate afin d'étudier ces performances en terme de croissance et de reproduction sur chacune de ces espèces, et aussi son impact sur les performances des hôtes.

**III-4. Influence of the host-parasite interaction on the growth and reproductive traits the parasitic plant *Rhamphicarpa fistulosa* and its host plants**

Houngbédji T <sup>a, b</sup>, Nicolardot B <sup>a</sup>, Shykoff J <sup>c</sup>, Gibot-Leclerc S <sup>a</sup>

<sup>(a)</sup> Agroécologie, AgroSup Dijon, CNRS, INRA, Univ. Bourgogne Franche- Comté, F-21000 Dijon France

<sup>(b)</sup> ITRA/CRAL, BP 1163, F-21000, Lomé, Togo

<sup>(c)</sup> CNRS, UMR8079 Ecologie, Systématique et Evolution, F-91405, Orsay, France

Projet d'article à soumettre à la revue American Journal of Botany

**Abstract**

*Rhamphicarpa fistulosa* (Orobanchaceae) is a facultative root hemiparasitic plant that thrives in seasonally and marginal wet habitats in sub-Saharan Africa where currently it is increasingly reported as main biotic constraint to lowland rain-fed rice production. *R. fistulosa* may also infect other crop and weed species in the lowland fields that may serve as reservoirs for seed production of this parasite even in absence of the rice host. The present study investigates the germination, growth and reproduction traits of *R. fistulosa* with and without different host or potential host species.

We tested the germination of *R. fistulosa* seeds in presence or absence of seeds or seedlings of nine host or potential host species. *R. fistulosa* seeds germinated better in the presence of host or potential host seeds, with varying effects among the species. Rice stimulated germination most, followed by pearl millet, sorghum, soybean and tomato, while weed seeds (*Setaria pumila*, *Cyperus pustulatus*, *Melochia corchorifolia*, and *Echinochloa colona*) stimulated germination the least.

We grew *R. fistulosa* plants with and without host (rice and two crops that are used in crop rotation in rice fields, soybean and tomato). *R. fistulosa* grew and reproduced better when growing together with rice and tomato host plants but soybean did not improve performance over control plants growing without host, and even retarded the time of flowering. In corollary, rice and tomato plants, whose root systems showed many large haustorial connections with the parasite root systems, suffered from parasitism by *R. fistulosa* whereas soybean did not. The root system of soybeans showed few haustoria with some necrosis at the contact sites. Soybean appears to be a poor host for *R. fistulosa* that could even be employed as a trap crop to reduce *R. fistulosa* infestation in following crop rotations.

Further field and laboratory studies should be undertaken to investigate the potential use of soybean and other nitrogen-fixing legume species as trap crops against *R. fistulosa*. Otherwise, in each rice growing habitat where *R. fistulosa* is reported, there is a need to ascertain the complete host range and impact of this parasite, at least among staple crop species and problematic weed species of these crops.

**III-4.1. Introduction**

The two main parasitic plant categories are holoparasites which are achlorophyllous and entirely depend on hosts for their nutrition, and hemiparasites that contain chlorophyll and grow to maturity and reproduce without a host but exploit hosts for metabolites, water and nutrients to maximize their reproductive output (Heide-Jørgensen 2013; Parker & Riches 1993; Sauerborn *et al.* 2007). While parasitizing a host, both holoparasites and hemiparasites connect to the shoot system or the roots (stem or root parasites) of the host through their haustorium, extracting resources needed for their growth (Irving & Cameron 2009; Kuijt 1969; Yoshida *et al.* 2016). Parasitic Orobanchaceae are among the most economically important parasitic plants throughout the world (McNeal *et al.* 2013; Parker 2013). Particularly, species of the holoparasitic *Orobanche* damage a wide spectrum of important crops in temperate regions, while in semi-arid tropical regions of Africa and Asia, several *Striga* species cause serious yield losses in cereals and other crops (Bouwmeester *et al.* 2007; Joel *et al.* 2007; Parker 2009). Currently, the facultative root hemiparasite *Rhamphicarpa fistulosa*, is becoming an increasingly important noxious weed of agriculture mainly in lowland rice cultivation areas (Rodenburg *et al.* 2010; 2015a).

*Rhamphicarpa fistulosa* is a very widespread species reported throughout sub-Saharan Africa, but also in Madagascar, India, New Guinea and tropical Australia (Rodenburg *et al.* 2015a). The species is naturally found in ephemeral and seasonal tropical wetlands (Müller & Deil 2005; Müller 2007), where it may parasitize wild grasses (Hansen 1975; Ouédraogo *et al.* 1999). The extension of agriculture to these wetlands environments allowed this species to expand to cultivated areas and parasitize crop

plants. In particular, rice (*Oryza sativa* L.) became the main host crop as rice cropping spread to marginal environments like swamps and inland valleys, the natural habitat of *R. fistulosa* (Rodenburg *et al.* 2014; 2015a). Farmer surveys reveal rice yield losses from 60 % up to total crop failure (Gbèhounou & Assigbé 2003; Houngbédji *et al.* 2014; Rodenburg *et al.* 2011), showing that this species damages its rice host. At the same time, this parasite grows and reproduces better in the presence than in the absence of its rice host (Kabiri *et al.* 2016). Because this parasite is increasingly thriving in rain-fed lowland rice fields which are important for the livelihoods of poor farmers (N'cho *et al.* 2014; Rodenburg *et al.* 2015a), it is urgent to access effective and durable control methods against its parasitism on rice. This requires comprehensive understanding of the complete biological life cycle of the species through its germination to its reproduction as well as its host range. However, to date few studies have investigated the environmental requirements for seed germination and seedling development or host range. The species is reported on other grain crops such as maize (*Zea mays* L.), pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.] and sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] (Hoffman *et al.* 1997; Ouédraogo *et al.* 1999), but also on groundnut (*Arachis hypogea* L.) and soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) (Fabaceae) growing in previously infested rice fields (see Annex 4, Houngbédji & Gibot-Leclerc 2015). It is suspected also to parasitize wild grasses and to co-occur with many rice weeds among which were species of Cyperaceae [*Cyperus distans* L., *Fimbristylis littoralis* Gaud. and *Pycreus lanceolatus* (Poir.) C. B. Clarke], Poaceae (*Eragrostis tremula* Hochst.), and broadleaved Lythraceae (*Ammannia auriculata* Willd.), Lamiaceae [*Hyptis spicigera* (Lam.) Marubio] and Malvaceae [*Melochia corchorifolia* (Linn.)]. Performance of generalist parasites often varies among the diverse host species (Cameron *et al.* 2006; Hautier *et al.* 2010; Pennings & Callaway 2002), so it is important to estimate the reproductive success of *R. fistulosa* on different host species. This will inform about which species are alternative hosts that can serve as important reservoirs for parasite seeds production in or near rice fields.

Seeds of obligate parasites require a host signal, often hormones in root exudates, to initiate seed germination (Bouwmeester *et al.* 2003; Cardoso *et al.* 2011; Yoneyama *et al.* 2010). In contrast, seeds of facultative parasites are known to germinate without a host signal (Joel 2013c; Těšitel *et al.* 2011). Indeed, previous studies on *R. fistulosa* reported no significant difference between the germination of seeds exposed or not to germination stimulants or root exudates (Kabiri *et al.* 2016; Ouédraogo *et al.* 1999), though *R. fistulosa* grows and reproduces better when growing in the presence of a host plant. In addition, different studies reported substantial intraspecific difference in seed viability, dormancy and germination requirements according to genetically differences among seed populations and environmental factors prevailing in the growth areas (Gbèhounou 1998; Kuiper 1997; Liyanage & Ooi 2015). Thus, despite previous studies reporting no effects of host root exudate or germination stimulants on seed germination of *R. fistulosa*, we tested the germination response of *R. fistulosa* to the presence of different potential host species as well as comparing growth and reproduction of *R. fistulosa* plants in presence and absence of hosts, and of hosts with and without *R. fistulosa*.

The main objectives of this work were to i) compare seed germination of *R. fistulosa* in the presence and absence of different crop (rice, sorghum, pearl millet, soybean and tomato) or common weed species (*Cyperus pustulatus* Vahl (Cyperaceae), *Echinochloa colona* L. and *Setaria pumila* (Poir.) Roe. & Sch (Poaceae), and *Melochia corchorifolia* L. (Malvaceae), ii) compare growth and reproduction of *R. fistulosa* on the main crop host rice, and two potential crop hosts namely soybean and tomato and iii) estimate the negative effects of *R. fistulosa* on growth and reproduction of these hosts. We chose soybean and tomato because these crops are often involved in crop rotation in rice fields.

### III-4.2. Materials and methods

#### III-4.2.1. Plant material and growth conditions

Seeds of *R. fistulosa* used in the following experiments were from a seed lot collected in November 2013 from an infested rice field in Tantigou, northern Togo (10°93'N latitude, 0°13' E longitude, and altitude of around 323 m above sea level). Seeds of weed species used in the germination study were also collected from rice fields in the northern Togo in 2013. Seeds of rice (variety IR-841, harvested in 2013) and sorghum (variety Sorvato-28, harvested in 2013) used in the following experiments were provided by the seeds conservation office of the “Institut Togolais de Recherche Agronomique”, while seeds of pearl millet (indigenous variety, harvested in 2014) and tomato (indigenous variety, harvested in 2014) came from farmer's collection in the northern Togo. Soybean seeds for the germination experiment (TGX 1448-2E variety, harvested in 2013) were provided by the seed conservation office of the “Institut Togolais de Recherche Agronomique”, those for the greenhouse cultivation experiment (Proteix variety, harvested in 2014) were provided by the experimental unit of INRA in Dijon (France). After collection, all seeds were kept in watertight glass containers at room temperature (approximately 20 °C) till the beginning of experiments.

#### III-4.2.2. Influence of different host species on seeds germination

To test the influence of crop or weed seeds or seedlings on *R. fistulosa* seed germination, we set up a randomised complete block design with 15 replicates of 7 cm Petri dishes for each of the 10 experimental treatments (five crop and four weed species and a control without host seeds) starting on February 26 when *R. fistulosa* seeds were about 15 months post-harvest.

Following a surface sterilisation (10 min in 70 % ethanol followed by 20 min in 3 % Ca(ClO)<sub>2</sub> solution and finally 5 rinses with sterile distilled water), an average of  $28 \pm 13$  (mean  $\pm$  SD, N=1005) sterilised seeds of *R. fistulosa* were sprayed onto a 1 cm<sup>2</sup> glass microfiber filters (GF/A n° 1820-915), which were then placed, in groups of 40, in each of 27 Petri dishes of 9 cm diameter lined with 9 cm Whatman GF/A paper filter. These Petri dishes, each moistened with 3 ml of sterile distilled water, were sealed with parafilm, wrapped in aluminium foil and incubated for 14 days in the dark at 26°C for seed conditioning. Seeds of host species (approximately 50-100 for each species) were prepared as follows: Tomato seeds were soaked for 24 h in tap water and seed coats of the weed species were surface scarified by rubbing them with fine sandpaper. After the conditioning period of *R. fistulosa* seeds, host seeds were surface sterilised as previously described for *R. fistulosa*, but with different times of immersion as follows: rice [3 min in 70 % ethanol followed by 20 min in 3 % Ca(ClO)<sub>2</sub> solution], pearl millet, sorghum and soybean [5 min in 70 % ethanol followed by 20 min in 3 % Ca(ClO)<sub>2</sub> solution], tomato and weed species [1 min in 70 % ethanol followed by 15 min in 3 % Ca(ClO)<sub>2</sub> solution for tomato seeds and 20 min in 3 % Ca(ClO)<sub>2</sub> solution for weed seeds]. All disinfection cycles were followed by 5 rinses with sterile distilled water.

For the germination assay, one sterilised seed of each crop host or 3 of each weed species were placed in the centre of each of 15 Petri dishes of 7 cm diameter containing MS (Murashige & Skoog 1962) nutrient solution with 1 % agar. Seven glass microfiber filters containing previously conditioned seeds of *R. fistulosa* were transferred to each Petri dish, four in close proximity of but not touching the host seed and the other three at the edges of the Petri dish, far from the host seed. Fifteen control dishes were set up without host seeds and with only four glass microfiber filters with *R. fistulosa* seeds. These 150 dishes were randomly distributed over two growth chambers set at 26 °C  $\pm$  1 °C (day) and 23 °C  $\pm$  1 °C (night) temperature, with 16 h day length provided by light of 70  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  photosynthetic photon flux density, PPF [following Neumann (1999) and Neumann *et al.* (1998)]. Germination counts were made 6 times during a period of three weeks, starting on day 4 and each Petri dish was moved within

the growth chamber after each observation. We terminated the experiment after 22 days, when some dishes had developed bacterial and fungal growth. A seed was regarded as germinated when the radicle pierced the seed coat as seen under a binocular microscope.

#### III-4.2.3. Influence of host-parasite interactions on growth, development and reproduction of *R. fistulosa* and its hosts

To study the growth and reproductive traits of *R. fistulosa* and certain hosts, a greenhouse experiment that ran for three months was set up from June 17, 2015 with seven replicate pots of 4 litre of each of the following treatment: host plants (rice, soybean or tomato) alone, *R. fistulosa* alone, or co-cultivation of each host plant with 10 plants of *R. fistulosa*, giving a total of 49 pots. Pots were filled to 3 cm below the rim with a 1:1 mixture of fine sand and arable soil (33 % clay, 39 % silt, 28 % sand). Seeds of *R. fistulosa* were sown by removing the uppermost one cm of soil from each pot, thoroughly mixing it with 1.5 mg of seeds and then this mixture was spread over the surface of the corresponding pots. Thereafter 3 seeds of each host were planted at 1-cm depth, at the centre of the pot. To maintain high humidity needed for the seed germination of *R. fistulosa*, pots were enclosed in plastic bags and the top of the soil surface manually misted for the first 10 days of the experiment until first germinations were observed. Afterwards, pots were automatically irrigated twice daily with 400 ml of tap water via a micro-drip system to saturate the soil. Per a week, 400 ml of nutrient solution (NPK 10-10-10) was added through the irrigation system. After emergence, host seedlings were thinned to one plant/pot and *R. fistulosa* seedlings thinned to 10 plants/pot, all plants that emerged subsequently were removed. Plants were grown in a fully exposed greenhouse compartment with no shading and maintained at 26 °C ± 1°C (day) and 23 °C ± 1°C (night) temperature, with 16 h day length and 65 % relative humidity conditions. Natural light was supplemented with artificial light (300 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> photosynthetic photon flux density, PPF) provided by fluorescent lamps to maintain a 16-h photoperiod.

Host-parasite emergence, growth, development and reproduction were observed daily during the first month, then twice a week until the end of the experiment. For host plants, seedling emergence, leaf number (and tiller number for rice plants), plant height, days to first flowering and fruiting, and number of total flowers and fruits produced were recorded. For *R. fistulosa*, these same parameters were recorded for each of the 10 plants in each pot. Capsules of *R. fistulosa* were harvested and counted as they ripened to avoid seed loss, then stored in paper envelopes at ambient temperature in the dark for after-ripening. All plants were harvested on September 18, 2015, after 3 months, when the entire experiment suffered serious mite attacks. At this time, soybean and most tomato plants had reached their reproductive stages and most of the *R. fistulosa* plants had begun to senesce. Unfortunately, rice plants were barely at the end of the tillering stage at this moment and thus, reproductive parameters could not be investigated for rice plants. After harvest fresh fruit weight (soybean and tomato) and dry fruit weight (soybean) were measured. Aerial portions of each host and the bulk sample of the 10 *R. fistulosa* plants in each pot were dried in a 70°C oven for 48 hours before weighing. Roots of plants grown in single culture were cleaned of soil under running water and similarly dried and weighed. The cleaned total roots of hosts and *R. fistulosa* grown together in the same pots were placed in a refrigerator for 24 hours, during which the *R. fistulosa* roots turned black. This allowed us to separate host and parasite roots before oven-drying and weighing as above. The presence of haustorial connections between the host and parasite root systems was verified for each plant combination under the binocular microscope and photographs were taken.

#### III-4.2.4. Statistical analyses

##### III-4.2.4.1. *In vitro* germination tests

We analysed the cumulative germination proportion after 22 days. We first checked repeatability of cumulative germination proportion for different glass microfiber filters in the same Petri dish by calculating the intra-class correlation from a one-way ANOVA (Zar 1982) for Petri dishes with and without host seeds separately. For the treatments without a host seed, germination was too low (cumulative germination of only 0.5 %, see results below) to find significant repeatability among the 4 different filters ( $r_{\text{intra-class}} = 0.131$ ,  $F_{14,45} = 1.76$ ,  $P = 0.077$ ). However, for the treatments with host seeds, germination was highly repeatable among the seven different filters in the same Petri dish ( $r_{\text{intra-class}} = 0.384$ ,  $F_{134,810} = 5.33$ ,  $P < 0.0001$ ). This justifies our pooling observations, by summing over the different filters to give a single cumulative germination value per Petri dish. Considering only Petri dishes with host seeds, we calculated the cumulative germination for those glass microfiber filters placed near and far from the host seed within each Petri dish. This provides two germination measures per Petri dish. Cumulative germination among different treatments was thereafter compared using T-test or ANOVA where appropriate.

Not all host seeds germinated for *C. pustulatus*, pearl millet, rice and sorghum. For other host species (*E. colona*, *M. corchorifolia*, *S. pumila* and soybean) none seeds germinated, while for tomato all did. We could therefore test the effect of host germination on *R. fistulosa* using a factorial ANOVA with host species and whether host seeds germinated or not, and with growth chamber as a block effect.

##### III-4.2.4.2. Growth conditions for *Rhamphicarpa* and hosts

We investigated the effects of the presence and identity of hosts on the following 10 different life history and reproductive variables of *R. fistulosa*: timing of seedling emergence, date of first flowering in each pot, height of *R. fistulosa* at flowering, total number of flowers produced by the 10 *R. fistulosa* plants in the pot, date of first fruiting in the pot, height of *R. fistulosa* at fruiting, total number of fruits produced by the 10 *R. fistulosa* in the pot, number of branches, above- and below-ground biomass. We used MANOVA to test the effects of the different host conditions on the vector of responses of these 10 life history and reproductive variables in *R. fistulosa*. Then we performed univariate ANOVAs on a selection of these characters to further explore how *R. fistulosa* responded to different host conditions.

Similarly, we tested the effects of the presence of *R. fistulosa* on the following life history and reproductive variables in hosts: germination date, leaf number and above- and below-ground biomass for all host species, and for soybean and tomato, which flowered and fruited before the end of the experiment, date and plant height at first flowering and fruiting, total flower and fruit production, and fruit biomass. We used factorial MANOVA to test for heterogeneity among species, the effects of the presence versus absence of *R. fistulosa* and their interaction on these characters. Then we performed univariate ANOVAs on a selection of these characters to further explore how *R. fistulosa* influenced these different host traits.

### III-4.3. Results

#### III-4.3.1 Germination characteristics of *R. fistulosa*

For the following analyses, we calculated the cumulative germination per Petri dish by summing the number of seeds and the number of germinations over all glass microfiber filters within each Petri dish. Seeds of *R. fistulosa* germinated better in the presence (mean  $\pm$  SEM cumulative germination after 22 days =  $0.140 \pm 0.011$ ,  $n = 135$ ) than in the absence (mean  $\pm$  SD cumulative germination after 22 days =  $0.006 \pm 0.002$ ,  $n = 15$ ) of host seeds (Welch's T for unequal variance performed on arcsine square root

transformed proportions = 12.059,  $df = 57.21$ ,  $p < 0.0001$ ). However, there was significant heterogeneity among the different host species ( $F_{8,251} = 16.635$ ,  $p < 0.0001$ ) as to how much they improved germination by *R. fistulosa* (Figure III-5), but no effect of whether the filters with *R. fistulosa* seeds were near or far from the host seed within the dishes, either as a main factor ( $F_{1,251} = 1.479$ ,  $p = 0.23$ ), or in interaction with the host species ( $F_{8,251} = 1.132$ ,  $p = 0.34$ ). *R. fistulosa* germination was stimulated most by the cereal crops rice, pearl millet and sorghum and by tomato and soybean, and least by the weeds *E. colona* and *M. corchorifolia*, but there was considerable overlap among species in their effects. There was also no difference in *R. fistulosa* germination between the two growth chambers ( $F_{1,251} = 0.262$ ,  $p = 0.61$ ).

For host species *Cyperus*, pearl millet, rice and sorghum for which there were Petri dishes with germinated host seeds and some with non-germinated host seeds, we found also significant heterogeneity among the host species in their effect on *R. fistulosa* germination ( $F_{3,51} = 4.430$ ,  $p = 0.008$ ), but no effect of whether the host seed had germinated or not on *R. fistulosa* germination, neither as a main effect ( $F_{1,51} = 0.908$ ,  $p = 0.35$ ), nor in the interaction between host species and germination of the host seed ( $F_{3,51} = 0.349$ ,  $p = 0.79$ ). No difference was neither found in the germination of *R. fistulosa* between the two growth chambers ( $F_{1,51} = 1.086$ ,  $p = 0.302$ ).

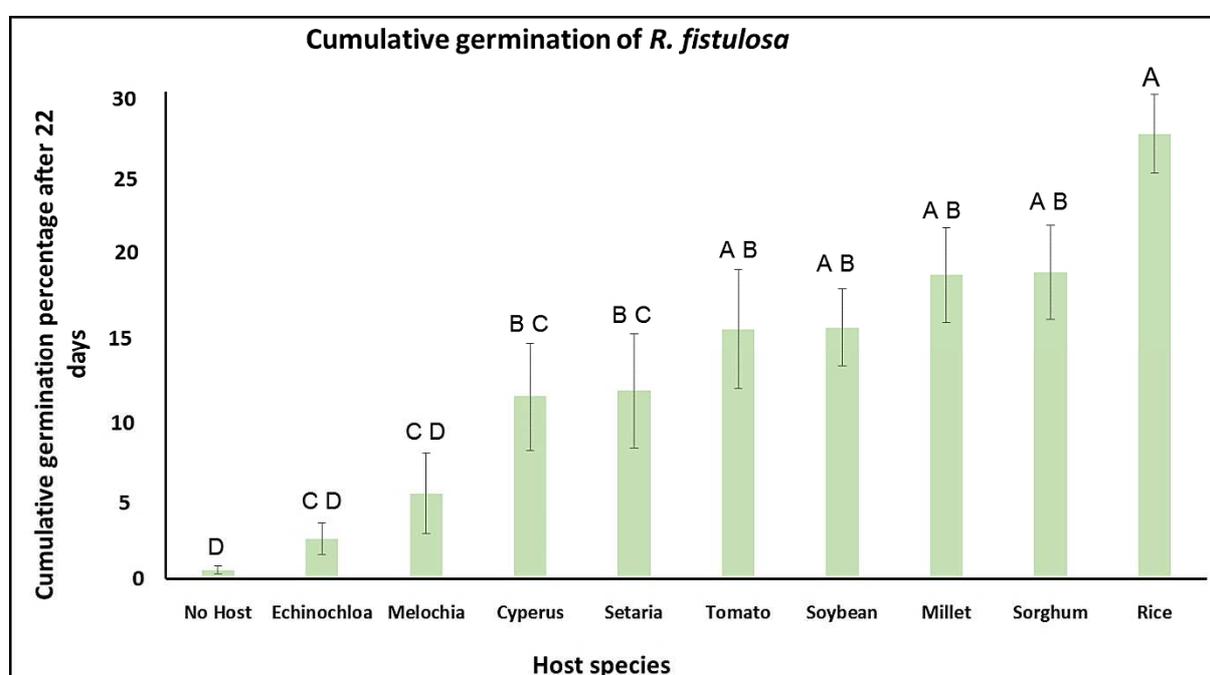


Figure III-5. Mean  $\pm 1$  SEM cumulative proportion of *R. fistulosa* seed germination as a function of the presence and species of the host (represented by its seed) within a Petri dish. Seed germinations were summed over the different filter papers within each Petri dish to provide a single independent observation. Germination was greater in the presence than the absence of host seed, and varied depending on the host species but with overlap among the groups of host species that stimulated germination more or less. See text for details of the respective analyses.

#### III-4.3.2 Growth and reproductive output of *R. fistulosa* on different host species

The growth performance of *R. fistulosa* (i.e., total height) varied across the different growth conditions tested in the greenhouse co-culture experiment, i.e., no host, rice, soybean or tomato as host (MANOVA: Wilks' Lambda = 0.0074,  $F_{30,447} = 6.432$ ,  $p < 0.0001$ ). Contrasts revealed that *R. fistulosa* grew better in the presence of a host ( $F_{10,15} = 6.097$ ,  $p = 0.001$ ), albeit its growth performance on soybean was not significantly better than when growing without host ( $F_{10,15} = 1.261$ ,  $p = 0.128$ ). Growth performance of *R. fistulosa* was better respectively on rice than on tomato ( $F_{10,15} = 9.491$ ,  $p < 0.0001$ ), and on tomato

than on soybean or without any host ( $F_{10,15} = 6.801$ ,  $p = 0.0005$ ) giving the following global ranking of host quality: rice > tomato > soybean = no host.

*Rhamphicarpa fistulosa* plants parasiting tomato and rice grew two time better than those without host and those parasiting soybean (Figure III-6).

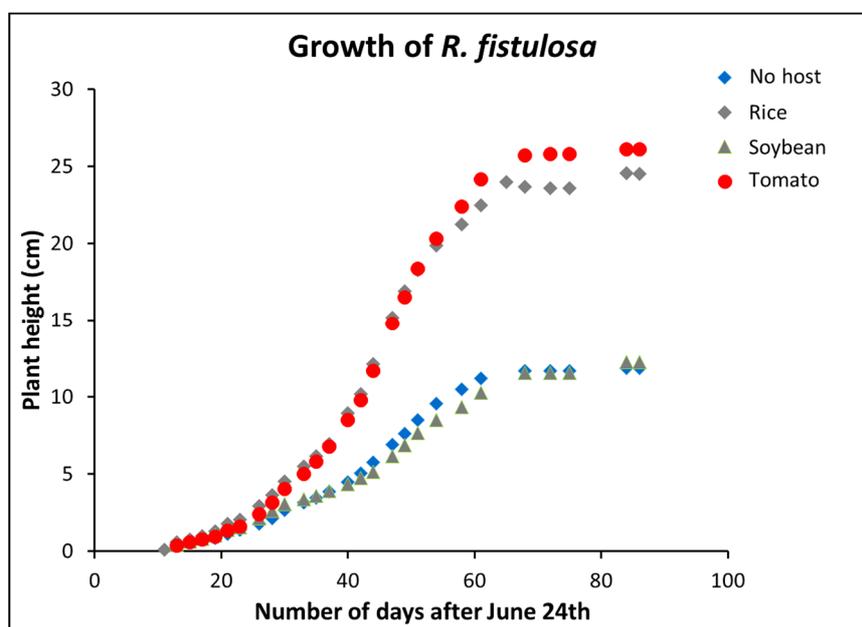


Figure III-6. Growth of *R. fistulosa* plants without host and in the presence of rice, soybean and tomato as host plants.

Table III-6 summarises the univariate effects of hosts on the different *R. fistulosa* traits. Rice was the best host for *R. fistulosa*, significantly better than all others for almost all traits, inducing an approximately 5-fold increase in fruit production (Figure III-7), and soybean was the poorest. Indeed, for most growth traits (height, biomass and leaf), performance of *R. fistulosa* plants growing with soybean did not differ from that of plants growing without a host. However, *R. fistulosa* plants growing with soybean showed significantly retarded flowering and fruiting (Figure III-8), initiating reproduction significantly later than even plants growing without host, suggesting that soybean could even have negative effects on *R. fistulosa* (see annex 5A).

Table III-6. Summary of effects of different hosts on the growth and reproductive output of *R. fistulosa*.

Vegetative biomass	Above-ground biomass	Root biomass	Maximum leaf number
	Rice > tomato > no host, soybean	Rice > tomato, no host > no host, soybean	Rice, tomato > tomato, no host > no host, soybean
Plant height	Height at flowering Rice, tomato > no host, soybean	Height at fruiting Rice, tomato > no host, soybean	Total final height Rice, tomato > soybean, no host
Reproductive traits	Total flower production Rice > tomato > no host, soybean	Total fruit production Rice > tomato > no host, soybean	
Life-History traits	Rhamphicarpa emergence No significant differences	Days to first flowering Soybean > no host, tomato, rice	Days to first fruiting Soybean > no host, tomato, rice

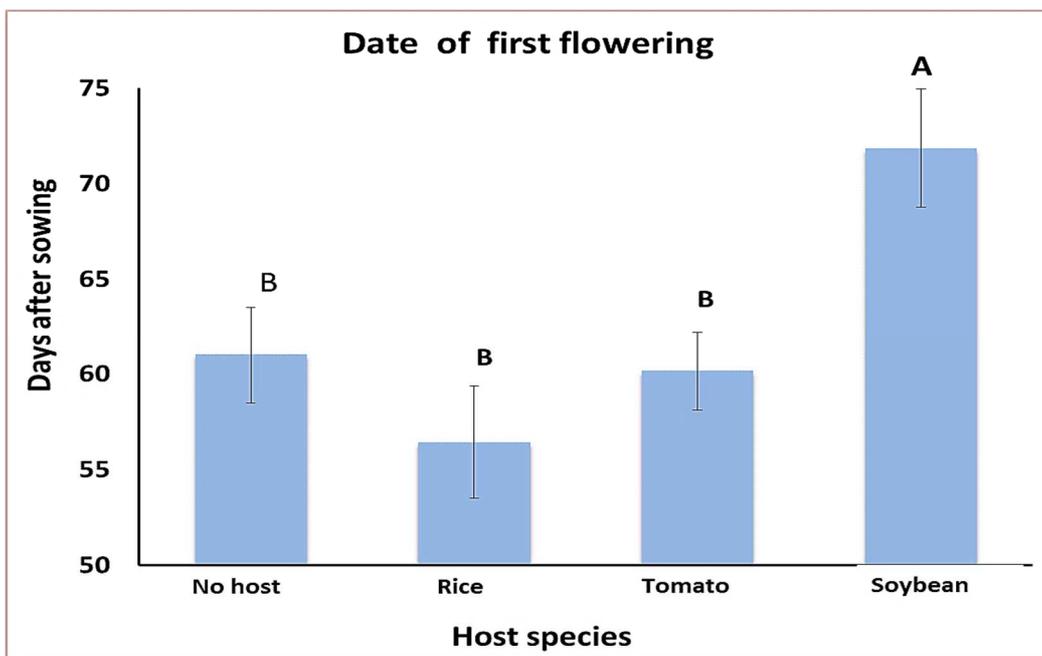


Figure III-7. Mean  $\pm$  1 SEM date of first flowering for *R. fistulosa* growing either alone or in the presence of rice, tomato or soybean host species. Flowering was significantly retarded in the presence of soybean, and did not differ among the other host species or in absence of host. ANOVA result:  $F_{3, 24} = 6.119$ ,  $p = 0.003$ ; adjusted  $R^2 = 0.363$ . Means marked with the same letter did not differ in a Tukey multiple comparison test.

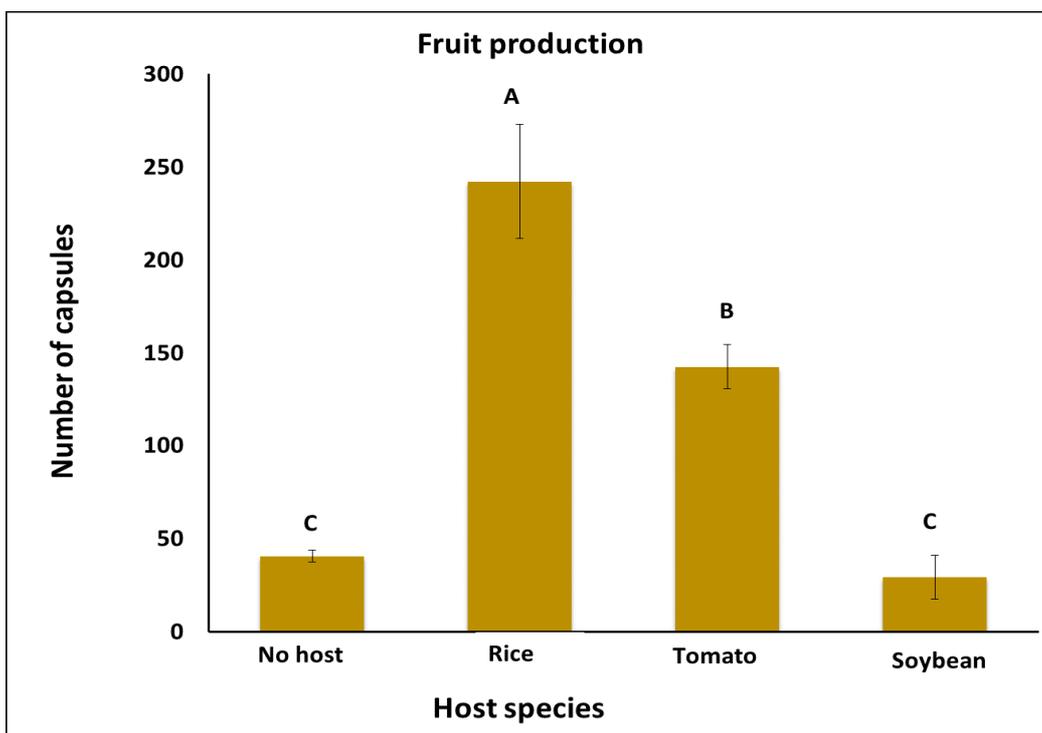
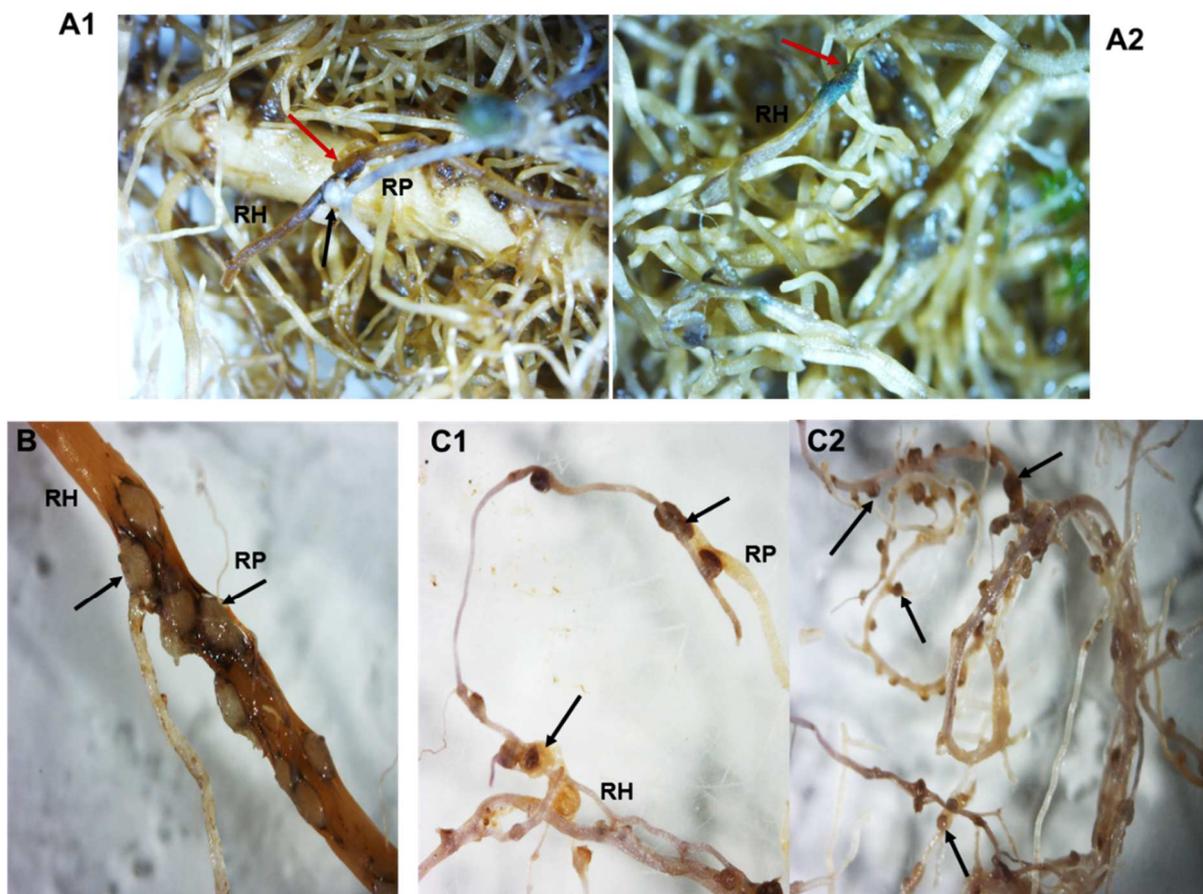


Figure III-8. Mean  $\pm$  1 SEM total fruit production for *R. fistulosa* growing either alone or in the presence of rice, tomato or soybean host species. Fruit production varied significantly under the different growing conditions: ANOVA result:  $F_{3, 24} = 31.897$ ,  $p < 0.0001$ ; adjusted  $R^2 = 0.774$ . Means marked with the same letter did not differ in a Tukey multiple comparison test.

III-4.3.3. *R. fistulosa* haustorium establishment on the host species

Pictures III-1A to C show the haustorial connexions between root systems of *R. fistulosa* and the different host species. On soybean plants (A), there were few haustoria and sometimes the contact surface between roots of the two systems showed necrosis (see Picture III-1.A2). When parasitizing rice (B) and tomato plants (C) there were many large haustoria.



Picture III-1. Haustoria establishment (black arrows) between roots of *R. fistulosa* (RP) and roots of its hosts (RH). For soybean (A), there are few haustoria and some show blackening/necrosis of the soybean roots at the contact area with the haustorium (red arrows). Rice (B) and tomato (C) show many haustoria.

III-4.3.4. Growth and reproduction of host species under infestation by *R. fistulosa*

Growth of tomato plants was reduced in the presence of *R. fistulosa* while for soybean and rice there was no or hardly any reduction (Fig III-9). On the other hand, tiller number of rice plants was reduced in the presence of *R. fistulosa* (Figure III-10)

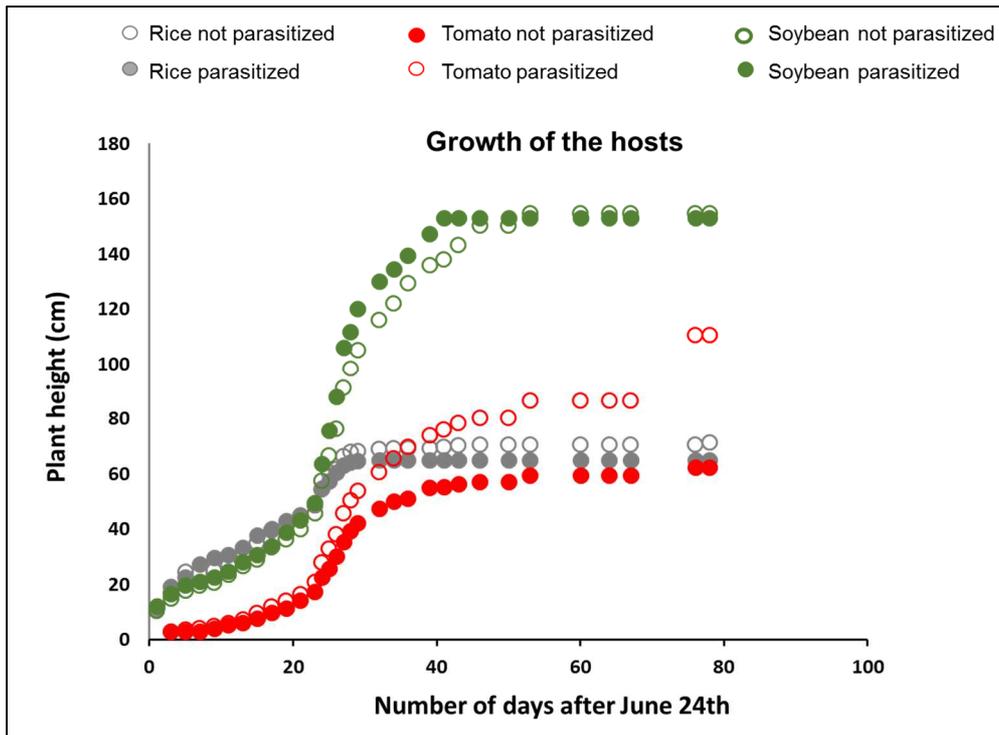


Figure III-9. Growth of rice, soybean and tomato plants under *R. fistulosa* infestation or not.

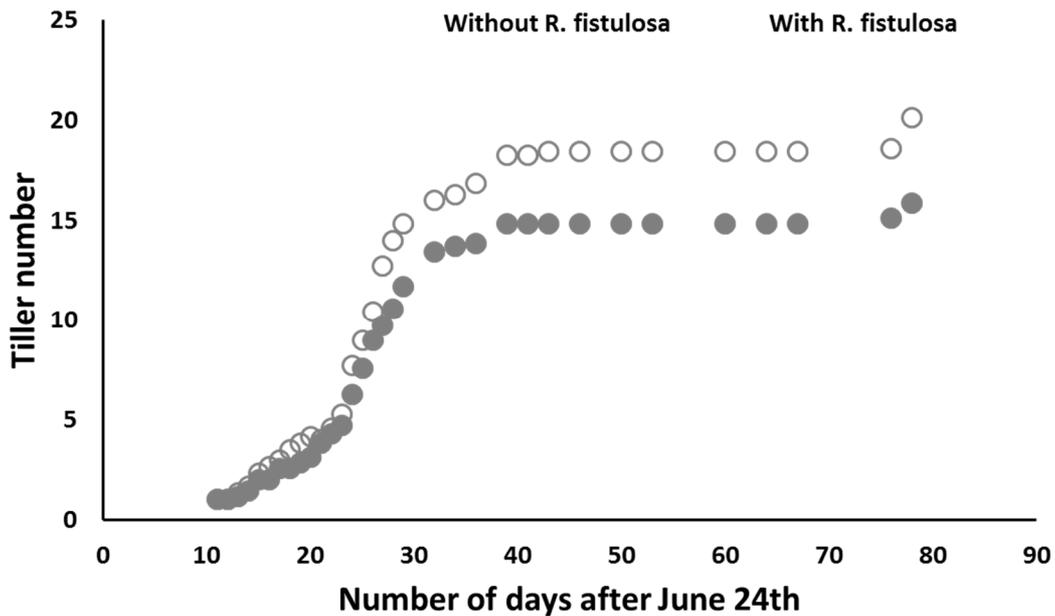


Figure III-10. Tiller production of rice plants under *R. fistulosa* infestation or not.

Days to first fruit production and total fruit produced for tomato were impacted by *R. fistulosa* parasitism while there was no impact on soybean for flowering time and a slight reduction in fruit number under infestation by *R. fistulosa* (Figures III-11 and III-12).

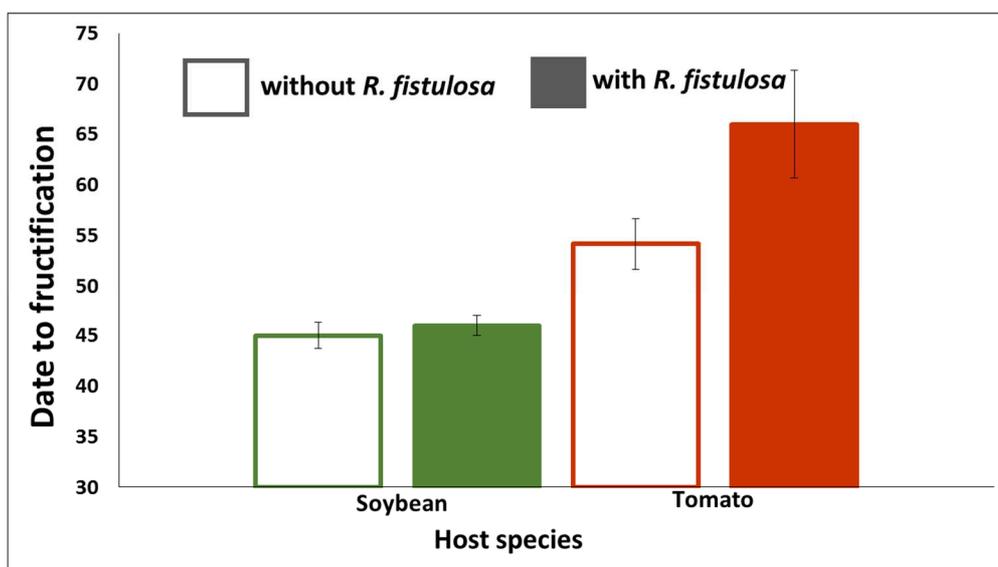


Figure III-11. Mean  $\pm$  1 SEM date of first fruit production for soybean and tomato plants growing under infestation by *R. fistulosa* or not. Fruit production of tomato was significantly retarded in the presence of *R. fistulosa* but did not differ for soybean plant growing alone or under *R. fistulosa* infestation.

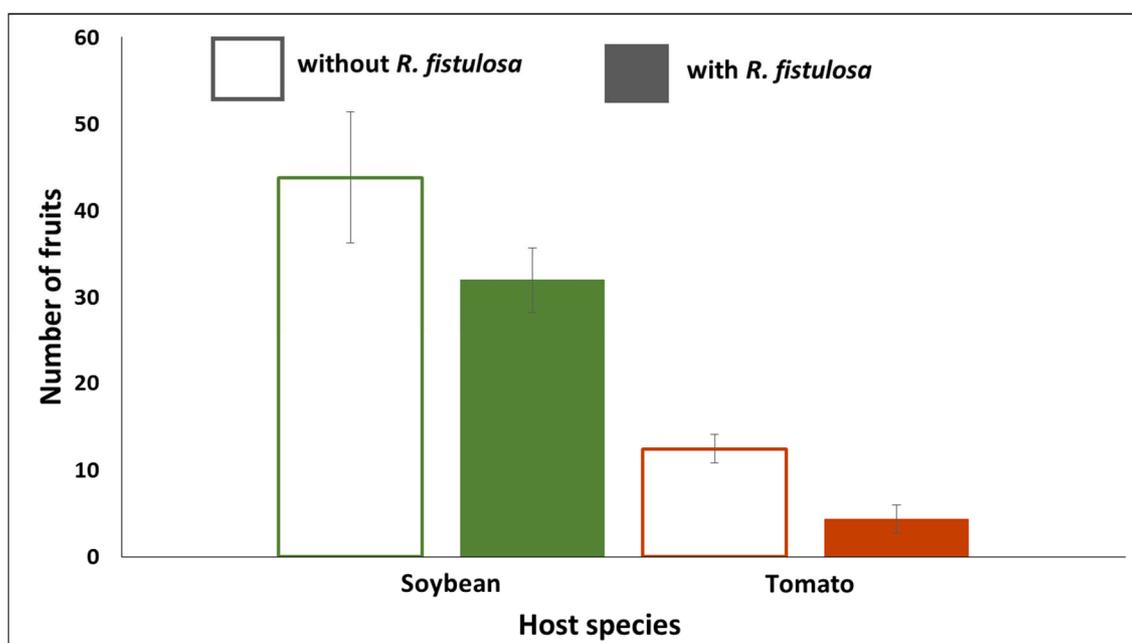


Figure III-12. Mean  $\pm$  1 SEM total fruits produced by soybean and tomato plants growing under infestation by *R. fistulosa* or not. Fruit production varied significantly for tomato plants under *R. fistulosa* infestation but not for soybean ones.

For the four characters (height, aerial and roots biomass, and leaf) measured on all three host species, hosts varied (MANOVA: Wilks' Lambda = 0.033,  $F_{8,66} = 36.860$ ,  $p < 0.0001$ ), the effect of *R. fistulosa* was significant (MANOVA:  $F_{4,33} = 24.216$ ,  $p < 0.0001$ ), and there was a significant interaction, showing that the different host species reacted differently to parasitism by *R. fistulosa* (MANOVA: Wilks' Lambda = 0.263,  $F_{8,66} = 7.830$ ,  $p < 0.0001$ ).

Contrasts revealed that both rice and tomato suffered greatly from parasitism (respectively:  $F_{4,33} = 20.916$ ,  $p < 0.0001$ ;  $F_{4,33} = 18.503$ ,  $p < 0.0001$ ) though soybean did not ( $F_{4,33} = 0.515$ ,  $p = 0.725$ ), (see annex 5B). Figure III-13 shows the position of plants of the three species grown with or without

*R. fistulosa* in the canonical space from the MANOVA. The vector length for each host species measures the effect of parasitism on the host for these vegetative characters.

Finally, for the tomato and soybean hosts, all 11 vegetative and reproductive traits were analysed together. This analysis similarly revealed a difference between the two species (MANOVA:  $F_{11,13} = 42.640$ ,  $p < 0.0001$ ), poorer performance in presence versus absence of *R. fistulosa* (MANOVA:  $F_{11,13} = 6.688$ ,  $p = 0.001$ ), and a significant interaction (MANOVA:  $F_{11,13} = 5.738$ ,  $p = 0.002$ ). Contrasts revealed that tomato suffered from parasitism ( $F_{11,13} = 10.275$ ,  $p < 0.0001$ ) though soybean did not ( $F_{11,13} = 1.812$ ,  $p = 0.153$ ).

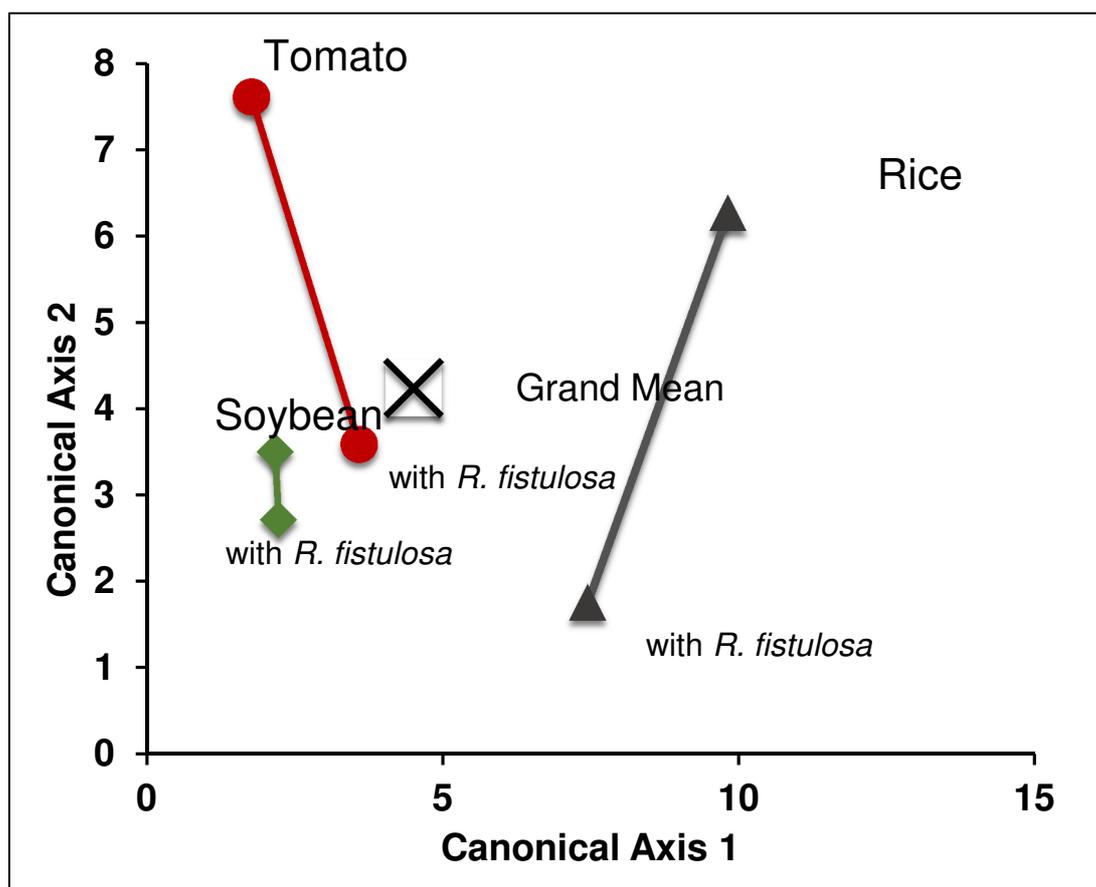


Figure III-13. Phenotypic effects of *R. fistulosa* on rice, tomato and soybean. The multivariate phenotypes of the hosts grown with or without *R. fistulosa* are plotted on the first two canonical axes from the MANOVA whole model. Canonical axis 1 is mainly influenced by above-ground biomass and canonical axis 2 by leaf number. The length of the vector for each species measures the phenotypic effect of parasitism.

#### III-4.4. Discussion

##### III-4.4.1. Host induced effect on seeds germination of *R. fistulosa*

The presence of seeds of different host or potential host species stimulate germination of seeds of *R. fistulosa* compared to seeds sown in absence of a host seeds. This stimulatory effect was species-dependent, with seeds of crop hosts (pearl millet, sorghum, tomato and soybean) inducing better germination performance than those of weeds. This result contrasts to that of Kabiri *et al.* (2016) who reported no significant effect of root exudates of different rice variety on germination performance of *R. fistulosa*. Three most plausible reasons are proposed here to explain these discrepancies. First, the seed population used in our study are different from those used in the study of Kabiri *et al.* (2016), thus

germination requirements may be different. Indeed, environmental factors during seed maturation on the mother plant are reported to interact with genotype to determine the seed germination requirements of a given seed population (Baskin & Baskin 1998; Constán-Nava & Bonet 2012). Secondly, the seeds used here were probably in a physical dormancy state that need to be broken by chemical cues from the germinating seeds of host species. And finally, root exudates may provide very different stimulus from that of the chemical cues released by host seeds that trigger germination capacity of all parasitic species. In this last case, the result of Kabiri *et al.* (2016) may not be inconsistent with our findings. We found that, as for obligate parasites, there was a species specific effect in stimulation of germination of *R. fistulosa* seeds, with rice and other crop species providing more stimulating effect compared to weeds. It would be important to carry out similar experiments with seeds from different *R. fistulosa* populations, to ascertain whether this seed germination stimulation in response to different host presence can be verified as a common seed trait in this parasitic plant.

#### III-4.4.2. Host induced effect on parasite growth and reproduction

*Rhamphicarpa fistulosa* grow and reproduce without a host being at least facultative as previously reported (Ouédraogo *et al.* 1999). Seedlings emerged similarly in all treatments but growth and reproductive performance were superior for *R. fistulosa* plants growing with rice or tomato as host plants than for those growing with soybean or without a host. *R. fistulosa* appears to be a broad generalist parasite, though performance on soybean was poor. Many hemiparasitic plants have broad host ranges. The facultative hemiparasite *Rhinanthus minor* L for example, has a host range of 50 species including both monocots and dicots belonging to several different plant family (Gibson & Watkinson 1989). The obligate hemiparasite *S. asiatica* has a host range of approximately 42 non-agricultural host species (Cochrane & Press 1997). It will be important to ascertain the complete host range of *R. fistulosa*, in order to identify reservoirs for this parasite and to be able to propose a reasonable control strategy.

Rice and tomato were suitable hosts for this parasite, showing many haustorial connections in the root system and increasing parasite performance. Soybean, however, was a poor host, with few haustorial connections that even showed some necrosis. Rice was the best host, inducing earliest flowering, as early as 47 days after sowing (DAS), and highest fruit production. Flowering was retarded on soybean, and reproductive performance was poor. The flowering times we observed were remarkably early compared with other reports of this species. Flowering was reported around 140 DAS in Burkina-Faso, and around 70-100 DAS in Benin and Tanzania (Rodenburg *et al.* 2015a; Kabiri *et al.* 2016). These differences may be due to differences among the populations, either genetic variation for phenology, or differences in the environment of the plants during seed maturation, which can influence germination behavior (Baskin & Baskin 1998; Constán-Nava & Bonet 2012). *R. fistulosa* flowered on average  $16.71 \pm 4.14$  days after the tomato host plants and  $37.14 \pm 6.23$  after the soybean host plants. This later flowering on soybean meant that *R. fistulosa* plants likely suffered more from competition for light with their host plants, which is known to limit the performance of hemiparasites (Tesitel *et al.* 2010).

Soybean appears to have several features that make it a poor host. First, few haustorial connections between host and parasite roots were formed, and host roots appeared to deploy a defence system that caused necrosis at the point of invasion. Defence against hemiparasites involving localized cell death at the site of the invading haustoria has been observed in the non-host of *R. minor*, *Plantago lanceolata* (Cameron *et al.* 2006). *R. fistulosa* plants that infested soybean host showed even poorer performance than those with no host, flowering and fruiting significantly later than those growing without a host, though we found no significant negative impact on other traits, where *R. fistulosa* growing with soybean did not differ from those without a host. This demonstrates that invading an inappropriate host represents a cost for this hemiparasite, as has been observed for *R. minor* (Cameron *et al.* 2006; Gibson & Watkinson 1991; Jiang *et al.* 2008). The poor host status of soybean compared with tomato is somewhat

surprising because the generalist hemiparasite *R. minor* performs well on grasses and leguminous forbs but poorly on non-leguminous forbs (Cameron *et al.* 2006).

It would be interesting, in addition, to test whether *R. fistulosa* has the ability to differentiate between better and poorer hosts when confronted with a mixed community of potential hosts. A logical next step would be to grow *R. fistulosa* in pots with more than one host plant to test whether the developing seedling can choose the best host.

#### III-4.4.3. Parasite induced effect on host growth and reproduction

Hosts suffered from parasitism by *R. fistulosa* in direct correspondence to their quality as hosts. Rice suffered the most, followed by tomato, and soybean hardly suffered at all, with no significant effect of parasitism on soybean vegetative or reproductive characters. *R. fistulosa*, like other hemiparasites, taps into the host xylem for water and mineral nutrients (Neumann *et al.* 1998; 1999). Hemiparasites have higher transpiration rates than their hosts because they close their stomata less, and thus are privileged sinks for water and therefore solutes. Hemiparasites can also obtain heterotrophic carbon from their hosts despite the lack of phloem connections (Tesitel *et al.* 2010). Negative effects on hosts thus result from the loss of water, minerals and carbon via the root connections. However, hemiparasites can have additional physiological effects on their hosts, modifying hormone balance (Westwood 2013) and thereby reducing the photosynthetic rates of some hosts (Graves *et al.* 1990; Cameron *et al.* 2008; Watling & Press 2001). Watling & Press (2001) suggested that negative impacts on host photosynthesis and vigour are greatest with short-lived hemiparasites that complete their life cycle before the host death, preventing thus short-term disadvantage to the parasite if the host is weakened. Likewise, the strong impact of *R. fistulosa* on rice and tomato might also be due to its ability to complete its life cycle in short-time (i.e. flowering at 47-70 DAS)

#### III-4.4.4. Soybean, a trap crop for *R. fistulosa*?

Soybean was a poor host for *R. fistulosa*, retarding flowering and fruiting of the parasite under the experimental conditions used. Furthermore, during the field prospection, soybean crop infected by *R. fistulosa* was fruiting while the parasite was at flowering stage, so harvest could take place before the parasite had time to produce mature capsules and seeds (see annex 5C). Soybean appeared to show some resistance mechanism against parasitism by *R. fistulosa* (shown by the reduced and necrotic haustorial connections) and suffered in no measurable way from parasitism. Resistance mechanisms against root parasitic plants of the *Orobanche* species (Abbes *et al.* 2007; Fernandez-Aparicio *et al.* 2012; 2014; Rubiales *et al.* 2005) and *Striga* species (Omoigui *et al.* 2016; Tignegre *et al.* 2013) were reported in many legume plants. These resistance mechanisms include pre-attachment mechanisms such as low production of haustoria inducing factors (Gurney *et al.* 2003; Rich *et al.* 2004), pre-haustorial mechanisms such as chemical and physical barriers including suberisation or lignification (Pérez-de-Luque *et al.* 2005a & b; 2006a; 2007) and post-haustorial resistance including sealing of host vessels with mucilage and blocking the flux of water and nutrients from the host to the parasite (Pérez-de-Luque *et al.* 2006b). For example, Cameron *et al.* (2006) reported that *Leucanthemum vulgare* (syn. *Chrysanthemum leucanthemum*) was able to encapsulate the invading structures of *R. minor* with lignin preventing access to the stele, while cell fragmentation was observed at the connection between *Plantago lanceolata* and this parasite (see also Rümer *et al.* 2007). Though we would need detailed histological observations to determine the resistance mechanisms deployed by soybean against *R. fistulosa*, the observations of dark, necrotic areas on the host roots at the haustorial connection suggest post-haustorial resistance, while the low numbers of haustoria suggest additional pre-attachment or pre-haustorial mechanisms. Accordingly, soybean could be useful in the integrated control of this parasite as a trap crop (see Goldwasser & Rodenburg 2013) to reduce the *R. fistulosa* seeds bank in the soil, with

the added advantage of improving soil nitrogen fertility. It will be important to test whether the poor host status and negative effects of parasitism of soybean for *R. fistulosa* is a general feature of legumes (e.g., cowpea and groundnut in the focal region of this study), which could open additional perspectives for control strategies employing crop rotation. Indeed, use of nitrogen-fixing legumes as trap crops were reported to be an added benefit for soil fertility increase, that further assist in control of parasitic plants (e.g. *Striga* spp.) which thrive in poor soils (Franke *et al.* 2006; Parker & Riches 1993). It is also reported that the efficacy of legume rotations for control of hemiparasitic weeds may be improved by inoculating crops with supplementary nitrogen-fixing rhizobia for soil fertility improvement (Ahonsi *et al.* 2003; Babalola *et al.* 2007). Likewise, inoculating chickpea (*Cicer arietinum* L.) with some rizobacteria *Rhizobium* spp. strains are currently reported to be a useful biocontrol tool against *Orobanche crenata* and *O. foetida* in Tunisia (Mabrouk *et al.* 2007; 2016). These strategies should be investigated and applied with soybean if its resistance to *R. fistulosa* parasitism is demonstrated.

#### **III-4.5. Conclusion**

The present study found that different crop (rice, pearl millet, sorghum, soybean and tomato) and weed hosts seeds had a significant stimulatory effect on *R. fistulosa* seed germination. Previous reports found no effect of rice root exudates on germination of *R. fistulosa* seeds, but seed population used in the present study is different from those used in the previous one. Nonetheless, since different populations of *R. fistulosa* may have different germination characteristics and requirements, it would be important to test a range of populations from different geographical areas to confirm or invalidate whether seeds germinations of this facultative parasite is stimulated by host seeds or plants.

In the greenhouse pot experiment, development and reproduction of *R. fistulosa* were more rapid in this study compared to previous studies carried out using seeds from different geographical zones under different experimental condition. Therefore, we cannot know which factor influenced the timing of flowering and reproduction in our experiment, but this is worthy or additional study to understand the factors shaping the life cycle of this parasite.

The co-cultivation experiment showed that growth and reproductive outputs of *R. fistulosa* were significantly improved on rice and tomato hosts, indicating for the first time that a forb can be an appropriate host. In contrast, soybean was a poor host since *R. fistulosa* plants that grew with soybean did not perform better than those growing without a host for any character, and even showed retarded flowering and fruiting. The low number of haustoria together with some necrosis in the roots at the connection points, suggest that soybean may show resistance against or incompatibility with *R. fistulosa*.

### III-5. Interaction hôte-parasite entre *Rhamphicarpa fistulosa* et les plantes hôtes: résultats de prospection supplémentaires

#### III-5.1. Introduction

*Rhamphicarpa fistulosa* est une plante hémiparasite racinaire facultative rapportée sur plus d'une plante céréalière (maïs, mil, riz et sorgho) et retrouvée également en présence d'autres plantes sauvages ou adventices (Ouédraogo *et al.* 1999 ; Rodenburg *et al.* 2015a). Au cours des prospections de terrain au nord du Togo, des populations de la plante parasite ont été observées sur des parcours de pâturage en bordure des parcelles cultivées et sur des parcelles cultivées mais en absence du riz, et ceci parmi d'autres plantes adventices. D'autre part, le parasite a été également observé dans une culture d'arachide (*Arachis hypogaea*), de corète potagère (*Corchorus olerarius* L.), et de soja, (*Glycine max* (L.) Merr.), (voir annexe 4). Jusqu'alors, aucune étude concrète n'a été conduite sur le parasitisme de *R. fistulosa* sur des plantes adventices ou sur d'autres plantes cultivées en dehors des céréales, ce qui devrait aider à cerner ses potentialités d'extension et de survie en dehors de la plante hôte principale qu'est le riz. Il était donc important de vérifier si des cultures légumineuses et maraîchères (souvent établies en contre-saison dans les parcelles de bas-fonds au nord du Togo), et des plantes adventices majeures du riz, étaient également susceptibles d'être parasitées par *R. fistulosa*.

#### III-5.2. Matériels et méthodes

Deux prospections de terrain ont eu lieu de Juin à Décembre au cours des campagnes agricoles de 2012 et de 2013 dans la Région des Savanes au nord du Togo. Pour vérifier que *R. fistulosa* parasitait des espèces de plantes adventices, l'ensemble des pieds du parasite et de l'espèce adventice au pied de laquelle il se trouvait a été déterré. Le système racinaire de cet ensemble a ensuite été trempé dans de l'eau durant approximativement une demi-journée puis délicatement lavé pour pouvoir observer l'existence de connexions racinaires avec une loupe de terrain (grossissement X 12, 5). Dans le but de confirmer cette première observation grossière de terrain, des graines matures ont été prélevées sur les plantes adventices qui étaient en fructification afin de mettre en place en conditions contrôlées une co-culture avec les graines de *R. fistulosa*.

Du 17 juin au 18 septembre 2015, lors de l'essai de co-culture en serre décrit plus haut dans le premier sous-chapitre (*Growth and reproductive traits of the interaction between the parasitic plant Rhamphicarpa fistulosa and its host plants*), un essai parallèle a été mis en place pour étudier le parasitisme de *R. fistulosa* sur des plantes adventices du riz et quelques plantes maraîchères souvent établies en contre-saison sur les parcelles de bas-fond au nord du Togo. Il s'agissait pour les plantes adventices, de *Acroceras zizanioides* (Kunth) Dandy, *Eragrostis tremula* Hochst., *Panicum subalbidum* Kunth et *S. pumila* (Poir.) Roe. et Sch. (Poaceae), de *Cyperus difformis* L. et de *C. pustulatus* Vahl. (Cyperaceae), et pour les plantes maraîchères, il s'agissait de la corète potagère (*Corchorus olerarius* L.), du gombo (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench) et de la grande morelle (*Solanum macrocarpon* L.).

Deux pots de 4 L percés au fond ont été préparés par espèce en les remplissant avec un mélange de 1 : 1 en volume de terre arable et de sable fin, et en semant à 1 cm de profondeur une trentaine de graines de chaque espèce de plante adventice ou une dizaine de chaque espèce cultivée. Les graines de *R. fistulosa* (environ 1,5 mg) ont été ensuite ensemencées dans chaque pot en les mélangeant d'abord dans un peu de substrat prélevé de chaque pot puis en les saupoudrant à la surface dudit pot. L'essai a été conduit dans les conditions tropicales en exposant complètement les parois de la serre aux radiations solaires, en maintenant la serre sous lumière naturelle et artificielle avec des tubes de lampes fournissant  $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de densité de flux de photon photosynthétique et 16 h de photopériode (voir Neumann

et al. 1998 ; Neumann 1999), en réglant la température à  $23 \pm 1^\circ\text{C}$  le jour et à  $18 \pm 1^\circ\text{C}$  la nuit, et en réglant le mécanisme de coulissage des parois de la serre pour maintenir une humidité relative élevée. Chaque pot était arrosé quotidiennement avec environ 140 mL d'eau par un système de micro-irrigation. Une quantité approximative de 140 mL de solution nutritive était également apportée par semaine à chaque pot comme dans l'essai avec le riz, le soja et la tomate présenté ci-dessus (*Growth and reproductive traits of the interaction between the parasitic plant Rhamphicarpa fistulosa and its host plants*). Le développement du système hôte-parasite est observé quotidiennement durant le premier mois, deux fois par semaine durant le second mois et une fois par semaine durant le troisième mois. Les dates de levée, d'entrée en floraison et de première fructification du parasite et des hôtes ont été notées. A l'arrêt de l'essai, les systèmes racinaires de l'ensemble hôte-parasite ont été déterrés, lavés et observés sous loupe binoculaire afin d'y noter la présence d'haustorium.

### III-5.3. Résultats

#### III-5.3.1. Développement de *R. fistulosa* sur d'autres plantes adventices ou cultivées autres que le riz

Lors des prospections de terrain, *R. fistulosa* a été observé en bordure de champs dans des zones de pâturage du bétail (Planche III-2A), ainsi que dans des parcelles de riz en abandon au milieu d'autres plantes adventices (Planche III-2B), telles que *Echinochloa colona* (L.) Link. et *Fimbristylis littoralis* Gaudich. (Planche III-2C).

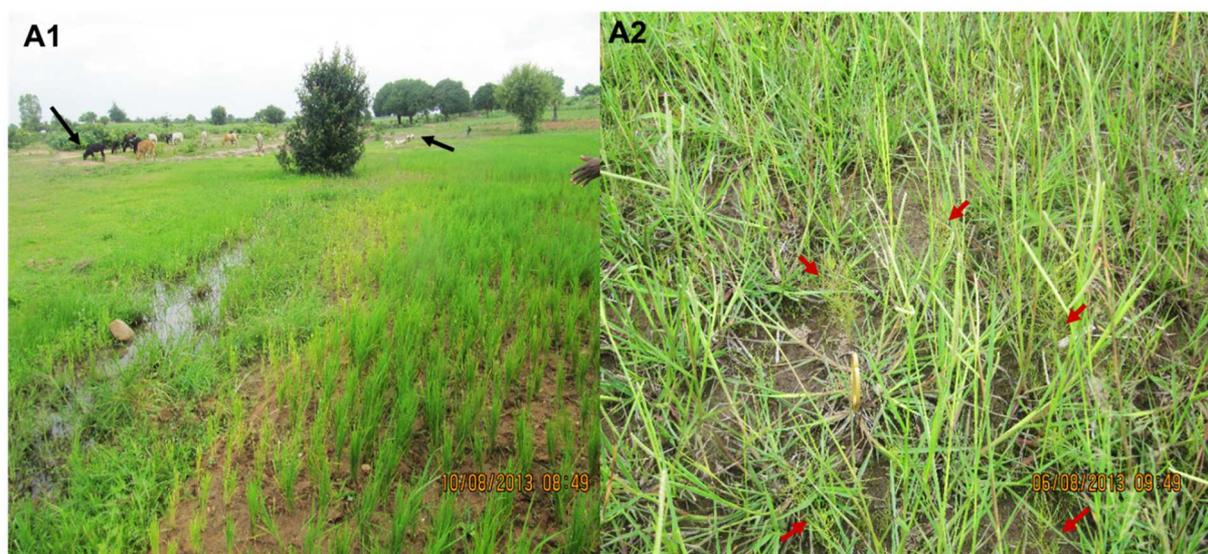


Planche III-2A. Emergence de *R. fistulosa* dans des pâturages du bétail. A2 et flèches rouges montrent des populations du parasite dans un champ de riz à l'abandon, A1 et flèches noires montrant un troupeau de vaches en pâture en bordure de champs de riz.

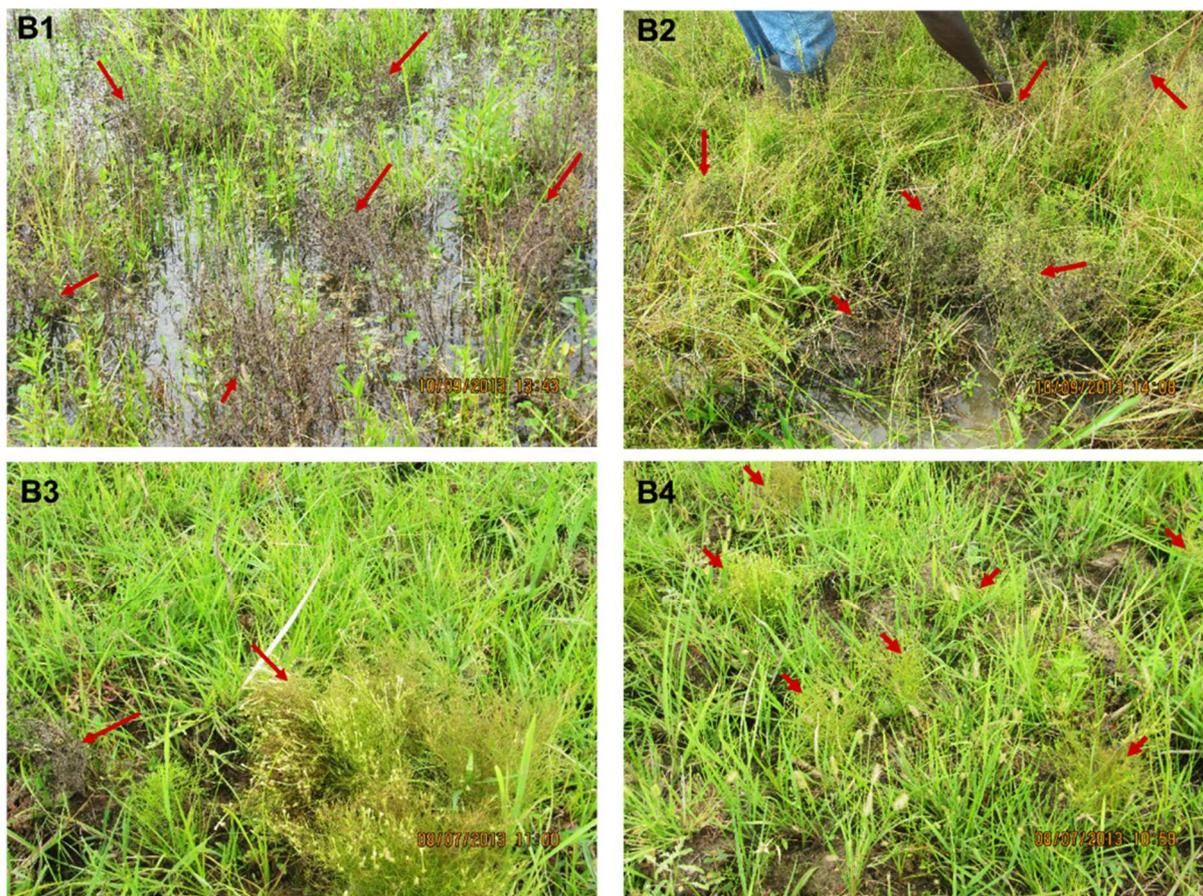


Planche III-2B. Emergence de *R. fistulosa* au milieu des espèces adventices. Population du parasite dans une parcelle de riz non encore labourée, en début de saison de pluie (B1 et B2), et dans une parcelle de riz à l'abandon (B3 et B4).



Planche III-2C. Développement et fructification de *R. fistulosa* (flèches rouges) au pied des espèces adventices (flèches noires) *E. colona* (C1) et *F. littoralis* (C2).

Les espèces adventices *A. zizanioides* (Planche III-3A), *C. difformis* (Planche III-3B) et *S. pumila* (Planche III-3C) étaient aussi bien infestées sur le terrain qu'en conditions expérimentales en co-culture en serre par *R. fistulosa*.



Planche III-3A. Développement de *R. fistulosa* (flèches rouges) sur *A. zizanioides* (flèches noires) au champ (A1) et en serre (A2).



Planche III-3B. Développement de *R. fistulosa* (flèches rouges) sur *C. difformis* (flèches noires) au champ (B1) et en serre. B2 et les flèches rouges courtes montrent des plants de *R. fistulosa* en fructification, sur des plants de *C. difformis* également en fructification, flèches noires.

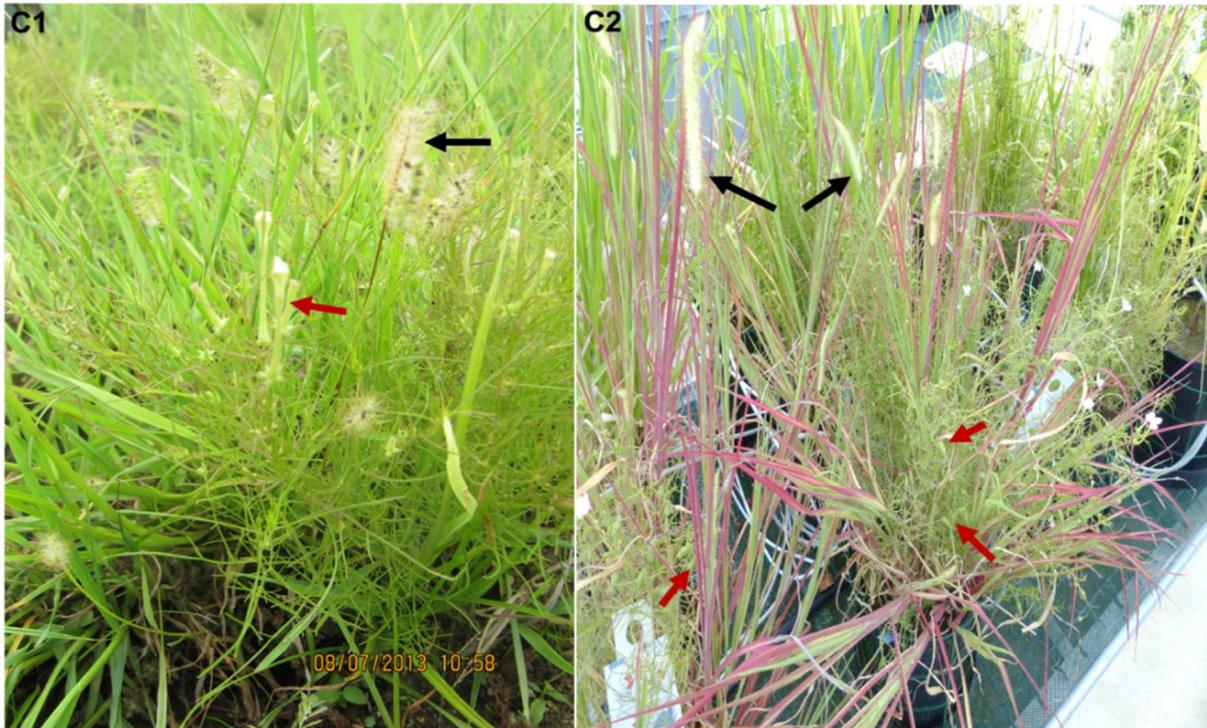


Planche III-3C. Développement et reproduction de *R. fistulosa* (flèches rouges) sur *S. pumila* (flèches noires) au champ (C1) et en serre. C2 et les flèches rouges montrent des plants de *R. fistulosa* en fructification, sur des plants de *S. pumila*, également en fructification, flèches noires.

Les essais de co-culture en serre ont montré que les espèces adventices *C. pustulatus* (Planche III-4A), *E. tremula* (Planche III-4B) et *P. subalbidum* (Planche III-4C) pouvaient également être des hôtes potentiels de *R. fistulosa*.

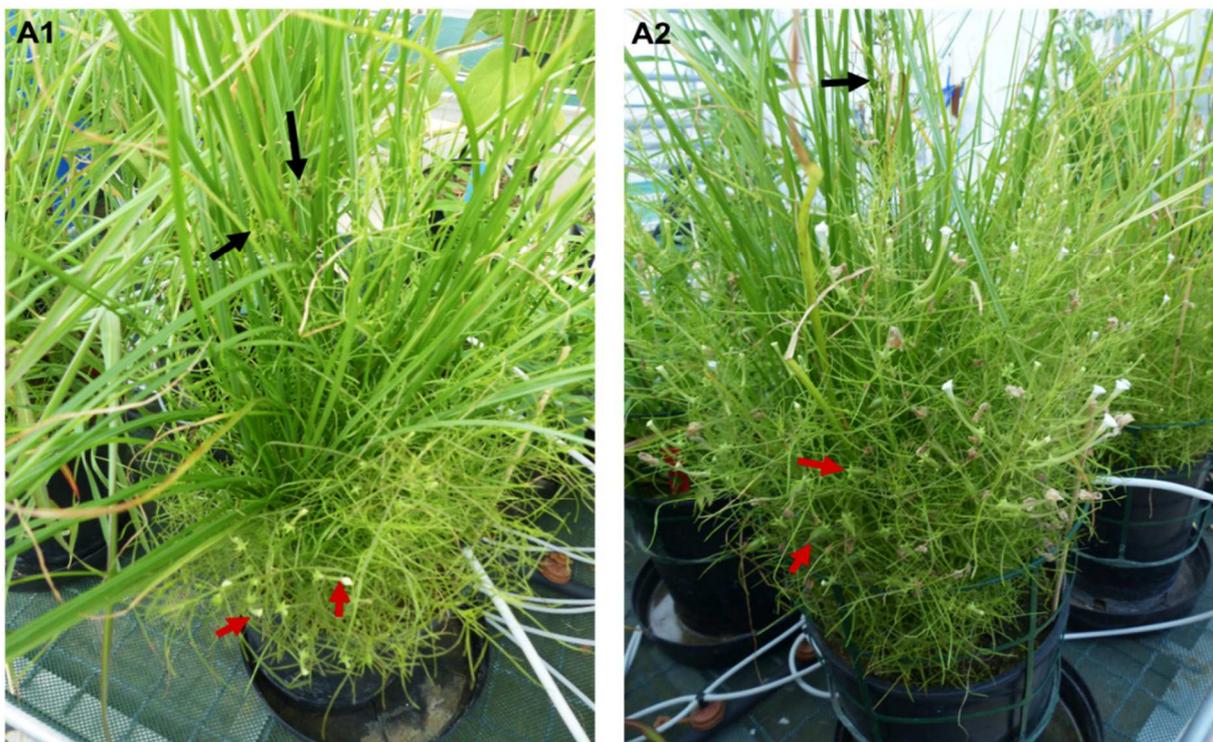


Planche III-4A. Développement et reproduction de *R. fistulosa* sur *C. pustulatus* en serre. A1, début de floraison et A2 fructification du parasite (flèches rouges) et de l'hôte (flèches noires).



Planche III-4B. Développement et reproduction de *R. fistulosa* sur *E. tremula* en serre. Floraison (B1) et fructification (B2) du parasite (flèches rouges) et de l'hôte (flèches noires).

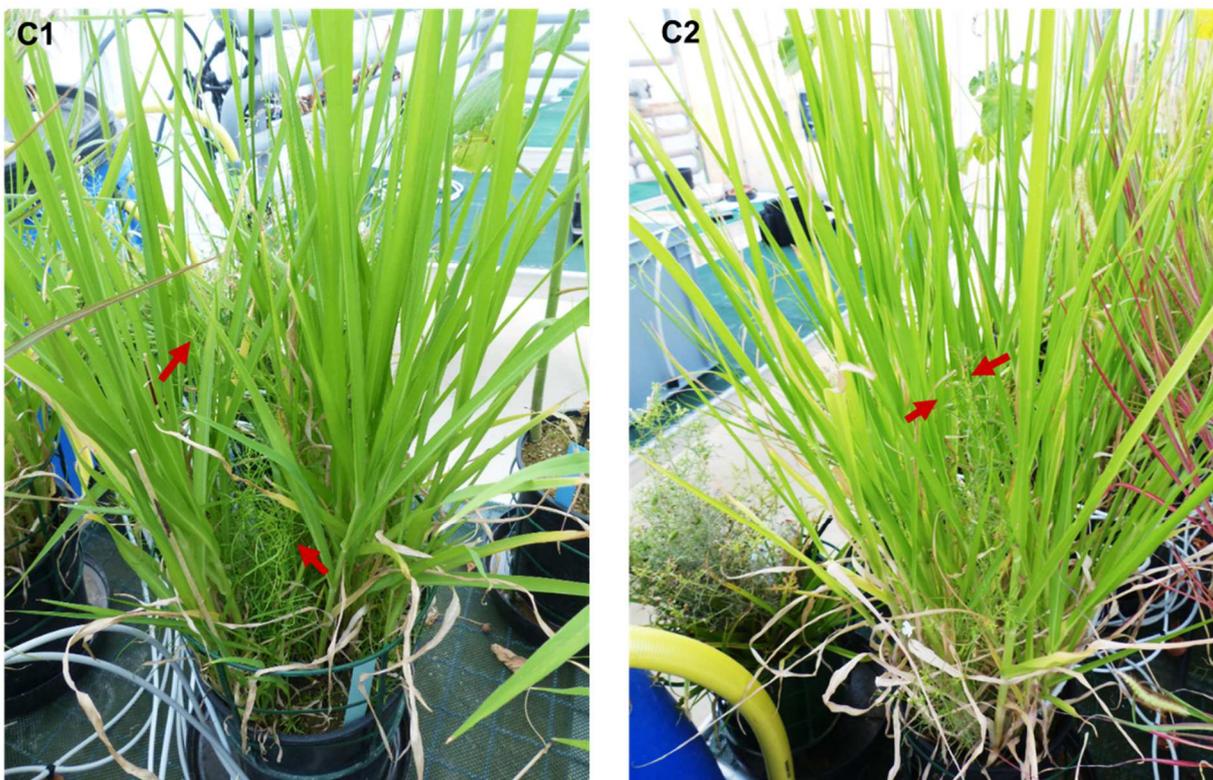


Planche III-4C. Développement (C1, flèches) et reproduction (C2, flèches) de *R. fistulosa* sur *P. subalbidum* en serre. *P. subalbidum* était toujours au stage végétatif à la fin de l'essai.

En co-culture en serre, le développement de *R. fistulosa* a été très vigoureux sur les cinq espèces adventices *A. zizanioides*, *C. difformis*, *C. pustulatus*, *E. tremula* et *S. pumila*. Sur ces espèces, la croissance, le développement et la reproduction du parasite étaient synchronisés avec ceux des hôtes. En effet, la croissance en hauteur du parasite suivait celle de l'hôte (Planche III-5). L'entrée en floraison et en fructification de *R. fistulosa* a devancé de près celles des hôtes : fructification à 51-54 jours après semis (JAS) sur *C. pustulatus* qui a commencé la fructification à 61 JAS, (Planche III-5A), à 59 JAS sur *E. tremula* qui a commencé la fructification à 62 JAS (Planche III-5B) et à 61 JAS sur *S. pumila* dont la fructification a commencé à 82 JAS tandis que *R. fistulosa* a commencé sa fructification à 61 JAS (Planche III-5B).

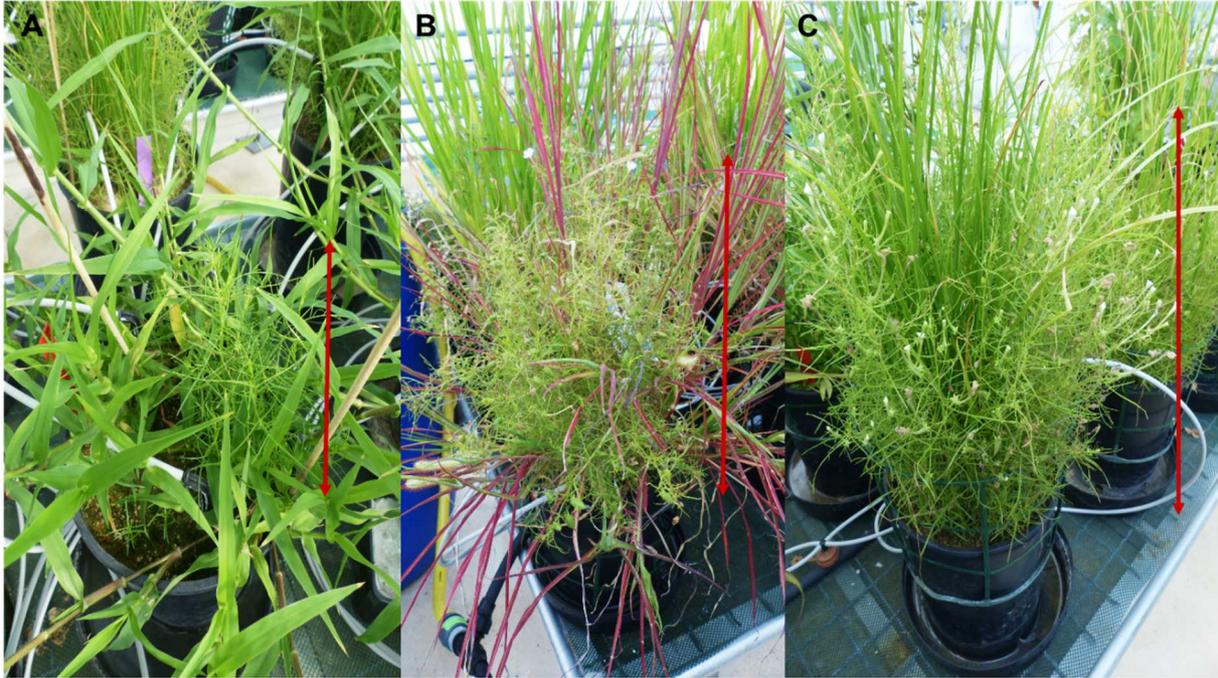


Planche III-4. Comparaison de la croissance de *R. fistulosa* (flèches rouges) sur *A. zizanioides* (A), *S. pumila* (B) et *C. pustulatus* (C).

Contrairement aux espèces adventices, il y a eu très peu de levée de *R. fistulosa* et peu de floraison/fructification sur la corète potagère, *C. olitorius* (Planche III-6A). D'autre part, la levée a été quasiment nulle sur le gombo, *A. esculentus* (Planche III-6B). Les graines de la grande morelle (*S. macrocarpon*) n'ayant pas germé, il n'a pas été possible de déterminer la levée et le développement du parasite sur cette culture.

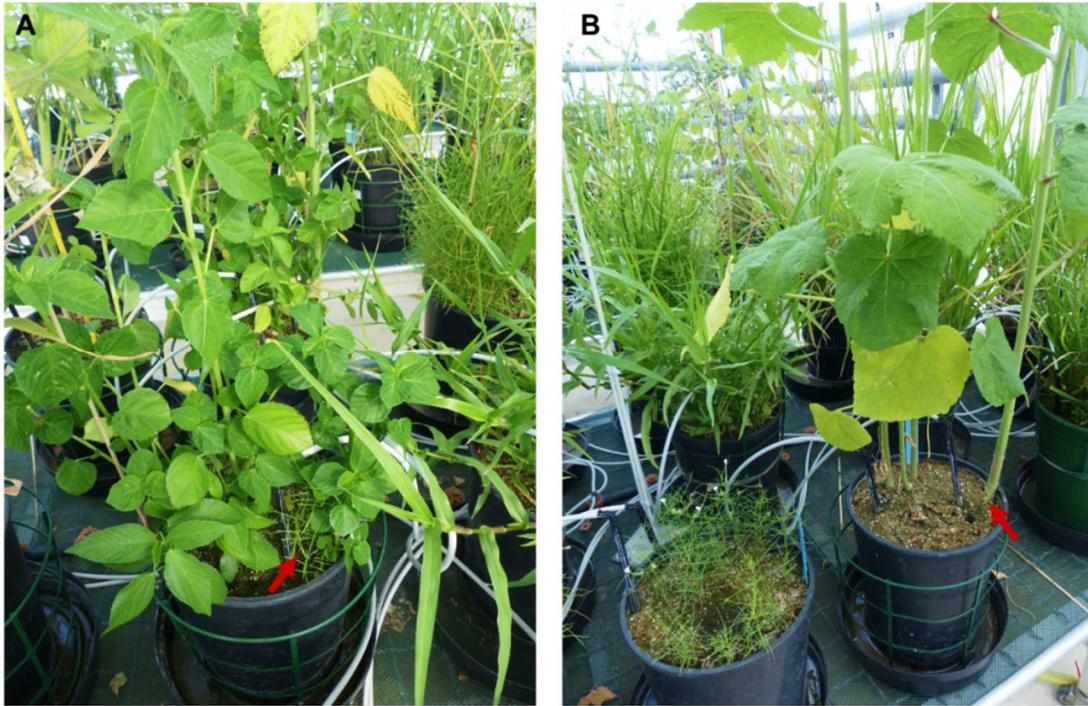


Planche III-6. Développement de *R. fistulosa* (flèches rouges) sur *C. olitorius* (A) et *A. esculentus* (B).

### III-5.3.2. Etablissement de connexions racinaires entre *R. fistulosa* et des plantes hôtes potentielles

Les connexions racinaires entre *R. fistulosa* et toutes les espèces adventices montrent de nombreuses et larges haustoria dans un amas et un entremêlement intrinsèque de racines adventives tandis que sur la corète potagère, il y a eu très peu de connexions racinaires (Planche III-7 et Planche III-8).

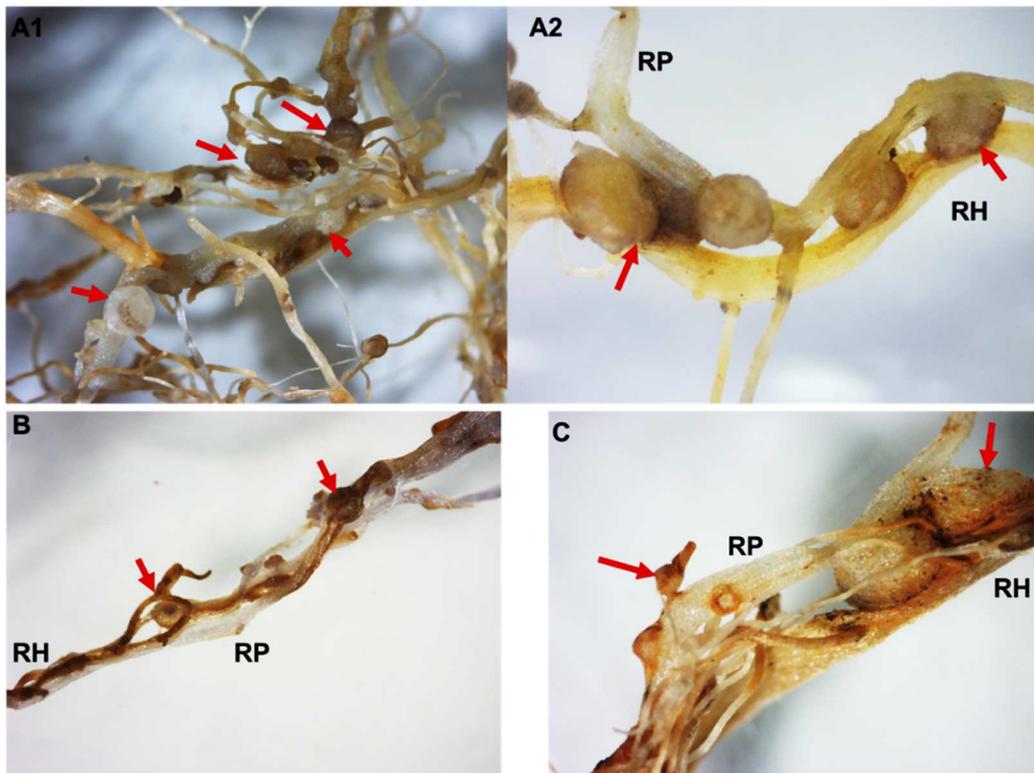


Planche III-7. Formation d'haustoria (flèches rouges) entre les racines de *R. fistulosa* (RP) sur celles de ses hôtes (RH). A. *zizanioides* (A1, multiples haustoria et A2 détail), C. *olitorius* (B, très peu d'haustoria) et P. *subalbidum* (C).

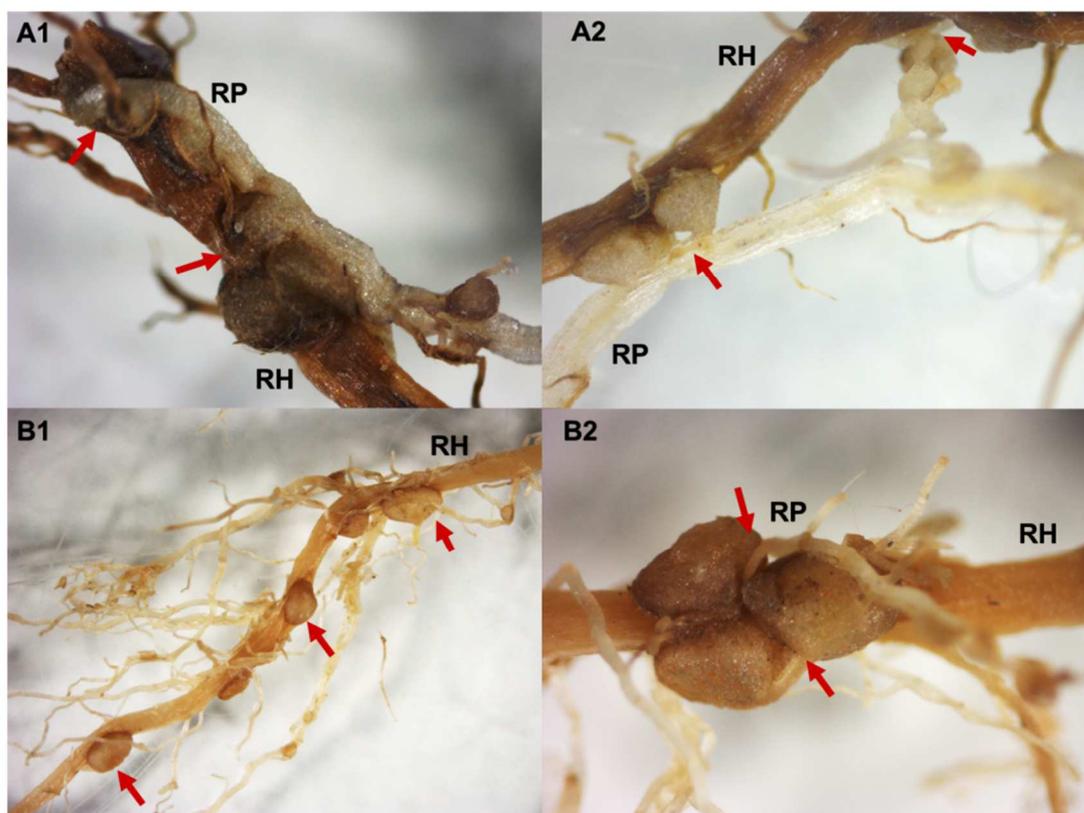


Planche III-8. Formation d'haustoria (flèches rouges) entre les racines de *R. fistulosa* (RP) sur celles de ses hôtes (RH). *C. pustulatus* (A1, un amas d'haustoria et A2 des haustoria le long des deux racines RH-RP) et *S. pumila* (B1, haustoria le long de la racine hôte et B2, imbrication de 3 haustoria entre une racine de l'hôte et des racines du parasite).

#### III-5.4. Discussion

La prospection de terrain a montré que *R. fistulosa* pouvait se développer en absence du riz et que son infestation pouvait être disséminée par les animaux en pâture dans ou le long des champs infestés. Rodenburg *et al.* (2015a) ont aussi identifié le bétail, par le biais de leurs crottes et sabots, comme agent de dispersion des graines de *R. fistulosa*. D'autre part, *R. fistulosa*, étant une plante parasite facultative et espèce généraliste, germe et se reproduit aussi bien en absence qu'en présence de ses hôtes. Ainsi, il germe dès les premières pluies, se développe et se reproduit même en l'absence du riz, sur des parcelles qui viennent d'être abandonnées et sur des parcelles labourées mais non encore semées par manque de temps. Cependant, cette aptitude pourrait justement être exploitée pour lutter contre ce parasite. En effet, en décalant le semis du riz et en procédant à un second labour avant de semer, cela permettra de diminuer progressivement le stock semencier du parasite dans le sol. Si de plus, cette gestion était couplée à l'arrachage ou au sarclage régulier des plantules levées avant leur floraison/fructification, il est évident qu'à long terme, cela contribuera à lutter durablement contre l'infestation de *R. fistulosa*.

Il n'existe jusqu'alors aucune étude complète sur la gamme des hôtes potentiels de *R. fistulosa* aussi bien parmi les cultures non céréalières que parmi les plantes adventices des hôtes cultivées déjà identifiées. La prospection et l'expérimentation de co-culture en serre ont montré que les plantes adventices du riz étaient des hôtes potentiels de *R. fistulosa*. Plus particulièrement, vu le développement, la reproduction et l'établissement de nombreuses haustoria par *R. fistulosa* sur *A. zizanioides*, *C. pustulatus* et *S. pumila*, il est très probable que ces adventices servent d'hôtes intermédiaires à *R. fistulosa* en absence ou même en présence du riz, quand les racines de ces adventices sont proches de celles du parasite. Etant donné que le cycle de développement du parasite semble s'accorder sur celui

de son hôte, il est primordial d'entreprendre une étude plus poussée sur le développement de *R. fistulosa* sur les espèces adventices qui posent un problème majeur en riziculture. Cela permettra, connaissant le cycle de vie de ces adventices, de déterminer la dynamique d'infestation des parcelles rizicoles par *R. fistulosa* et d'établir une stratégie de lutte intégrée et de gestion du stock semencier des parcelles à forte infestation. Le développement, l'établissement de connexions racinaires et la reproduction de

*Rhamphicarpa fistulosa* semblent être très limités sur les plantes maraîchères en, l'occurrence la corète potagère et plus particulièrement le gombo. Cette faible performance a également été constatée sur le soja (voir au paragraphe III-4, *Influence of the host-parasite interaction on the growth and reproductive traits the parasitic plant Rhamphicarpa fistulosa and its host plants*). Ces plantes maraîchères sont souvent cultivées en fin de saison pluvieuse sur les parcelles rizicoles de bas-fonds.

### **III-5.5. Conclusion**

*Rhamphicarpa fistulosa* est une plante parasite facultative et donc peut se développer en absence de toute culture hôte. Cependant, cette étude exploratoire montre qu'en absence des cultures hôtes, les plantes adventices pourraient servir et servent probablement d'hôtes intermédiaires, avec divers degrés de stimulation de la croissance et des performances reproductives du parasite. De plus, le cycle biologique du parasite semble s'accorder sur celui de son hôte. Ces premiers résultats sur les plantes adventices hôtes de *R. fistulosa* nécessitent d'autres expérimentations plus fines aussi bien en milieu réel qu'en conditions contrôlées afin d'identifier le rôle des adventices dans la dynamique d'infestation et l'extension du parasitisme de *R. fistulosa*, du moins en riziculture de bas-fond.

## **CONCLUSIONS & PERSPECTIVES**

## 1. Rappel du contexte et des objectifs de notre étude

Les plantes parasites causent d'importants dégâts sur les principales cultures d'importance alimentaire et économique à travers les zones de l'Afrique tropicale. En riziculture, les trois espèces majeures sont *Striga hermonthica*, *S. asiatica* et *Rhamphicarpa fistulosa* qui peuvent causer des pertes de rendement allant jusqu'à 25 % de la totalité des pertes occasionnées par les plantes adventices. De ces trois espèces, *R. fistulosa* est la moins connue pour 3 principales raisons : i) elle n'a été qu'une plante parasite mineure jusqu'au début du XX<sup>ème</sup> siècle ; ii) les paysans la confondent nommément, souvent avec les espèces du genre *Striga*, ce qui ne permet pas de mettre très tôt en évidence l'infestation des parcelles cultivées ; et iii) la morphologie de la plante la rend presque inaperçue avant que les effets du parasitisme ne soient visibles sur la plante du riz.

Actuellement, l'infestation des parcelles de riz par *R. fistulosa* est en train de prendre de l'ampleur principalement à cause de l'extension de la riziculture aux zones de bas-fonds et zones à hydromorphie permanente ou temporaire qui constituent l'habitat naturel du parasite. En effet, de récentes études montrent que *R. fistulosa* s'adapte de façon remarquable à la culture de riz, même si elle est également signalée sur d'autres cultures comme le maïs, le mil et le sorgho.

Face à ces évolutions, aucune étude scientifique n'a encore été menée au Togo pour identifier la répartition et l'ampleur de l'infestation des bas-fonds rizicoles par *R. fistulosa* afin de concevoir et de mettre en place *in fine* les stratégies pour contrôler efficacement *R. fistulosa* en milieu paysan. Notre étude a été donc conduite avec comme principaux objectifs : i) la caractérisation socio-agronomique des bas-fonds rizicoles, l'identification de l'état d'infestation de ces bas-fonds par *R. fistulosa* et l'analyse des facteurs pédoclimatiques influençant conjointement les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* et la composition de la flore adventice des bas-fonds, ii) l'étude des interactions hôte-parasite entre *R. fistulosa* et différentes plantes hôtes ou potentiellement hôtes, et iii) la caractérisation de la diversité génétique des populations de *R. fistulosa* retrouvées au Togo.

## 2. Les principaux résultats obtenus

### *Infestation de R. fistulosa à l'échelle de la Région des Savanes au nord du Togo : niveaux d'infestation et caractérisations socio-agronomique et environnementale*

L'état et le degré d'infestation des principaux bas-fonds ont été évalués à la suite de deux années de prospections de terrain conduites sur 66 parcelles de riz choisies grâce à leur accessibilité, leur importance en termes de superficie et la probabilité que les sites choisis soient infestés par *R. fistulosa*. Les caractéristiques socio-agronomiques des bas-fonds rizicoles ont été précisées. La présence et l'abondance de *R. fistulosa* ont été notées dans chaque parcelle de bas-fond. Un inventaire des adventices a également été effectué et leur abondance quantifiée. Ces données ont été analysées au moyen d'analyses descriptives et de méthodes d'ordination.

40 % des 66 bas-fonds étaient infestés avec un niveau d'infestation moyen à fort de *R. fistulosa* tandis que 32 % et 24 % étaient respectivement infestés avec un niveau faible à zéro (i.e. absence) d'infestation de *R. fistulosa*. Par ailleurs, une zonation particulière des niveaux d'infestation a été identifiée ainsi que des facteurs interagissant pour générer la distribution et les niveaux d'infestation rencontrés dans les Savanes. Dans un premier temps, nous avons montré que les sols sableux favorisaient l'infestation. En effet, les sols de l'extrême nord de la région où se retrouvent les plus fortes infestations sont majoritairement sableux avec très peu de matière organique et de nutriments, alors que les zones au sud de la région étaient généralement moins infestées et caractérisées par des sols plutôt argilo-limoneux et avec une contenance en élément nutritifs et en matière organique plus élevée que la moyenne des échantillons. Suite aux résultats obtenus nous avons pu émettre l'hypothèse que la forte densité de

population dans les localités du nord par rapport au sud créait très probablement une forte pression sur les terres qui conduit à leur dégradation et leur appauvrissement et qui favoriserait également l'infestation. Par ailleurs, le nord de la région serait aussi défavorisé par une faible pluviosité, créant des conditions climatiques contrastées favorables au développement des plantes parasites ; à l'inverse les localités du sud de la région bénéficie d'une meilleure pluviosité ainsi que de la présence d'un réseau hydrographique plus développé qui crée de vastes zones inondables peu favorables au développement du parasite (voir Annexe 6). Un autre facteur qui influencerait l'infestation est la proximité avec le Burkina-Faso où l'infestation de *R. fistulosa* a été rapportée depuis 1995. En effet, selon nos enquêtes, des échanges de semences s'effectuent souvent entre les paysans riverains des deux pays, qui pourraient constituer une source de contamination des parcelles saines. De plus, cette zone est également exposée à la transhumance transfrontalière de troupeaux de bœufs qui en pâturant dans les parcelles infestées pourraient propager les graines du parasite par le biais de leur sabots ou de leur déjections. Le cas de la préfecture de Kpendjal (Est de la région), qui est pourtant proche du Bénin où *R. fistulosa* a également été rapporté depuis 2003, est atypique car sur les deux années de prospection de terrain, seulement deux bas-fonds infestés ont été identifiés dans cette zone et de plus ces bas-fonds se trouvaient proches au sud des bas-fonds infestés de la préfecture de Tone (où les plus fortes infestations ont été recensées). L'explication vient probablement de la barrière physique que constitue le réseau hydrographique dense dans les zones du sud-est et qui freinerait la propagation de l'infestation par les activités agricoles (échanges de semences et de matériels agricoles). En plus de cette barrière, les monts Bombouaka constituent également une barrière physique probable à la dissémination de l'infestation vers les régions centre et sud du Togo car les niveaux d'infestation sont plus importants au nord qu'au sud de cette zone montagneuse.

Finalement, nos résultats de prospection et la littérature montrent que *R. fistulosa* est rarement trouvé dans les parcelles de riz irrigué et moins encore dans le riz de plateau pluvial, suggérant qu'une gestion efficace du plan d'eau dans les parcelles rizicoles pourrait contribuer à diminuer son impact. En effet, il a été montré que l'installation d'ouvrages de gestion de l'eau comme les digues et diguettes et des travaux de nivellement des parcelles avant le semis du riz favorisent le développement compétitif du riz vis-à-vis des plantes adventices en général.

***Il existe une relation entre les variables pédoclimatiques, la composition de la flore adventice des parcelles rizicoles et leurs niveaux d'infestation par R. fistulosa***

Les variables pédoclimatiques qui expliquent la distribution des niveaux d'infestation de *R. fistulosa* sont aussi des gradients de structuration de la communauté dans laquelle elle vit. D'autre part, il a été trouvé une concordance entre la structure de cette communauté et les différents niveaux d'infestation de *R. fistulosa*. Si les gradients du milieu qui structurent la composition de la flore adventice du riz permettent également de définir/prévoir l'infestation d'un bas-fond ou plus localement d'une parcelle, alors l'étude plus fine de ces facteurs et de la flore adventice dans les bas-fonds/parcelles de *R. fistulosa* devrait permettre de surveiller/prédire l'infestation de *R. fistulosa*. De même si une certaine communauté adventice était un indicateur d'un niveau d'infestation particulier de *R. fistulosa*, connaître la composition de différentes communautés adventices avec différents niveaux d'infestation permettrait de prédire la colonisation de nouveaux espaces par *R. fistulosa* (i.e. son extension).

Cependant, même si nos analyses statistiques suggèrent un lien entre la composition de la flore et les niveaux d'infestation de *R. fistulosa*, il n'est pas possible dans le cadre de la présente étude de différencier l'effet des gradients environnementaux conjointement sur la flore adventice et les niveaux d'infestation de *R. fistulosa*, de l'effet de la pression biotique de *R. fistulosa* sur la structure de la communauté du fait du parasitisme de certaines espèces adventices. Des espèces indicatrices de niveaux d'infestation particuliers de *R. fistulosa* ont été statistiquement identifiées (Annexe 3) et des espèces

adventices (appartenant à la famille des Poaceae et des Cyperaceae qui sont les familles botaniques les plus représentées dans les bas-fonds rizicoles), ont été identifiées comme hôtes potentiels de *R. fistulosa*. Ces différentes espèces potentiellement hôtes ou indicatrices de niveaux d'infestations de *R. fistulosa* pourraient servir de base à une étude expérimentale en milieu naturel ou en conditions contrôlées pour identifier les facteurs du milieu favorables/défavorables à l'établissement et à la conquête de nouveaux espaces de vie par *R. fistulosa*.

#### **Une explicitation du cycle biologique de *R. fistulosa* sur ses différents hôtes**

Des expérimentations de co-culture *in vitro* et en serre ont permis de préciser quelques traits du cycle de *R. fistulosa* sur ses hôtes. La présence d'un hôte et la qualité de l'hôte impactent toutes les étapes du cycle biologique, i.e. de la germination jusqu'au développement des plantules et leur reproduction. Le cycle du parasite semble s'accorder sur celui de l'hôte, le parasite se développant mieux et se reproduisant plus tôt sur le riz et la tomate que sur le soja ou en absence d'un hôte (voir Figure ci-dessous). En serre, les premières plantules ont émergé presque le même jour dans tous les pots, quel que soit l'hôte parasité. Par contre, le nombre maximal de feuilles produites, la hauteur à la floraison, à la fructification et la hauteur totale des plants, ainsi que les biomasses végétatives et racinaires étaient significativement plus importantes sur le riz et la tomate que sur le soja ou en absence d'un hôte. De même, le nombre total de fleurs et de fruits produits était plus important sur le riz et la tomate que sur le soja et en absence d'un hôte. Ces résultats confirment le statut du riz comme hôte préféré de *R. fistulosa*, car le riz a favorisé tous les traits fonctionnels du parasite, les éléments d'explication pouvant être les suivants :

- Une adaptation du parasite aux conditions environnementales qui prévalent dans les zones de bas-fonds où le riz constitue la plante majoritairement cultivée ;
- L'existence d'une étroite corrélation entre le cycle de développement du riz et du parasite, au travers d'une reconnaissance des stimulants hormonaux exsudés par cette plante hôte ;
- Le riz tout comme la tomate ne seraient pas capables de mettre en place des mécanismes de défenses adaptés pour limiter l'accès de leur système vasculaire au parasite, ce qui permettrait au parasite de détourner en un temps très rapide une grande quantité de nutriments à son profit permettant son développement rapide, la production d'une importante biomasse et par la suite une production conséquente de fruits ;
- Les études ont été conduites à partir de graines récoltées dans des parcelles de riz, donc, des populations probablement spécifiques au riz. La tomate, plante de maraîchage également établie en contre saison sur certaines parcelles rizicoles, s'est également montrée très favorable au développement végétatif et à la reproduction du parasite. Il semblerait donc que le parasite s'adapte à de nouvelles espèces hôtes établies dans son milieu de prédilection ;
- Une facilité du parasite à parasiter le système racinaire d'une certaine catégorie d'hôte par rapport à d'autres hôtes. Plusieurs auteurs travaillant avec la plante parasite facultative *Rhinanthus minor* avaient en effet montré que l'architecture du système racinaire des Poaceae favorisait leur parasitisme par les plantes hémiparasites (Press et Phoenix 2005 ; Westbury 2004). Ces auteurs avaient également suggéré qu'en dehors des Poaceae, les Leguminosae étaient des hôtes préférés à cause de leur capacité de fixation de l'azote atmosphérique.

Cependant, contrairement à *R. minor*, le soja qui est une Leguminosae ne semble pas favoriser le développement et la reproduction de *R. fistulosa*. Ainsi, quoique *R. fistulosa* soit un parasite avec une gamme d'hôte variée, son développement et sa reproduction ne sont pas forcément identiques ni performants sur toutes les espèces d'hôte. Dans l'état actuel de nos connaissances, il ne nous est pas

possible d'affirmer avec certitude si la préférence des céréales en l'occurrence le riz et le succès du parasite sur la tomate était lié à la qualité ou à la quantité de leurs exsudats racinaires où plutôt à une reconnaissance de sites spécifiques de fixation et de développement des haustoria ou encore du fait de la proximité au niveau de l'appartenance phylogénétique des hôtes.

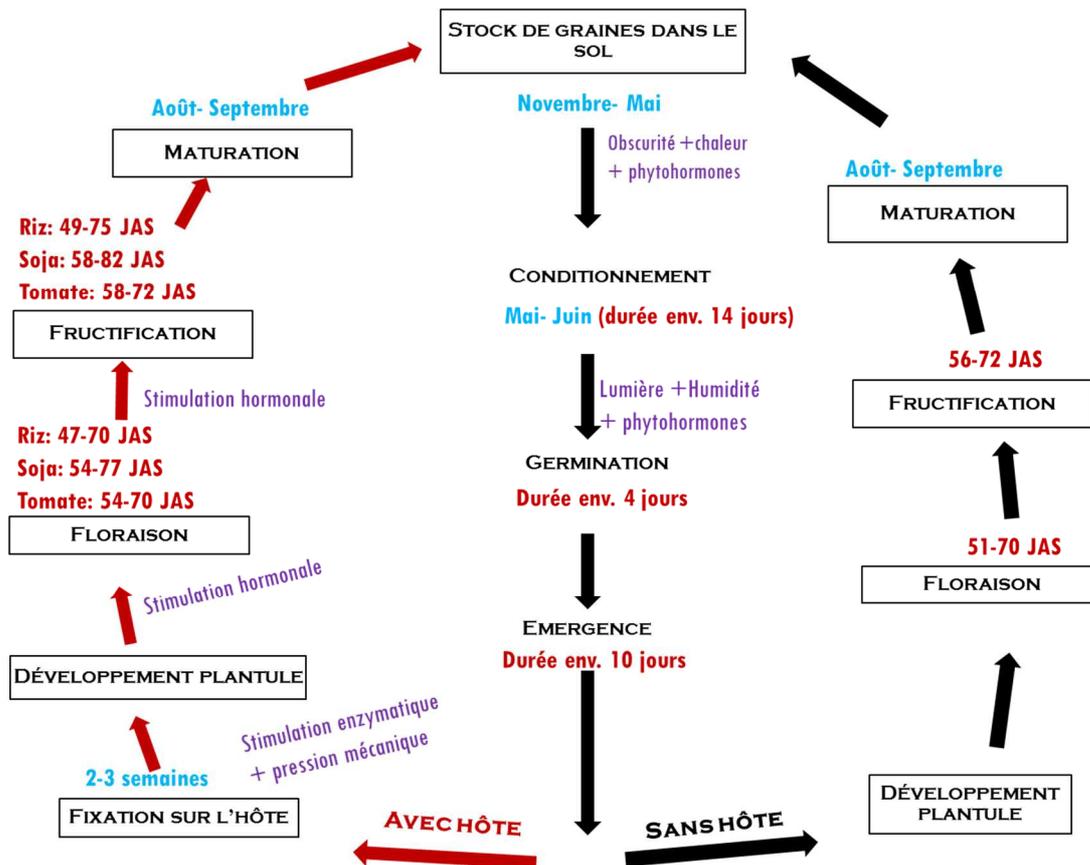


Schéma des principaux stades de développement de *R. fistulosa* en absence/présence de différentes plantes hôtes, en milieu naturel et en conditions contrôlées. La durée approximative de chaque stade, dans nos conditions expérimentales (caractères en rouge) ou en milieu réel (caractères en bleu), est représentée, ainsi que les facteurs environnementaux, chimiques ou hormonaux qui stimulent ces différents stades (caractères en violet). Les durées obtenues dans nos conditions expérimentales sont indiquées en nombre de jours après semis (JAS), i.e. en nombre de jours après le début des essais.

Par ailleurs, nous avons également montré que la germination des graines de *R. fistulosa* étaient stimulée par la présence de graines de plantes hôtes ou potentiellement hôtes. Plus explicitement, la présence de graines de plantes cultivées (par ordre d'effet significatif, riz, mil, sorgho, tomate et soja) a induit un meilleur taux de germination, tandis que les graines d'espèces adventices (par ordre d'effet significatif, *Cyperus pustulatus* et *Setaria pumila*, *Echinochloa colona* et *Melochia corchorifolia*), ont moins stimulé la germination mais ont quand bien même induit un meilleur taux de germination comparé aux graines du parasite mises à germer sans graines de plantes hôte.

D'autre part, nous avons conduit des essais de durée et de levée de dormance des graines de *R. fistulosa* en comparant la germination de graines nouvellement récoltées (2 à 3 mois après récolte) à celle de graines plus âgées (24 mois après récolte) mise à germer à la lumière en présence d'une graine de la plante hôte riz, après ou non une période de pré-conditionnement de 14 jours à l'obscurité. Les résultats ont montré que les graines mises à germer en présence d'une graine du riz, de même que les

graines pré-conditionnées à l'obscurité, germaient beaucoup mieux par rapport aux graines mises à germer seules et sans pré-conditionnement. Une fois de plus, la présence d'une graine de plante hôte a favorisé la germination donc la levée de dormance, aussi bien des graines de *R. fistulosa* nouvellement récoltées que celles qui étaient plus âgées.

Enfin, des tests conduits sur les graines dormantes avec des phytohormones telles que l'acide gibbérellique (GA<sub>3</sub>) et le GR24 ont montré que ces hormones et plus particulièrement le GA<sub>3</sub> pouvaient stimuler significativement la germination des graines dormantes de *R. fistulosa*. Les mécanismes de levée de dormance des graines de *R. fistulosa* ne sont pas répertoriés dans la littérature, tandis que pour la germination des graines, des travaux récents ont reporté l'absence d'effet des exsudats racinaires de plusieurs variétés de riz sur la germination des graines de *R. fistulosa*, ce qui n'est pas en accord avec nos résultats qui montrent la stimulation de la germination des graines de *R. fistulosa* par la présence de graines de plantes hôtes. L'explication probable de cette contradictoire serait qu'en dehors des exsudats racinaires, les plantes en général et les plantes parasites en particulier réagissent aussi à d'autres stimulus de l'environnement. Nos travaux permettent tout de même d'attirer l'attention sur le rôle potentiel des stimulants chimiques ou hormonaux exsudés par les plantes hôtes sur la germination de plantes parasites facultatives cultivées. Il serait donc intéressant de poursuivre ces travaux avec d'autres populations du parasite afin de confirmer ou infirmer les résultats que nous avons obtenus.

### 3. Les points forts de notre étude

- Une carte des niveaux d'infestation des bas-fonds de la Région des savanes a été dressée. Elle servira donc de référence pour les études à venir aussi bien pour le suivi de l'extension de l'infestation que pour le développement et la vulgarisation de stratégies de lutttes adaptées à chaque situation d'infestation ;
- Les principaux facteurs du milieu naturel qui favorisent l'infestation ont été identifiés, à savoir la texture du sol ainsi que la situation géographique (considérée comme proxy du climat). Cela permettra également de proposer ultérieurement des méthodes de lutte appropriées pour chaque zone d'infestation ;
- Les pratiques culturales et itinéraires techniques mis en œuvre dans les bas-fonds infestés ont été identifiés. Ces connaissances constituent un acquis important pour la mise en place de stratégies de gestion adaptées et susceptibles d'être adoptées par les paysans concernés par le problème de l'infestation ;
- Les gradients qui structurent conjointement la composition de la flore adventice des parcelles rizicoles et les niveaux d'infestation de *R. fistulosa* ont été mis en évidence. Des plantes adventices appartenant à la famille des Poaceae et des Cyperaceae, ont été identifiées comme hôtes potentiels de *R. fistulosa*. En se basant sur ces résultats, des expérimentations pourront être mises en place pour identifier en présence ou en absence du riz, les situations environnementales qui déterminent plantes adventices qui favorisent ou défavorisent l'infestation par *R. fistulosa* ;
- Les différents stades de développement du cycle de vie de *R. fistulosa* ont été précisés. Tous les stades du cycle de développement du parasite à savoir la germination, le développement et la reproduction semblent être influencés par la présence d'un hôte et dépendraient également de l'espèce hôte. Plus intéressant encore, le soja est une culture qui pourrait être utilisée en rotation avec le riz (quand les conditions hydriques des parcelles le permettent) pour diminuer le stock semencier de *R. fistulosa* dans les parcelles rizicoles. De plus, cette culture permettrait de suppléer la très faible fertilité de ces parcelles et par conséquent induire une meilleure compétitivité de la culture du riz vis-à-vis du parasitisme de *R. fistulosa* ;

- Enfin plus de précision a été apportée concernant la durée de dormance, les facteurs environnementaux (pré-conditionnement à l'obscurité, puis mise en germination en présence de la lumière et de l'humidité) et les mécanismes hormonaux (présence de graines d'un hôte, et stimulation par des phytohormones secrétées par la plante hôte) qui permettaient de lever précocement la dormance d'une fraction des graines dormantes. Ces résultats sont intéressants du point de vue de la prise en compte de l'impact que pourraient induire les changements climatiques au niveau de la précocité et de la virulence de cette plante parasite qui, comme d'autres, semble s'adapter plus facilement aux conditions changeantes du milieu que ne le font les plantes cultivées autotrophes.

#### 4. Les points faibles de notre étude

- Notre souhait a été de considérer dans l'étude prospective toute la situation géographique de la Région des Savanes. De ce fait, il n'a pas été matériellement possible de conduire une étude fine à une échelle plus réduite (à l'échelle d'un seul bas-fond par exemple) du niveau d'infestation en lien avec les caractéristiques morpho-pédologiques ou topographiques rencontrées au niveau de chaque bas-fond. En raison de la taille de la zone d'étude, la méthode de classification des niveaux d'infestation que nous avons utilisée est plus basée sur une estimation visuelle qualitative (3 niveaux d'infestation) que quantitative (comptage dans des carrés de densité du nombre réel de plants du parasite). La limite de la méthode de collecte de données est apparue flagrante lors du traitement statistiques des données ;
- Le type d'échantillonnage adopté a induit un biais dans la collecte des données car nous avons donné plus de poids aux sites où l'infestation de *R. fistulosa* avait été mentionnée, ce qui ne nous a pas permis de faire à la fin une analyse plus fine et plus dégagée des facteurs qui favorisent réellement ou non les différents niveaux d'infestations de *R. fistulosa* rencontré ;
- Lors de l'étude du cycle de *R. fistulosa* sur ses hôtes, nous avons privilégié la comparaison des principaux stades de développement du parasite (germination, émergence, croissance et reproduction) sur différentes plantes hôtes ou potentiellement hôtes. Aussi l'impact du parasitisme sur la culture hôte n'a pas été abordé très finement (par ex. impact au niveau de chaque compartiment de la plante hôte et impact au niveau de sa capacité de photosynthèse). Nous avons également mis en place des études au champ au Togo, pour chiffrer l'impact du parasite en terme de perte de rendement, malheureusement la distance ne nous a pas permis de les suivre et de les mener jusqu'à terme ;
- Un de nos objectifs initiaux était d'étudier la diversité génétique des populations de *R. fistulosa* rencontrées au nord du Togo afin de déterminer les flux de gènes intra et inter-populations et la dispersion des populations à l'échelle de la Région des Savanes. Pour ce faire, nous avons collecté différentes populations issues de 15 de l'ensemble des bas-fonds prospectés (voir Annexe 7), et nous avons prévu de développer et d'utiliser des marqueurs microsatellites qui devraient nous permettre d'étudier la structure et la diversité génétique de nos populations. En effet, plusieurs études ont montré que ces marqueurs étaient plus pertinents car ce sont des marqueurs co-dominants permettant de travailler sur des plantes hétérozygotes, et plus aptes à révéler un polymorphisme important, deux fois supérieur aux marqueurs RFLP par exemple ; par ailleurs ils ont une très bonne reproductibilité et sont automatisables. Nous avons ainsi utilisé diverses méthodes pour l'extraction de l'ADN de quelques échantillons de nos populations, à savoir avec des kits commerciaux (Qiagen DNeasy Plant Mini Kit, et le Wizard Genomic DNA Purification Kit) et en nous basant aussi sur le protocole d'extraction de l'ADN pour les espèces récalcitrantes (voir Healy *et al.* 2014). Aucune de ces trois méthodes ne nous a malheureusement permis d'obtenir une quantité suffisante d'ADN nécessaire pour le séquençage, rendant cet objectif irréalisable en l'état.

## 5. Les perspectives envisagées

- Notre étude a identifié le soja, mais aussi quelques cultures maraîchères comme cultures potentiellement non hôtes ou pauvres hôtes pour *R. fistulosa*. Il est indispensable de poursuivre les investigations aussi bien au champ qu'en conditions contrôlées afin de confirmer ou infirmer ces résultats préliminaires, et d'élaborer des stratégies de lutte avec ces espèces si elles s'avéraient être défavorables au parasitisme de *R. fistulosa* ;
- Des travaux récents ont identifié un certain nombre de variétés de riz de bas-fonds tolérantes ou résistantes vis-à-vis de *R. fistulosa*. Au nord du Togo, seules quelques variétés de riz spécifiques sont adoptées par la majorité des producteurs. Il serait intéressant de mettre en place une expérimentation de criblage variétal sur plusieurs bas-fonds sous la forme de « champ-école » afin de mesurer la tolérance et/ou résistance, mais aussi la rentabilité économique de ces variétés ;
- En considérant les résultats de l'impact du type de sol sur l'infestation de *R. fistulosa*, il serait intéressant d'étudier sur plusieurs bas-fonds caractérisés par des types de sols et des niveaux d'infestations différents, la rentabilité économique de la fertilisation minérale avec des doses différentes et de la fertilisation organique comme moyens de lutte ;
- En dehors des deux pistes évoquées précédemment, il pourrait être intéressant de comparer le désherbage chimique (en utilisant des herbicides de prélevée et de post-levée) et le sarclage manuel pour leur efficacité à lutter contre *R. fistulosa* et la rentabilité économique de ces stratégies de lutte ;
- Plus de 80 % des bas-fonds prospectés sont aujourd'hui infestés par *R. fistulosa* avec des niveaux d'infestation très élevés surtout dans l'extrême nord de la Région des Savanes. Il sera donc nécessaire de mettre en place à terme, avec les financements adéquats et les appuis des services publics et privés compétents, un dispositif de suivi des parcelles et des échanges de semences entre les paysans de cette zone et ceux des zones saines ou moins infestées afin de contrôler et de limiter l'extension du parasitisme à d'autres zones plus saines ou son aggravation ;
- Il sera également indispensable d'élaborer des propositions à l'endroit des acteurs privés et publics de développement dans la zone, les incitant à inclure systématiquement l'aménagement des bas-fonds dans les projets de développement de la riziculture dans la Région des savanes. La revue bibliographique et nos prospections montrent que *R. fistulosa* se développe plus dans les zones humides mais exondées et moins dans les zones à hydromorphie permanente. Aussi, la gestion du plan d'eau dans les parcelles de riz, notamment par la mise en place d'ouvrages de retenue, pourrait permettre, non seulement de contrôler la germination et le développement de *R. fistulosa*, mais aussi de limiter la dissémination des graines du parasite d'une parcelle à une autre, et de faire en sorte que la culture du riz soit plus compétitive vis-à-vis des autres plantes adventices ;
- La prospection des autres bas-fonds de la Région des Savanes, ainsi que ceux des autres régions les plus proches devra être poursuivie pour disposer d'informations sur la colonisation éventuelle de nouveaux habitats par cette plante parasite ;
- Enfin, il est important de continuer les travaux de caractérisation génétique des populations de *R. fistulosa* au Togo. En effet, la réussite d'une action curative ou préventive contre une espèce quelconque réside dans la connaissance de son environnement écologique mais aussi de son adaptation génétique aux conditions du milieu de prédilection et tout cela n'est possible qu'à travers l'étude des populations du parasite pour identifier son origine, les caractéristiques de colonisation de nouveaux espaces et la direction de propagation de ce parasite.

## 6. En guise de Conclusion Générale

Finally, our study has brought a new insight in what concerns the description of the distribution area of *R. fistulosa* which, up to now, seems to be confined only to the extreme north of the country. This parasite has never been found in the center or south of the country, which results either from a lack of more extensive prospection, or from an adaptation to the cultures and climates of the north-Togo zone, and possibly from a limitation of dispersion by physical barriers or by a spatial discontinuity in the distribution of hosts.

Our results have confirmed that the infestation of *R. fistulosa* was linked to soil poverty and that there is a zonation in the distribution of the infestation which could be due to factors such as demography, rainfall, the exchange of contaminated seeds between farmers and the dissemination of parasite seeds by animals in pasture or transhumance of a parcel infested to another. On the other hand, our study shows that the adventitious plant community of rice also plays a role in the constitution of the seed stock of the parasite in the soil.

Concerning the life traits of the parasite, not only the dormancy duration of parasite seeds is an innate trait acquired by the parasite as a function of the conditions prevailing in its environment of predilection, but this trait evolves constantly with the changes that occur in the environment as for example the presence of a host culture secreting chemical exudates which are perceived by the seeds as a germination signal. Despite the fact that *R. fistulosa* is a facultative hemiparasite, the presence of a suitable host plant seems to result in a better germination capacity, at the same time that the development and reproduction of the parasite are stimulated by the presence of a suitable host plant.

Soybean, having shown resistance mechanisms, not only limited the development of the parasite, but also delayed its reproduction, positioning itself as a potential false host, allowing the emergence of the parasite but limiting its reproduction, and thus being able to serve *in fine* to reduce the seed stock of the parasite in the soil.

Further complementary investigations that will consider populations of different origins of the parasite will be indispensable to confirm or refute the first results obtained in the framework of our study.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

- Abbes, Z., Kharrat, M., Simier, P., Chaïbi, W., 2007. Characterization of resistance to crenate broomrape (*Orobanche crenata*) in a new small-seeded line of Tunisian faba beans. *Phytoprotection* 88, 83–92. doi:10.7202/018953.
- Aboa, K., Kpemoua, K., Dantsey-Barry, H., 2006. Situation de Référence du riz, ITRA-CRAF, Lomép.
- Ahonsi, M.O., Berner, D.K., Emechebe, A.M., Lagoke, S.T., Sanginga, N., 2003. Potential of ethylene-producing pseudomonads in combination with effective N<sub>2</sub>-fixing bradyrhizobial strains as supplements to legume rotation for *Striga hermonthica* control. *Biol. Control* 28, 1–10. doi:10.1016/S1049-9644(03)00051-3.
- Akintayo, I., Cissé, B., Zadji, L.D., Guide pratique de la culture des NERICA de plateau. 2008, 26 p. Centre du riz pour l’Afrique. ISBN: 92 9113 3280. www.warda.cgiar.org/publications/Guide-NERICA%20-plateau-08.pdf.
- Akiyama, K., Matsuzaki, K., Hayashi, H., 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435, 824–827. doi:10.1038/nature03608.
- Akobundu, I.O., Agyakwa, C.W., 1987. A Handbook of West African Weeds. The International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan.
- Ameloot, E., Verheyen, K., Hermy, M., 2005. Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. and its effect on vegetation structure. *Folia Geobot.* 40, 289–310. doi:10.1007/BF02803241.
- Ameloot, E., Verlinden, G., Boeckx, P., Verheyen, K., Hermy, M., 2008. Impact of hemiparasitic *Rhinanthus angustifolius* and *R. minor* on nitrogen availability in grasslands. *Plant Soil* 311, 255–268. doi:10.1007/s11104-008-9640-2.
- Ampong-Nyarko, K., 1996. Weed management in rice in Africa, in: Auld BA, Kim KU, (Eds), *Weed Management in Rice*. FAO, Rome.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Aust. Ecol.* 26, 32–46. doi:10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x.
- Anderson, M.J., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62, 245–253. doi:10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x.
- Anderson, M.J., Walsh, D.C.I., Anderson, J., 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecol. Monogr.* 83, 557–574.
- Anderson, T.M., Dong Y., Mcnaughton S.J., 2006. Nutrient acquisition and physiological responses of dominant Serengeti grasses to variation in soil texture and grazing. *J. Ecol.* 94, 1164–1175.
- Atera, E.A., Itoh, K., Azuma, T., Ishii, T., 2012. Farmers’ perspectives on the biotic constraint of *Striga hermonthica* and its control in western Kenya. *Weed Biol. Manag.* 12, 53–62. doi:10.1111/j.1445-6664.2012.00435.x.
- Babalola, O.O., Sanni, A.I., Odhiambo, G.D., Torto, B., 2007. Plant growth-promoting rhizobacteria do not pose any deleterious effect on cowpea and detectable amounts of ethylene are produced. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 23, 747–752. doi:10.1007/s11274-006-9290-6.
- Balasubramanian, V., Sie, M., Hijmans, R.J., Otsuka, K., 2007. Increasing rice production in Sub-Saharan Africa: Challenges and opportunities. *Adv. Agron.* 94, 55–133. doi:http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113(06)94002-4.
- Bandaranayake, P.C.G., Yoder, J.I., 2013. Haustorium initiation and early development, in: Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), *Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and control strategies*. Springer, pp. 61–74.
- Bao, G., Suetsugu, K., Wang, H., Yao, X., Liu, L., Ou, J., Li, C., 2015. Effects of the hemiparasitic plant *Pedicularis kansuensis* on plant community structure in a degraded grassland. *Ecol. Res.* 30, 507–515. doi:10.1007/s11284-015-1248-4.
- Barralis, G., Chadoeuf R., 1980. Etude de la dynamique d’une communauté adventice : évolution de la flore adventice au cours du cycle végétatif d’une culture. *Weed Research* 20, 231-237.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press San Diego, USA.

- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Sci. Res.* 14, 1–16. doi:10.1079/SSR2003150.
- Becker, M., Johnson, D.E., 1999. Rice yield and productivity gaps in irrigated systems of the forest zone of Côte d'Ivoire. *Field Crop. Res.* 60, 201–208.
- Becker, M., Johnson, D.E., Wopereis, M.C.S., Sow, A., 2003. Rice yield gaps in irrigated systems along an agro-ecological gradient in West Africa. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 166, 61–67. doi:10.1002/jpln.200390013.
- Bennett, J.R., Mathews, S., 2006. Phylogeny of the parasitic plant family Orobanchaceae inferred from phytochrome A. *Am. J. Bot.* 93, 1039–1051.
- Bezançon G. 1993. Le riz cultivé d'origine africaine *Oryza glaberrima* Steud. et les formes sauvages apparentées : diversité, relations génétiques et domestication. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 213 p.
- Botanga, C.J., Timko, M.P., 2006. Phenetic relationships among different races of *Striga gesnerioides* (Willd.) Vatke from West Africa. *Genome* 49, 1351–1365. doi:10.1139/g06-086.
- Bouriquet, G., 1933. Une Scrophulariacée parasite du riz à Madagascar. *Rev. Pathol. Végétale et d'entomologie* 20, 149–151.
- Bouwmeester, H.J., Matusova, R., Zhongkui, S., Beale, M.H., 2003. Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6, 358–364. doi:10.1016/S1369-5266(03)00065-7.
- Bouwmeester, H.J., Roux, C., Lopez-Raez, J.A., Bécard, G., 2007. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends Plant Sci.* 12, 224–230. doi:10.1016/j.tplants.2007.03.009.
- Bruce, T.J.A., Gressel, J., 2013. Changing host specificities: by mutational changes or epigenetic reprogramming?, in: Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), *Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and control strategies*. Springer, pp. 231–241.
- Burnham, K.P., Overton, W.S., 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60, 927–936.
- Cameron, D.D., 2004. A role for differential host resistance to the hemiparasitic angiosperm, *Rhinanthus minor* L. in determining the structure of host plant communities? PhD Thesis, University of Aberdeen, UK.
- Cameron, D.D., Coats, A.M., Seel, W.E., 2006. Differential resistance among host and non-host species underlies the variable success of the hemi-parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Ann. Bot.* 98, 1289–1299. doi:10.1093/aob/mcl218.
- Cameron, D.D., Geniez, J.M., Seel, W.E., Irving, L.J., 2008. Suppression of host photosynthesis by the parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Ann. Bot.* 101, 573–578. doi:10.1093/aob/mcm324.
- Cameron, D.D., Phoenix, G.K., 2013. Ecology of hemiparasitic Orobanchaceae with special reference to their interaction with plant communities, in: Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), *Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and control strategies*. Springer, pp. 287–305.
- Cardoso, C., Ruyter-Spira, C., Bouwmeester, H.J., 2011. Strigolactones and root infestation by plant-parasitic *Striga*, *Orobanche* and *Phelipanche* spp. *Plant Sci.* 180, 414–420. doi:10.1016/j.plantsci.2010.11.007.
- Caton, B., Mortimer, M., Hill, J., Johnson, D., 2010. A practical field guide to weeds of rice in Asia. 2nd ed. International Rice Research Institute, Los Baños.
- Cavaliere, A., Heydari, A., 2010. Stress in plants and crops induced by parasitic weeds, in Pessaraki, M. (Ed.), *Handbook of Plant and Crop Stress*. CRC Press, pp. 735–746. doi:10.1201/b10329-34.
- Chae, S.H., Yoneyama, K., Takeuchi, Y., Joel, D.M., 2004. Fluridone and norflurazon, carotenoid-biosynthesis inhibitors, promote seed conditioning and germination of the holoparasite *Orobanche minor*. *Physiol. Plant.* 120, 328–337. doi:10.1111/j.0031-9317.2004.0243.x.
- Chang, M., Lynn, D.G., 1986. The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms. *J. Chem. Ecol.* 12, 561–579. doi:10.1007/BF01020572.

- Chao, A., 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11, 265–270.
- Chao, A., 1987. Estimating the population size for capture data with unequal catchability. *Biometrics* 43, 783–791.
- Chicouène, D., 2000. Evaluation du peuplement de mauvaises herbes en végétation dans une parcelle : II - protocoles rapides pour un usage courant. *Phytoma* 524, 18–23.
- Cierjacks, A., Pommeranz, M., Schulz, K., Almeida-Cortez, J., 2016. Is crop yield related to weed species diversity and biomass in coconut and banana fields in north-eastern Brazil? *Agric. Ecosyst. Environ.* 220, 175–183. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.006>.
- Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D., Diaz, S., 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *J. Veg. Sci.* 18, 911–920. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2007.tb02607.x.
- Cissé, J., Camara, M., Berner, D.K., Musselman, L., 1996. *Rhamphicarpa fistulosa* (*Scrophulariaceae*) damages rice in Guinea, in Moreno, M.T., Cubero, J.I., Berner, D.K., Joel, D., Musselman, L.J., Parker, C. (Eds.), *Advances in Parasitic Plant Research: 6th Parasitic Weeds Symposium*. Cordoba, pp. 518–520.
- Collart J., Ouassane I., Sylvain J.P., 1985. Notice explicative de la carte géologique à 1/200000, feuille Dapaong, 1ère édition.
- Cochrane, V., Press, M.C., 1997. Geographical distribution and aspects of the ecology of the hemiparasitic angiosperm *Striga asiatica* (L) Kuntze: A herbarium study. *J. Trop. Ecol.* 13, 371–380. doi:10.1017/S0266467400010579.
- Constán-Nava, S., Bonet, A., 2012. Genetic variability modulates the effect of habitat type and environmental conditions on early invasion success of *Ailanthus altissima* in Mediterranean ecosystems. *Biol. Invasions* 14, 2379–2392. doi:10.1007/s10530-012-0236-7.
- Davies, D.M., Graves, J.D., 2000. The impact of phosphorus on interactions of the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its host *Lolium perenne*. *Oecologia* 124, 100–106. doi:10.1007/s004420050029.
- Davies, D.M., Graves, J.D., Elias, C.O., Williams, P.J., 1997. The impact of *Rhinanthus spp.* on sward productivity and composition: Implications for the restoration of species-rich grasslands. *Biol. Conserv.* 82, 87–93. doi:10.1016/S0006-3207(97)00010-4.
- Decler, K., Bonte, D., Van Diggelen, R., 2013. The hemiparasite *Pedicularis palustris*: “Ecosystem engineer” for fen-meadow restoration. *J. Nat. Conserv.* 21, 65–71. doi:10.1016/j.jnc.2012.10.004.
- Deil, U., 2005. A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands - A global perspective. *Phytocoenologia* 35, 533–705. doi:10.1127/0340-269X/2005/0035-0533.
- Demey, A., De Frenne, P., Baeten, L., Verstraeten, G., Hermy, M., Boeckx, P., Verheyen, K., 2015. The effects of hemiparasitic plant removal on community structure and seedling establishment in semi-natural grasslands. *J. Veg. Sci.* 26, 409–420. doi:10.1111/jvs.12262.
- Demont, M., 2013. Reversing urban bias in African rice markets : A review of 19 National Rice Development Strategies. *Glob. Food Sec.* 2, 172–181. doi:10.1016/j.gfs.2013.07.001.
- Diagne, A., Alia, D.Y., Amovin-assagba, E., Wopereis, M.C.S., Saito, K., Nakelse, T., 2013b. Farmer perceptions of the Biophysical constraints to rice production in sub-Saharan Africa, and potential impact of research, in Wopereis, M.C.S., Johnson, D.E., Ahmadi, N., Tollens, E., Jalloh, A. (Eds.), *Realizing Africa’s Rice Promise*. CABI, pp. 46–68.
- Diagne, A., Amovin-assagba, E., Futakuchi, K., Wopereis, M.C.S., 2013a. Estimation of cultivated area, number of farming households and yield for major rice-growing environments, in Wopereis, M.C.S., Johnson, D.E., Ahmadi, N., Tollens, E., Jalloh, A. (Eds.), *Realizing Africa’s Rice Promise*. CABI, pp. 35–45.
- Diallo, S., Johnson, D.E., 1997. Les adventices du riz irrigué au Sahel et leur contrôle, in Miézan, K.M., Wopereis, M.C.S., Dingkuhn, M., Deckers, J., Randolph, T.F. (Eds), *Irrigated Rice in the Sahel: Prospects for Sustainable Development*. WARDA, Dakar.
- Djagni, K.K., 2007. Capacité d’ajustement des exploitations agricoles aux processus de libéralisation de la filière cotonnière au Togo. PhD Thesis, University of Groningen, the Netherlands.

- DSID, 2005. Evolution des superficies, de la production et des rendements des principales cultures vivrières au Togo. Campagnes 1982/83 à 2004/2005. Direction des Statistiques agricoles et de la documentation, Lomé, Togo.
- Dufrène, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345–366.
- Dugje, I.Y., Kamara A.Y., O.L.O., 2008. Influence of farmers' crop management practices on *Striga hermonthica* infestation and grain yield of Maize (*Zea mays* L.) in the Savanna Zones of Northeast Nigeria. *J. Agron.* 7, 33–40.
- Ekeleme, F., Jibrin, J.M., Kamara, A.Y., Oluoch, M., Samndi, A.M., Fagge, A.A., 2014. Assessment of the relationship between soil properties, *Striga hermonthica* infestation and the on-farm yields of maize in the dry Savannas of Nigeria. *Crop Prot.* 66, 90–97. doi:10.1016/j.cropro.2014.09.001.
- Epperlein, L.R.F., Prestele, J.W., Albrecht, H., Kollmann, J., 2014. Reintroduction of a rare arable weed: Competition effects on weed fitness and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.* 188, 57–61. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.011>.
- ESRI 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fay, M.F., Bennett, J.R., Dixon, K.W., Christenhusz, M.J.M., 2010. Parasites, their relationships and the disintegration of Scrophulariaceae sensu lato. *Curtis's Bot. Mag.* 26, 286–313. doi:10.1111/j.1467-8748.2009.01668.x.
- FAO. 2013. FAO Statistical Yearbook. Food and Agriculture Organization of the United Nation, Rome, 307 p.
- FAOSTAT. 2016a. Produire plus avec moins en pratique: Le maïs, le riz et le blé- guide pour une production céréalière durable. Food and Agriculture Organization of the United Nation, Rome, 124 p.
- FAO. 2016b. Rice market monitor. Volume 19, Food and Agriculture Organization of the United Nation, Rome, 44 p.
- Fernández-Aparicio, M., Cimmino, A., Evidente, A., Rubiales, D., 2013. Inhibition of *Orobanche crenata* seed germination and radicle growth by allelochemicals identified in cereals. *J. Agric. Food Chem.* 61, 9797–9803. doi:dx.doi.org/10.1021/jf403738p1.
- Fernández-Aparicio, M., Kisugi, T., Xie, X., Rubiales, D., Yoneyama, K., 2014. Low strigolactone root exudation: a novel mechanism of broomrape (*Orobanche* and *Phelipanche spp.*) resistance available for faba bean breeding. *J. Agric. Food Chem.* 62, 7063–7071. doi:10.1021/jf5027235.
- Fernández-Aparicio, M., Moral, A., Kharrat, M., Rubiales, D., 2012. Resistance against broomrapes (*Orobanche* and *Phelipanche spp.*) in faba bean (*Vicia faba*) based in low induction of broomrape seed germination. *Euphytica* 186, 897–905. doi:10.1007/s10681-012-0686-0.
- Fernández-Aparicio, M., Westwood, J.H., Rubiales, D., 2011. Agronomic, breeding, and biotechnological approaches to parasitic plant management through manipulation of germination stimulant levels in agricultural soils. *Botany* 89, 813–826. doi:10.1139/b11-075.
- Finch-Savage, W.E., Leubner-Metzger, G., 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol.* 171, 501–523. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x.
- Finkelstein, R., Reeves, W., Ariizumi, T., Steber, C., 2008. Molecular aspects of seed dormancy. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 387–415. doi:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092740.
- Fisher, J.P., Phoenix, G.K., Childs, D.Z., Press, M.C., Smith, S.W., Pilkington, M.G., Cameron, D.D., 2013. Parasitic plant litter input: a novel indirect mechanism influencing plant community structure. *New Phytol.* 198, 222–231. doi:10.1111/nph.12144.
- Footitt, S., Douterelo-Soler, I., Clay, H., Finch-Savage, W.E., 2011. Dormancy cycling in *Arabidopsis* seeds is controlled by seasonally distinct hormone-signaling pathways. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 20236–20241. doi:10.1073/pnas.1116325108.
- Franke, A.C., Ellis-Jones, J., Tarawali, G., Schulz, S., Hussaini, M.A., Kureh, I., White, R., Chikoye, D., Douthwaite, B., Oyewole, B.D., Olanrewaju, A.S., 2006. Evaluating and scaling-up integrated *Striga hermonthica* control technologies among farmers in northern Nigeria. *Crop Prot.* 25, 868–878. doi:10.1016/j.cropro.2005.11.014.

- Garris, A.J., Tai, T.H., Coburn, J., Kresovich, S., Mccouch, S., 2005. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics* 169, 1631–1638. doi:10.1534/genetics.104.035642.
- Gbèhounou, G., 1998. Seed ecology of *Striga hermonthica* in the Republic of Bénin: host specificity and control potentials. *Vrije Universiteit*.
- Gbèhounou, G., 2006. Histoire d'une nouvelle peste du riz au Bénin : *Rhamphicarpa fistulosa*. Possibilité de lutte. *Bul. Rech. Agron. Bénin* 54, 1-14.
- Gbèhounou, G., Assigbé, P., 2003. *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth. (Scrophulariaceae): new pest on lowland rice in Benin. Results of a survey and immediate control possibilities. *Ann. Sci. Agron. Bénin* 4, 89–103.
- Gbèhounou, G., Assigbé, P., 2004. A study on germination of seeds of *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth. a new pest of rice., in 4th International Weed Science Conference, Durban.
- Gethi, J.G., Smith, M.E., Mitchell, S.E., Kresovich, S., 2005. Genetic diversity of *Striga hermonthica* and *Striga asiatica* populations in Kenya. *Weed Res.* 45, 64–73. doi:10.1111/j.1365-3180.2004.00432.x.
- Gibot-Leclerc, S., Dessaint, F., Reibel, C., Le Corre, V., 2013. *Phelipanche ramosa* (L.) Pomel populations differ in life-history and infection response to hosts. *Flora* 208, 247–252. doi:10.1016/j.flora.2013.03.007.
- Gibot-Leclerc, S., Sallé, G., Reboud, X., Moreau, D., 2012. What are the traits of *Phelipanche ramosa* (L.) Pomel that contribute to the success of its biological cycle on its host *Brassica napus* L.? *Flora* 207, 512–521. doi:10.1016/j.flora.2012.06.011.
- Gibson, C., Watkinson, A.R., 1992. The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia* 89, 62–68.
- Gibson, C.C., Watkinson, A.R., 1989. The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78, 401–406. doi:10.1007/BF00379116.
- Gibson, C.C., Watkinson, A.R., 1991. Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. *Oecologia* 86, 81–87. doi:10.1007/BF00317393.
- Glé, K.E., 2010. Qualification des produits locaux et indication géographique en Afrique de l'Ouest : cas du riz de Kovié au Togo. Thèse de doctorat. SHOS, ESA, Lomé.
- Gledhill, D., 1970. The vegetation of superficial ironstone hardpans in Sierra Leone. *J. Ecol.* 58, 265–274.
- Gower, J.C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53, 325–338. doi:10.1093/biomet/53.3-4.325.
- Grace, J.B., Anderson, T.M., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Adler, P.B., Harpole, W.S., Hautier, Y., Hillebrand, H., Lind, E.M., Pärtel, M., Bakker, J.D., Buckley, Y.M., Crawley, M.J., Damschen, E.I., Davies, K.F., Fay, P.A., Firn, J., Gruner, D.S., Hector, A., Knops, J.M.H., MacDougall, A.S., Melbourne, B.A., Morgan, J.W., Orrock, J.L., Prober, S.M., Smith, M.D. 2016. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 529, 390-393 doi:10.1038/nature16524.
- Graeber, K., Linkies, A., Steinbrecher, T., Mummenhoff, K., Tarkowská, D., Turečková, V., Ignatz, M., Sperber, K., Voegelé, A., de Jong, H., Urbanová, T., Strnad, M., Leubner-Metzger, G., 2014. DELAY OF GERMINATION 1 mediates a conserved coat-dormancy mechanism for the temperature- and gibberellin-dependent control of seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* E3571–E3580. doi:10.1073/pnas.1403851111.
- Graeber, K., Nakabayashi, K., Miatton, E., Leubner-Metzger, G., Soppe, W.J.J., 2012. Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant, Cell Environ.* 35, 1769–1786. doi:10.1111/j.1365-3040.2012.02542.x.
- Graves, J.D., Wylde, A., Press, M.C., Stewart, G.R., 1990. Growth and carbon allocation in *Pennisetum typhoides* infected with the parasitic angiosperm *Striga hermonthica*. *Plant, Cell Environ.* 13, 367–373.
- GRiSP, 2013. Rice Almanac, 4th edition. International Rice Research Institute, Los Bãnos, p. 1–283.
- Gurney, A.L., Grimanelli, D., Kanampiu, F., Hoisington, D., Scholes, J.D., Press, M.C., 2003. Novel sources of resistance to *Striga hermonthica* in *Tripsacum dactyloides*, a wild relative of maize. *New Phytol.* 160, 557–568. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00904.x.
- Hansen O. J., 1975. The genus *Rhamphicarpa* Benth. emend. Engl. (Scrophulariaceae): a taxonomic revision. *Bot. Tidsskr* 70, 103–125.

- Hautier, Y., Hector, A., Vojtech, E., Purves, D., Turnbull, L.A., 2010. Modelling the growth of parasitic plants. *J. Ecol.* 98, 857–866. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01657.x.
- Healey, A., Furtado, A., Cooper, T., Henry, R.J. 2014. Protocol: a simple method for extracting next-generation sequencing quality genomic DNA from recalcitrant plant species. *Plant Methods* 10, 21. DOI: 10.1186/1746-4811-10-21.
- Heide-Jorgensen, H.S., 2008. Parasitic flowering plants. Brill, Leiden.
- Heide-Jorgensen, H.S., 2013. Introduction: the parasitic syndrome in higher plants, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and Control Strategies. Springer, pp. 1–18. doi:10.1007/978-3-642-38146-1.
- Heino, J., 2013. Environmental heterogeneity, dispersal mode, and co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecol. Evol.* 3, 344–355. doi:10.1002/ece3.470.
- Hilhorst, H.W.M., 2007. Definitions and hypotheses of seed dormancy, in Bradford, K.J., Nonogaki, H. (Eds.), Seed Development, Dormancy and Germination. Blackwell Publishing Ltd, pp. 50–71.
- Hoang, H.H., Sechet, J., Bailly, C., Leymarie, J., Corbineau, F., 2014. Inhibition of germination of dormant barley (*Hordeum vulgare* L.) grains by blue light as related to oxygen and hormonal regulation. *Plant, Cell Environ.* 37, 1393–1403. doi:10.1111/pce.12239.
- Hoffmann, G., Diarra, C., Ba, I., Dembélé, D., 1997. Les espèces parasites herbacées des cultures vivrières en Afrique : biologie et impact, étude au Mali. *Agric. développement* 13, 30–51.
- Holdsworth, M.J., Bentsink, L., Soppe, W.J.J., 2008. Molecular networks regulating Arabidopsis seed maturation after-ripening, dormancy and germination. *New Phytol.* 179, 33–54. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02437.x.
- Houngbédji, T., Gibot-Leclerc, S., 2015. First report of *Rhamphicarpa fistulosa* on peanut (*Arachis hypogaea*), soybean (*Glycine max*), and tossa jute (*Corchorus olitorius*) in Togo. *Plant Dis.* 99, 1654–1655.
- Houngbédji, T., Pocanam, Y., Shykoff, J., Nicolardot, B., Gibot-Leclerc, S., 2014. Une nouvelle plante parasite majeure en riziculture au Togo: *Rhamphicarpa fistulosa*. *Cah. Agric.* 23, 357–365. doi:10.1684/agr.2014.0723.
- Huebner, C.D., 2011. Seed mass, viability, and germination of Japanese Stiltgrass (*Microstegium vimineum*) under variable light and moisture conditions. *Invasive Plant Sci. Manag.* 4, 274–283. doi:10.1614/IPSM-D-10-00090.1.
- Igbinnosa, I., Okonkwo, S.N.C., 1992. Stimulation of germination of seeds of Cowpea Witchweed (*Striga gesnerioides*) by Sodium-Hypochlorite and some growth-regulators. *Weed Sci.* 40, 25–28.
- Irving, L.J., Cameron, D.D., 2009. You are what you eat: interactions between root parasitic plants and their hosts. *Adv. Bot. Res.* 50, 87–138. doi:10.1016/S0065-2296(08)00803-3.
- IRRI 2015. Rice Production Manual. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines.
- Jackson, G., Gartlan, J.S., 1965. The flora and fauna of Lolui Island, Lake Victoria: a study of vegetation, men and monkeys. *J. Ecol.* 53, 573–597.
- Jamil, M., Rodenburg, J., Charnikhova, T., Bouwmeester, H.J., 2011. Pre-attachment *Striga hermonthica* resistance of New Rice for Africa (NERICA) cultivars based on low strigolactone production. *New Phytol.* 192, 964–975.
- Jiang, F., Jeschke, W.D., Hartung, W., Cameron, D.D., 2008. Does legume nitrogen fixation underpin host quality for the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*? *J. Exp. Bot.* 59, 917–925. doi:10.1093/jxb/ern015.
- Jiang, L., Liu, L., 2006. New evidence for the origins of sedentism and rice domestication in the Lower Yangzi River, China. *Antiquity* 80, 355–361.
- Joel, D.M., 2000. The long-term approach to parasitic weeds control: Manipulation of specific developmental mechanisms of the parasite. *Crop Prot.* 19, 753–758. doi:10.1016/S0261-2194(00)00100-9.
- Joel, D.M., 2009. The new nomenclature of Orobanche and Phelipanche: Editors' note. *Weed Res.* 49, 6–7. doi:10.1111/j.1365-3180.2009.00748.x.

- Joel, D.M., 2013a. The haustorium and life cycles of parasitic *Orobanchaceae*, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and control strategies. pp. 21–23. doi:10.1007/978-3-642-38146-1.
- Joel, D.M., 2013b. Functional structure of the mature haustorium, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and control strategies. Springer, pp. 25–60.
- Joel, D.M., 2013c. Seed production and dispersal in the Orobanchaceae, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and Control Strategies. Springer, pp. 143–146.
- Joel, D.M., Hershenhorn, J., Eizenberg, H., Aly, R., Ejeta, G., Rich, P.J., Ransom, J.K., Sauerborn, J., Rubiales, D., 2007. Biology and Management of Weedy Root Parasites, in Janick, J. (Ed.), Horticultural Reviews. London, pp. 267–349. doi:10.1002/9780470168011.ch4.
- Johnson DE, Riches C, Camara M, Mbwaga AM, 1998. *Rhamphicarpa fistulosa* on rice in Africa. Haustorium: Parasitic Plants Newsletter 33: 2-3.
- Johnson, D.E., 1997. Les adventices en riziculture en Afrique de l'Ouest. Association pour le développement de la riziculture en Afrique de l'Ouest, Bouaké.
- Johnson, D.E., Kent, R.J., 2002. The impact of cropping on weed species composition in rice after fallow across a hydrological gradient in West Africa. Weed Res. 42, 89–99. doi:10.1046/j.1365-3180.2002.00265.x
- Jones, M.P., Dingkuhn, M., Aluko, G.K., Semon, M., 1997. Interspecific *Oryza sativa* L. x *O. glaberrima* Steud. progenies in upland rice improvement. Euphytica 92, 237–246.
- Joshi, J., Matthies, D., Schmid, B., 2000. Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. J. Ecol. 88, 634–644.
- Kabiri, S., Ast, A. Van, Rodenburg, J., Bastiaans, L., 2016. Host influence on germination and reproduction of the facultative hemi-parasitic weed *Rhamphicarpa fistulosa*. Ann. Appl. Biol. 169, 144–154. doi:10.1111/aab.12288.
- Kabiri, S., Rodenburg, J., Kayeke, J., Van Ast, A., Makokha, D.W., Msangi, S.H., Irakiza, R., Bastiaans, L., 2015. Can the parasitic weeds *Striga asiatica* and *Rhamphicarpa fistulosa* co-occur in rain-fed rice? Weed Res. 55, 145–154. doi:10.1111/wre.12124.
- Kaiser, B., Vogg, G., Fürst, U.B., Albert, M., 2015. Parasitic plants of the genus *Cuscuta* and their interaction with susceptible and resistant host plants. Front. Plant Sci. 6, 1–9. doi:10.3389/fpls.2015.00045.
- Kamara, A.Y., Ekeleme, F., Jibrin, J.M., Tarawali, G., Tofa, I., 2014. Assessment of level, extent and factors influencing infestation of cereals and cowpea in a Sudan Savanna ecology of northern Nigeria. Agric. Ecosyst. Environ. 188, 111–121. doi:10.1016/j.agee.2014.02.027.
- Kayeke, J., Rodenburg, J., Mwalyego, F., Mghogho, R., 2010. Incidence and severity of the facultative parasitic weed *Rhamphicarpa fistulosa* in lowland rainfed rice in southern Tanzania, in Second Africa Rice Congress, Bamako, Mali, 22–26 March 2010: Innovation and Partnerships to Realize Africa's Rice Potential. pp. 1–6.
- Kent, R., Johnson, D.E., Becker, M., 2001. The influences of cropping system on weed communities of rice in Côte d'Ivoire, West Africa. Agric. Ecosyst. Environ. 87, 299–307. doi:10.1016/S0167-8809(01)00153-0.
- Kettenring, K.M., 2016. Viability, dormancy, germination, and intraspecific variation of *Bolboschoenus maritimus* (alkali bulrush) seeds. Aquat. Bot. 134, 26–30. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.06.005.
- Khush, G.S., 1997. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. Plant Mol. Biol. 35, 25–34.
- Koné, B., Touré, A., Amadji, G. L., Yao-Kouamé, A., Angui, T. P., Huat, J., 2013. Soil characteristics and *Cyperus* spp. Occurrence along a toposequence. Afr. J. Ecol. 51, 402–408.
- Kuijt, J., 1969. The biology of parasitic flowering plants. University of California Press, Berkeley.
- Kuiper, E., 1997. Comparative Studies on the Parasitism of *Striga Aspera* and *Striga Hermonthica* on Tropical Grasses. PhD thesis. Amsterdam.
- Lamouroux, M., 1969. Carte pédologique du Togo au 1/1000000. Notice explicative. Orstom n°34, Paris.
- Le Bourgeois, T., Merlier, H., 1995. Adventrop. Les adventices d'Afrique soudano-sahélienne. CIRAD-CA.

- Le Bourgeois T. 1993. Les mauvaises herbes dans la rotation cotonnière au Nord-Cameroun (Afrique) : Amplitude d'habitat et degré d'infestation- Phénologie. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II Sciences et techniques du Languédoc.
- Lebreton, G., Le Bourgeois T., 2005. Analyse comparée de la flore adventice en culture d'ananas et de canne à sucre à la Réunion. CIRAD-CA/3P-UMR PVBMT, 12p.
- Lechat, M.-M., Pouvreau, J.-B., Péron, T., Gauthier, M., Montiel, G., Véronési, C., Todoroki, Y., Le Bizec, B., Monteau, F., Macherel, D., Simier, P., Thoiron, S., Delavault, P., 2012. PrCYP707A1, an ABA catabolite gene, is a key component of *Phelipanche ramosa* seed germination in response to the strigolactone analogue GR24. *J. Exp. Bot.* 63, 695–709. doi:10.1093/jxb/err313.
- Linares, O. F., (2002). African rice (*Oryza glaberrima*): History and future potential. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 99, 16360-16365.
- Liyanage, G.S., Ooi, M.K.J., 2015. Intra-population level variation in thresholds for physical dormancy-breaking temperature. *Ann. Bot.* 116, 123–131. doi:10.1093/aob/mcv069.
- Londo, J.P., Chiang, Y., Hung, K., Chiang, T., Schaal, B.A., 2006. Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 9578–9583.
- Lynn, D.G., Chang, M., 1990. Phenolic signals in cohabitation: implications for plant development. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41, 497–526. doi:10.1146/annurev.pp.41.060190.002433.
- Mabrouk, Y., Mejri, S., Hemissi, I., Belhadj, O., 2016. Biochemical analysis of induced resistance in chickpea against broomrape (*Orobanche foetida*) by rhizobia inoculation. *Phytopathol. Mediterr.* 55, 54–61. doi:10.14601/Phytopathol.
- Mabrouk, Y., Zourgui, L., Sifi, B., Delavault, P., Simier, P., Belhadj, O., 2007. Some compatible *Rhizobium leguminosarum* strains in peas decrease infections when parasitised by *Orobanche crenata*. *Weed Res.* 47, 44–53. doi:10.1111/j.1365-3180.2007.00548.x.
- MAEP-ITRA, 2003. Les bas-fonds au Togo: Mise en valeur agricole et perspectives. (Régions des Savanes, de la Kara et des Plateaux). Rapport final FAO 2003. Ministère de l'Agriculture de l'Élevage et de la pêche (MAEP). Institut Togolais de Recherche Agronomique (ITRA), Lomé.
- MAEP-TOGO 2013. Aperçu général de l'agriculture togolaise à travers le pré-recensement. Recensement National de l'agriculture 2011-2014. Ministère de l'Agriculture, de l'Élevage et de la pêche, Togo (MAEP-TOGO).
- MAEP-TOGO, 2010. Stratégie nationale de développement de la riziculture (SNDR). Lomé.
- MAEP-TOGO, 2014. Principales caractéristiques de l'agriculture togolaise, 4ème Recensement national de l'Agriculture 2011-2014. Ministère de l'Agriculture, de l'Élevage et de la pêche, Togo (MAEP-TOGO). Volume VI: module complémentaire. Lomé.
- Marnotte, P., 1984. Influence des facteurs agroécologiques sur le développement des mauvaises herbes en climat tropical humide. Compte rendu du 7ème Colloque international sur l'Écologie, la Biologie et la Systématique des mauvaises herbes. Paris (France) : Coloma.
- Marnotte, P., Carrara, A., Dominati, E., Girardot, F., 2006. Plantes des rizières de Camargue. CIRAD-CFR, Montpellier.
- Marquardt, E.S., Pennings, S.C., 2011. Diet mixing in a parasitic plant: Adaptation or constraint? *Plant Ecol.* 212, 69–77. doi:10.1007/s11258-010-9804-z
- Marvier, M.A., 1998. Parasite impacts on host communities: plant parasitism in a California coastal prairie. *Ecology* 79, 2616–2623. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[2616:PIOHCP]2.0.CO;2
- Matthies, D., 1996. Interactions between the root hemiparasite *Melampyrum arvense* and mixtures of host plants: heterotrophic benefit and parasite-mediated competition. *Oikos* 75, 118–124.
- Matthies, D., Egli, P., 1999. Response of a root hemiparasite to elevated CO<sub>2</sub> depends on host type and soil nutrients. *Oecologia* 120, 156–161. doi:10.1007/s004420050844.
- McArdle, B.H., Anderson, M.J., 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82, 290–297.

- McNeal, J.R., Bennett, J.R., Wolfe, A.D., Mathews, S., 2013. Phylogeny and origins of holoparasitism in Orobanchaceae. *Am. J. Bot.* 100, 971–983. doi:10.3732/ajb.1200448.
- Mendez del Villar, P., Bauer, J., 2013. Le riz en Afrique de l'Ouest : dynamiques, politiques et perspectives. *Cah. Agric.* 22, 336–344. doi:10.1684/agr.2013.0657.
- Mendez del Villar, P., Bauer, J.M., Maïga, A., Laouali, I., 2011. Crise rizicole, évolution des marches et sécurité alimentaire en Afrique de l'Ouest. PAM, Cirad, CILSS, FAO, FEWS, Rome. www.wfp.org/content/afrique-de-l-ouest-crise-rizicole-evolution-des-marches-et-securite-alimentaire-avril-2011.
- Mendez del Villar, P., Lançon, F., 2015. West African rice development: Beyond protectionism versus liberalization? *Global Food Security* 5, 56–61.
- Merlier, H., Montegut, J., 1982. Adventices tropicales: flore aux stades plantule et adulte de 123 espèces africaines ou pantropicales. ORSTOM, CIRAD-GERDAT & ENSH éditions. Montpellier.
- Molina, J., Sikora, M., Garud, N., Flowers, J.M., Rubinstein, S., Reynolds, A., 2011. Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice. *PNAS* 108, 8351–8356. doi:10.1073/pnas.1104686108.
- Moore, R.P., 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality, in Heydecker W. (Ed), *Seed ecology*. Butterworths, London, pp 347-366.
- Müller, J. V., 2007. Herbaceous vegetation of seasonally wet habitats on inselbergs and lateritic crusts in West and Central Africa. *Folia Geobot.* 42, 29–61. doi:10.1007/BF02835101.
- Müller, J. V., Deil, U., 2005. The ephemeral vegetation of seasonal and semi-permanent ponds in tropical West Africa. *Phytocoenologia* 35, 327–388. doi:10.1127/0340-269X/2005/0035-0327.
- Murdoch, A.J., Kebreab, E., 2013. Germination ecophysiology, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), *Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanisme and Control Strategies*. Springer, pp. 195–219.
- Musselman, L.J., 1980. The biology of *Striga*, *Orobanche*, and other root-parasitic weeds. *Annu. Rev. Phytopathol.* 18, 463–489.
- Musselman, L.J., Press, M., 1995. Introduction to parasitic plants, in Press, M.C., Graves, J.D. (Eds.), *Parasitic Plants*. Chapman and Hall, London, pp. 1–13.
- N'cho, S.A., Mourits, M., Rodenburg, J., Demont, M., Oude Lansink, A., 2014. Determinants of parasitic weed infestation in rainfed lowland rice in Benin. *Agric. Syst.* 130, 105–115. doi:10.1016/j.agsy.2014.07.003.
- Neumann, U., Salle, G., Weber, H.C., 1998. Development and structure of the haustorium of the parasite *Rhaphicarpa fistulosa* (Scrophulariaceae). *Bot. Acta* 111, 354–365.
- Neumann, U., Vian, B., Weber, H.C., Sallé, G., 1999. Interface between haustoria of parasitic members of the Scrophulariaceae and their hosts : a histochemical and immunocytochemical approach. *Protoplasma* 207, 84–97.
- Neumann, U., 1999. Etude ontogénique, structurale et immunocytochimique des suçoirs de trois Scrophulariacées parasites africaines. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France.
- Nickrent, D.L., 2002. Parasitic plants of the world, in: López-Sáez, J.A., Catalán, P., Sáez, L. (Eds.), *Parasitic Plants of the Iberian Peninsula and Balearic Islands*. pp. 7–27.
- Nickrent, D.L., Musselman, L.J., 2004. Introduction to parasitic flowering plants. *Plant Heal. Instr.* 1–20. doi:10.1094/PHI-I-2004-0330-01.
- Oerke, E., Dehne, H., 2004. Safeguarding production-losses in major crops and the role of crop protection. *Crop Prot.* 23, 275–285. doi:10.1016/j.cropro.2003.10.001.
- Okonkwo, S.N.C., Nwoke, F.I.O., 1975. Bleach-induced germination and breakage of dormancy of seeds of *Alectra vogelii*. *Physiol. Plant.* 35, 175–180. doi:10.1111/j.1399-3054.1975.tb03888.x.
- Oksanen, J., 2015. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. *R Doc.* doi:10.1016/0169-5347(88)90124-3.
- Olmstead, R.G., DePamphilis, C.W., Wolfe, A.D., Young, N.D., Elisons, W.J., Reeves, P.A., 2001. Disintegration of the Scrophulariaceae. *Am. J. Bot.* 88, 348–361.

- Omoigui, L.O., Kamara, A.Y., Alunyo, G.I., Bello, L.L., Oluoch, M., Timko, M.P., Boukar, O., 2016. Identification of new sources of resistance to *Striga gesnerioides* in cowpea *Vigna unguiculata* accessions. Genet. Resour. Crop Evol. doi:10.1007/s10722-016-0410-3.
- Ouédraogo, O., Neumann, U., Raynal-Roques, A., Sallé, G., Tuquet, C., Dembélé, B., 1999. New insights concerning the ecology and the biology of *Rhamphicarpa fistulosa* (Scrophulariaceae). Weed Res. 39, 159–169.
- Ouédraogo, O., 1995. Contribution à l'étude de quelques phanérogames parasites des cultures au Burkina-Faso : incidence, biologie et méthodes de lutte. Thèse de doctorat. Université Paris 6.
- Oxelman, B., Kornhall, P., Olmstead, R.G., Bremer, B., 2005. Further disintegration of *Scrophulariaceae*. Taxon 54, 411–425. doi:10.2307/25065369.
- Paine, R.T., 1969. A note on trophic complexity and community stability. Am. Nat. 103, 91–93.
- Parée, J., Ouédraogo, O., Dembélé, B., Sallé, G., Raynal-Roques, A., Tuquet, C., 1996. Embryological studies as an efficient strategy to control production of *Striga* seeds, in Moreno, M.T., Cubero, J.I., Berner, D.K., Joel, D., Musselman, L.J., Parker, C. (Eds), Advances in Parasitic Research. Proceedings of the Sixth International Parasitic Weed Symposium, Cordoba (Spain).
- Parker, C., 2009. Observations on the current status of *Orobanche* and *Striga* problems worldwide. Pest Manag. Sci. 65, 453–459. doi:10.1002/ps.1713.
- Parker, C., 2013. The parasitic weeds of the Orobanchaceae, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and Control Strategies. Springer, pp. 313–344.
- Parker, C., Riches, C.R., 1993. Parasitic Weeds of the World: Biology and Control. CABI, Wallingford, Oxon.
- Pawłowski, T.A., Staszak, A.M., 2016. Analysis of the embryo proteome of sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seeds reveals a distinct class of proteins regulating dormancy release. J. Plant Physiol. 195, 9–22. doi:10.1016/j.jplph.2016.02.017.
- Pennings, S.C., Callaway, R.M., 1996. Impact of a parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. Ecology 77, 1410–1419.
- Pennings, S.C., Callaway, R.M., 2002. Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. Oecologia 131, 479–489. doi:10.1007/s00442-002-0923-7.
- Pérez-de-Luque, A., 2013. Haustorium invasion into host tissues, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and Control Strategies. Springer, pp. 75–86.
- Pérez-de-Luque, A., Gonzalez-Verdejo, C.I., Lozano, M.D., Dita, M.A., Cubero, J.I., Gonzalez-Melendi, P., Risueño, M.C., Rubiales, D., 2006a. Protein cross-linking, peroxidase and b-1,3--endoglucanase involved in resistance of pea against *Orobanche crenata*. J. Exp. Bot. 57, 1461–1469. doi:10.1093/jxb/erj127.
- Pérez-de-Luque, A., Jorrín, J., Cubero, J.I., Rubiales, D., 2005a. *Orobanche crenata* resistance and avoidance in pea (*Pisum spp.*) operate at different developmental stages of the parasite. Weed Res. 45, 379–387. doi:10.1111/j.1365-3180.2005.00464.x.
- Pérez-de-Luque, A., Lozano, M.D., Cubero, J.I., Gonzalez-Melendi, P., Risueño, M.C., Rubiales, D., 2006b. Mucilage production during the incompatible interaction between *Orobanche crenata* and *Vicia sativa*. J. Exp. Bot. 57, 931–942. doi:10.1093/jxb/erj078.
- Pérez-de-Luque, A., Lozano, M.D., Moreno, M.T., Testillano, P.S., Rubiales, D., 2007. Resistance to broomrape (*Orobanche crenata*) in faba bean (*Vicia faba*): cell wall changes associated with pre-haustorial defensive mechanisms. Ann. Appl. Biol. 151, 89–98. doi:10.1111/j.1744-7348.2007.00164.x.
- Pérez-de-Luque, A., Rubiales, D., Cubero, J.I., Press, M.C., Scholes, J., Yoneyama, K., Takeuchi, Y., Plakhine, D., Joel, D.M., 2005b. Interaction between *Orobanche crenata* and its host legumes: unsuccessful haustorial penetration and necrosis of the developing parasite. Ann. Bot. 95, 935–942. doi:10.1093/aob/mci105.
- Petry, E., Switzer R.E., Cole, W., 1991. Effect of topsoil thickness on winter annual weed Biomass Production and Nutrient Flux. Weed Technol. 5, 864–867.
- Phoenix, G.K., Press, M.C., 2005a. Linking physiological traits to impacts on community structure and function: The role of root hemiparasitic Orobanchaceae (ex-Scrophulariaceae). J. Ecol. 93, 67–78. doi:10.1111/j.1365-2745.2004.00950.x.

- Plakhine, D., Ziadna, H., Joel, D.M., 2009. Is seed conditioning essential for *Orobanche* germination? *Pest Manag. Sci.* 65, 492–496. doi:10.1002/ps.1716.
- Poch, R.M., Ubalde, J.M., 2006. Diagnostic of degradation processes of soils from Northern Togo (West Africa) as a tool for soil and water management, in Langouche, D., Ranst, E. Van (Eds.), Workshop IC-PLR 2006. Ghent University, pp. 187–194.
- Poss, R., 1996. Etude morphopédologique du nord du Togo à 1/500 000. Notice explicative. Orstom n°109, Paris.
- Press, M.C., Graves, J.D., Stewart, G.R., 1990. Physiology of the interaction of angiosperm parasites and their higher plant hosts. *Plant. Cell Environ.* 13, 91–104. doi:10.1111/j.1365-3040.1990.tb01281.x.
- Press, M.C., Phoenix, G.K., 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytol.* 166, 737–751. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01358.x.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Walker, K.J., Coulson, S.J., Gregory, S.J., Stevenson, M.J., 2004. Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *J. Appl. Ecol.* 41, 880–887. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00940.x.
- R Development Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- R Development Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Rasmussen, A., Heugebaert, T., Matthys, C., Deun, R. Van, Boyer, F.D., Goormachtig, S., Stevens, C., Geelen, D., 2013. A fluorescent alternative to the synthetic strigolactone GR24. *Mol. Plant* 6, 100–112. doi:10.1093/mp/sss110.
- Raynal-Roques, A., 1994. Major, minor and potential parasitic weeds in semi-arid tropical Africa: the example of *Scrophulariaceae*, in *Biology and Management of Orobanche*, Proceedings of the Third International Workshop on *Orobanche* and Related *Striga* Research. Amsterdam, pp. 400–405.
- Rich, P.J., Grenier, C., Ejeta, G., 2004. *Striga* resistance in the wild relatives of sorghum. *Crop Sci.* 44, 2221–2229. doi:10.2135/cropsci2004.2221.
- Ritz, C., Kniss, A.R., Streibig, J.C., 2015. Research methods in weed Science : Statistics. *Weed Sci.* 63, 166–187. doi:10.1614/WS-D-13-00159.1.
- Ritz, C., Pipper, C.B., Streibig, J.C., 2013. Analysis of germination data from agricultural experiments. *Eur. J. Agron.* 45, 1–6. doi:10.1016/j.eja.2012.10.003.
- Ritz, C., Streibig, J.C., 2005. Bioassay analysis using R. *J. Stat. Softw.* 12, 1–22.
- Rodenburg, J., Bastiaans, L., Weltzien, E., Hess, D.E., 2005. How can field selection for *Striga* resistance and tolerance in sorghum be improved? *F. Crop. Res.* 93, 34–50. doi:10.1016/j.fcr.2004.09.004.
- Rodenburg, J., Johnson, D.E., 2009. Weed management in rice-based cropping systems in Africa. *Advances in Agronomy* 103, 149–218. doi:10.1016/S0065-2113(09)03004-1.
- Rodenburg, J., Johnson, D.E., 2013. Managing weeds of rice in Africa, in Wopereis, M.C.S., Johnson, D.E., Ahmadi, N., Tollens, E., Jalloh, A. (Eds), *Realizing Africa's Rice Promise*. CABI, Wallingford, Oxfordshire, UK, pp. 204–212.
- Rodenburg, J., Morawetz, J.J., Bastiaans, L., 2015a. *Rhamphicarpa fistulosa*, a widespread facultative hemiparasitic weed, threatening rice production in Africa. *Weed Res.* 55, 118–131. doi:10.1111/wre.12129.
- Rodenburg, J., Riches, C.R., Kayeke, J.M., 2010. Addressing current and future problems of parasitic weeds in rice. *Crop Prot.* 29, 210–221. doi:10.1016/j.cropro.2009.10.015.
- Rodenburg, J., Schut, M., Demont, M., Klerkx, L., Gbèhounou, G., Lansink, A.O., Mourits, M., Rotteveel, T., Kayeke, J., Ast, A. Van, Akanvou, L., Cissoko, M., Kamanda, J., Bastiaans, L., 2015b. Systems approaches to innovation in pest management : reflections and lessons learned from an integrated research program on parasitic weeds in rice. *Int. J. Pest Manag.* 61, 329–339. doi:10.1080/09670874.2015.1066042
- Rodenburg, J., Zossou-Kouderin, N., Gbèhounou, G., Ahanchede, A., Touré, A., Kyalo, G., Kiepe, P., 2011. *Rhamphicarpa fistulosa*, a parasitic weed threatening rain-fed lowland rice production in sub-Saharan Africa - A case study from Benin. *Crop Prot.* 30, 1306–1314. doi:10.1016/j.cropro.2011.06.007.

- Rodenburg, J., Zwart, S.J., Kiepe, P., Narteh, L.T., Dogbe, W., Wopereis, M.C.S., 2014. Sustainable rice production in African inland valleys: seizing regional potentials through local approaches. *Agric. Syst.* 123, 1–11. doi:10.1016/j.agsy.2013.09.004.
- Rubiales, D., Moreno, M.T., Sillero, J.C., 2005. Search for resistance to crenate broomrape (*Orobanche crenata* Forsk.) in pea germplasm. *Genet. Resour. Crop Evol.* 52, 853–861. doi:10.1007/s10722-003-6116-3.
- Rugutt K., J., Rugutt K., J., Irani, R.J., Fischer, N.H., Berner, D.K., McCarley, T.D., 1996. GC/MS evaluation of compounds in dry and conditioned *Striga* species seeds. *J. Agric. Food Chem.* 44, 3977–3982.
- Rümer, S., Cameron, D.D., Wacker, R., Hartung, W., Jiang, F., 2007. An anatomical study of the haustoria of *Rhinanthus minor* attached to roots of different hosts. *Flora* 202, 194–200. doi:10.1016/j.flora.2006.07.002.
- Ruyter-Spira, C., Al-Babili, S., van der Krol, S., Bouwmeester, H., 2013. The biology of strigolactones. *Trends Plant Sci.* 18, 72–83. doi:10.1016/j.tplants.2012.10.003.
- Ruyter-Spira, C., Kohlen, W., Charnikhova, T., van Zeijl, A., van Bezouwen, L., de Ruijter, N., Cardoso, C., Lopez-Raez, J.A., Matusova, R., Bours, R., Verstappen, F., Bouwmeester, H., 2011. Physiological effects of the synthetic strigolactone analog GR24 on root system architecture in *Arabidopsis*: another belowground role for strigolactones? *Plant Physiol.* 155, 721–734. doi:10.1104/pp.110.166645.
- Sallé, G., Tuquet, C., Raynal-Roques, A., 1998. Biologie des Phanérogames parasites, in *Compte-rendu de la Société de Biologie*, N°192, Paris, Pp. 9-36.
- Sang, T., Ge, S., 2007. Genetics and phylogenetics of rice domestication. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 17, 533–538. doi:10.1016/j.gde.2007.09.005.
- Santos, A.B., Fageria, N.K., Prabhu, A.S., 2003. Rice ratooning management practices for higher yields. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 34, 881–918. doi:10.1081/CSS-120018981.
- Sauerborn, J., Müller-Stöver, D., Hershenhorn, J., 2007. The role of biological control in managing parasitic weeds. *Crop Prot.* 26, 246–254. doi:10.1016/j.cropro.2005.12.012.
- Schädler, M., Roeder, M., Brandl, R., Matthies, D., 2005. Is palatability of a root-hemiparasitic plant influenced by its host species? *Oecologia* 146, 227–233. doi:10.1007/s00442-005-0192-3.
- Schneeweiss, G.M., 2007. Correlated evolution of life history and host range in the nonphotosynthetic parasitic flowering plants *Orobanche* and *Phelipanche* (Orobanchaceae). *J. Evol. Biol.* 20, 471–478. doi:10.1111/j.1420-9101.2006.01273.x.
- Schneeweiss, G.M., 2013. Phylogenetic relationships and evolutionary trends in Orobanchaceae, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), *Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and Control Strategies*. Springer, pp. 243–265.
- Sebastià, M.-T., Marks, E., Poch, R.M., 2008. Soil carbon and plant diversity distribution at the farm level in the savannah region of Northern Togo (West Africa). *Biogeosciences Discuss.* 5, 4107–4127. doi:10.5194/bgd-5-4107-2008.
- Seck, P.A., Diagne, A., Mohanty, S., Wopereis, M.C.S., 2012. Crops that feed the world 7 : Rice. *Food Secur.* 4, 7–24. doi:10.1007/s12571-012-0168-1.
- Seck, P.A., Tollens, E., Wopereis, M.C.S., Diagne, A., Bamba, I., 2010. Rising trends and variability of rice prices : Threats and opportunities for sub-Saharan Africa. *Food Policy* 35, 403–411. doi:10.1016/j.foodpol.2010.05.003.
- Seck, P.A., Touré, A.A., Coulibaly, J.Y., Diagne, A., Wopereis, M.C.S., 2013. Africa's rice economy before and after the 2008 Rice Crisis, in Wopereis, M.C.S., Johnson, D.E., Ahmadi, N., Tollens, E., Jalloh, A. (Eds.), *Realizing Africa's Rice Promise*. CABI, pp. 24-34.
- Seel, W.E., Press, M.C., 1996. Effects of repeated parasitism by *Rhinanthus minor* on the growth and photosynthesis of a perennial grass, *Poa alpina*. *New Phytol.* 134, 495–502. doi:10.2307/2558567.
- Shu, K., Liu, X.D., Xie, Q., He, Z.H., 2016. Two Faces of One Seed: hormonal regulation of dormancy and germination. *Mol. Plant* 9, 34–45. doi:10.1016/j.molp.2015.08.010.
- Shu, K., Meng, Y.J., Shuai, H.W., Liu, W.G., Du, J.B., Liu, J., Yang, W.Y., 2015. Dormancy and germination: How does the crop seed decide? *Plant Biol.* 17, 1104–1112. doi:10.1111/plb.12356.

- Smith, R.J., 1983. Weeds of major economic importance in rice and yield losses due to weed competition, in Proceedings of the Conference on weed control in rice. International Rice Research Institute, Los Baños, pp. 19–36.
- Smith, F.A., 1951. Tetrazolium salt. *Science* 113, 751-754.
- SOFRECO, (1996). Étude détaillée des filières riz au Togo, Rapport final, Lomé.
- Somado, E.A., Guei, R.G., Keya, S.O. 2008. NERICA: the new rice for Africa—a Compenium. WARDA, Cotonou.
- Song, W.J., Zhou, W.J., Jin, Z.L., Cao, D.D., Joel, D.M., Takeuchi, Y., Yoneyama, K., 2005. Germination response of *Orobanche* seeds subjected to conditioning temperature, water potential and growth regulator treatments. *Weed Res.* 45, 467–476. doi:10.1111/j.1365-3180.2005.00477.x.
- Spasojevic, M.J., Suding, K.N., 2011. Contrasting effects of hemiparasites on ecosystem processes: can positive litter effects offset the negative effects of parasitism? *Oecologia* 165, 193–200. doi:10.1007/s00442-010-1726-x.
- Staner, P., 1938. Revision des especes congolaises des genres *Cycnium* et *Rhamphicarpa* (Scrophulariacées). *Bull. du Jard. Bot. l'État a Bruxelles* 15, 147–151. doi:10.2307/3666633.
- Sweeney, M., McCouch, S., 2007. The complex history of the domestication of rice. *Ann. Bot.* 100, 951–957. doi:10.1093/aob/mcm128.
- Těšitel, J., 2016. Functional biology of parasitic plants: a review. *Plant Ecol. Evol.* 149, 5–20. doi:http://dx.doi.org/10.5091/plecevo.2016.1097.
- Těšitel, J., Lepš, J., Vráblová, M., Cameron, D.D., 2011. The role of heterotrophic carbon acquisition by the hemiparasitic plant *Rhinanthus alectorolophus* in seedling establishment in natural communities: a physiological perspective. *New Phytol.* 192, 188–199. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03777.x.
- Tignegre, J.B.S., Ouédraogo, J.T., Melis, R., Tongoona, P., Sibiyi, J., Makanda, I., Drabo, I., 2013. Identification of new sources of resistance to *Striga gesnerioides* in cowpea germplasm. *Plant Breed.* 132, 330–336. doi:10.1111/pbr.12055.
- Toh, S., Kamiya, Y., Kawakami, N., Nambara, E., McCourt, P., Tsuchiya, Y., 2012. Thermoinhibition uncovers a role for strigolactones in arabidopsis seed germination. *Plant Cell Physiol.* 53, 107–117. doi:10.1093/pcp/pcr176.
- Touré, A., Becker, M., Johnson, D.E., Koné, B., Kossou, D.K., Kiepe, P., 2009. Response of lowland rice to agronomic management under different hydrological regimes in an inland valley of Ivory Coast. *F. Crop. Res.* 114, 304–310. doi:10.1016/j.fcr.2009.08.015.
- Udoh, B.T., Ogunkunle A.O., Ndaeyo N.U., 2007. Influence of Soil Series and Physico-chemical Properties on Weed Flora Distribution at Moor Plantation Ibadan, Southwestern Nigeria. *J. Agr. Soc. Sc.* 3, 55–58.
- Uematsu, K., Nakajima, M., Yamaguchi, I., Yoneyama, K., Fukui, Y., 2007. Role of cAMP in gibberellin promotion of seed germination in *Orobanche minor* Smith. *J. Plant Growth Regul.* 26, 245–254. doi:10.1007/s00344-007-9012-9.
- Umehara, M., Hanada, A., Yoshida, S., Akiyama, K., Arite, T., Takeda-Kamiya, N., Magome, H., Kamiya, Y., Shirasu, K., Yoneyama, K., Kyojuka, J., Yamaguchi, S., 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* 455, 195–200. doi:10.1038/nature07272.
- URD, 2006. Peuplement mobilité et développement dans un milieu défavorisé : le cas de la Région des Savanes au Togo. Lomé.
- Vaughan, D.A., Lu, B., Tomooka, N., 2008. The evolving story of rice evolution. *Plant Sci.* 174, 394–408. doi:10.1016/j.plantsci.2008.01.016.
- Vaughan, D.A., Morishima, H., Kadowaki, K., 2003. Diversity in the *Oryza* genus. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6, 139–146. doi:10.1016/S1369-5266(03)00009-8.
- Venable, D.L., 2007. Bet Hedging in a Guild of Desert Annuals. *Ecology* 88, 1086–1090. doi:10.1890/06-1495.
- Wang, M., Yu, Y., Haberer, G., Marri, P.R., Fan, C., Goicoechea, J.L., Zuccolo, A., Song, X., Kudrna, D., Ammiraju, J.S.S., Cossu, R.M., Maldonado, C., Chen, J., Lee, S., Sisneros, N., Baynast, K. De, Golser, W., Wissotski, M., Kim, W., Sanchez, P., Ndjiondjop, M., Sanni, K., Long, M., Carney, J., Panaud, O., Wicker,

- T., Machado, C.A., Chen, M., Mayer, K.F.X., Rounsley, S., Wing, R.A., 2014. The genome sequence of African rice (*Oryza glaberrima*) and evidence for independent domestication. *Nat. Genet.* 46, 982–991. doi:10.1038/ng.3044.
- Watson, D.M., 2009. Parasitic plants as facilitators: more Dryad than Dracula? *J. Ecol.* 97, 1151–1159. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01576.x.
- Watling, J.R., Press, M.C., 2001. Impacts of infection by parasitic angiosperms on host photosynthesis. *Plant Biol.* 3, 244–250. doi:10.1055/s-2001-15195.
- Westbury, D.B., 2004. *Rhinanthus minor* L. *J. Ecol.* 92, 906–927. doi:10.1111/j.0022-0477.2004.00929.x.
- Westbury, D.B., Dunnett, N.P., 2007. The impact of *Rhinanthus minor* in newly established meadows on a productive site. *Appl. Veg. Sci.* 10, 121–129. doi:10.1658/1402-2001(2007)10[121:TIORMI]2.0.CO;2.
- Westwood, J.H., 2013. The physiology of the established parasite-host association, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), *Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and Control Strategies*. Springer, pp. 87–114.
- Westwood, J.H., Yoder, J.I., Timko, M.P., dePamphilis, C.W., 2010. The evolution of parasitism in plants. *Trends Plant Sci.* 15, 227–235. doi:10.1016/j.tplants.2010.01.004.
- Wigchert, S.C.M., Kuiper, E., Boelhouwer, G.J., Nefkens, G.H.L., Verkleij, J.A.C., Zwanenburg, B., 1999. Dose - Response of Seeds of the Parasitic Weeds. *J. Agric. Food Chem.* 47, 1705–1710.
- Willis, C.G., Baskin, C., Baskin, J., Auld, J.R., Venable, D.L., Cavender-Bares, J., Donohue, K., Rubio de Casas, R., Group, T.Nesc.G.W., 2014. Dormancy and diversification: Environmentally cued dormancy, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytol.* 203, 300–309.
- Wilson, J.P., Hess, D.E., Hanna, W.W., IITA, 2000. Resistance to *Striga hermonthica* in the primary gene pool of *Pennisetum glaucum*. *Breed. Striga Resist. Cereal.* 90, 147–156.
- Wolfe, A., Randle, C., Liu, L., Steiner, K., 2005. Phylogeny and biogeography of Orobanchaceae. *Folia Geobot.* 40, 115–134. doi:10.1007/bf02803229.
- Wopereis 2009a. Knowing the rice plant, Reference 8, in Wopereis, M.C.S., Defoer, T., Idinoba, P., Diack S., Dugué M-J. (Eds), *Participatory Learning and Action Research (PLAR) for Integrated Rice Management (IRM) in Inland Valleys of Sub-Saharan Africa: Technical Manual*. WARDA Training Series. Cotonou, Benin: Africa Rice Center.
- Wopereis 2009b. Effect of temperature on rice development, Reference 11, in Wopereis, M.C.S., Defoer, T., Idinoba, P., Diack S., Dugué M-J. (Eds), *Participatory Learning and Action Research (PLAR) for Integrated Rice Management (IRM) in Inland Valleys of Sub-Saharan Africa: Technical Manual*. WARDA Training Series. Cotonou, Benin: Africa Rice Center.
- Yokota, T., Sakai, H., Okuno, K., Yoneyama, K., Takeuchi, Y., 1998. Alectrol and orobanchol, germination stimulants for *Orobanche minor*, from its host red clover. *Phytochemistry* 49, 1967–1973. doi:10.1016/S0031-9422(98)00419-1.
- Yoneyama, K., Awad, A.A., Xie, X., Yoneyama, K., Takeuchi, Y., 2010. Strigolactones as germination stimulants for root parasitic plants. *Plant Cell Physiol.* 51, 1095–1103. doi:10.1093/pcp/pcq055.
- Yoneyama, K., Ruyter-Spira, C., Bouwmeester, H.J., 2013. Induction of germination, in Joel, D.M., Gressel, J., Musselman, L.J. (Eds.), *Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanism and Control Strategies*. Springer, pp. 167–194.
- Yoshida, S., 1981. *Fundamentals of Rice Crop Science*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 269 pp.
- Yoshida, S., Cui, S., Ichihashi, Y., Shirasu, K., 2016. The Haustorium, a specialized invasive organ in parasitic plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 67, 643–667. doi:10.1146/annurev-arplant-043015-111702.
- Zehhar, N., Ingouff, M., Bouya, D., Fer, A., 2002. Possible involvement of gibberellins and ethylene in *Orobanche ramosa* germination. *Weed Res.* 42, 464–469. doi:10.1046/j.1365-3180.2002.00306.x.
- Zwanenburg, B., Pospíšil, T., Čavar Zeljković, S., 2016. Strigolactones: new plant hormones in action. *Planta* 1–16. doi:10.1007/s00425-015-2455-5.

## **ANNEXES**

**Annexe 1. Fiche de prospection de *Rhamphicarpa fistulosa***

Date..... Fiche n°.....  
 Pays..... Localité..... Canton..... Préfecture.....  
 Nom du bas-fond..... Coordonnées :.....  
 Superficie..... Age d'exploitation du bas-fond .....  
 Existence d'une source d'eau : oui  Non  Ouvrages de retenue et gestion d'eau.....  
 Nbre exploitants : Femmes.....Hommes.....Origine: Autochtone  Allochtone

Nom du propriétaire/ exploitant (sexe et âge).....  
 Age d'exploitation de la parcelle.....  
 Foncier : Location  Don  Bail avec règlement en nature  en espèces  Autres.....  
 Type de sol : Sableux  Argileux  Sablo-argileux  Argilo-sableux  Caillouteux   
 Position géomorphologique :.....Statut hydromorphique :.....  
 Superficie.....  
 Historique culturelle sur 10 (5) ans : Types de cultures et variétés ; rotations et associations culturelles

Cultures/Variétés	Riz	Maïs	Mil	Sorgho	Légumes	Autres
2013/2014						
2012/2013						
2011/2012						
2010/2011						
2009/2010						

Labour manuel ou tracteur ?.....  
 Date labour :.....Semis :.....Variétés (et source) :.....  
 Fertilisants : organiques.....chimiques..... Autres.....  
 Type de semis : Poquet  Volée  Repiquage  Autres.....  
 Contraintes majeures (hiérarchisées) : Adventices  Maladies  Insectes  Oiseaux  Autres.....  
 Méthodes de désherbage : manuel.....chimiques (quel produit ?).....Autres.....  
 Fréquences des sarclages/ arrachage.....  
 Présence de *Rhamphicarpa* : oui  non  Nom local :.....  
 Période d'apparition et d'abondance.....  
 Origine de l'infection (1<sup>ère</sup> observation) et cause de sa progression selon vous ?.....

.....  
 Gestion paysanne : .....

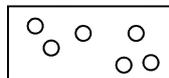
Abondance : Nul  Peu abondant  Beaucoup  Très abondant

Nul : 0 plant/m<sup>2</sup>  
 >10 plants/m<sup>2</sup>

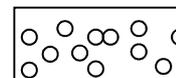
Peu abondant : 1-5 plants/m<sup>2</sup>



Beaucoup : 6-10 plants/m<sup>2</sup>



Très abondant :



Stade phénologique .....

Relevé floristique

N°	Espèce	Abondance	Observations	N°	Espèces	Abondance	Observations
1				26			
2				27			
3				28			
4				29			
5				30			
6				31			
7				32			
8				33			
9				34			
10				35			
11				36			
12				37			
13				38			
14				39			
15				40			
16				41			
17				42			
18				43			
19				44			
20				45			
21				46			
22				47			
23				48			
24				49			
25				50			

Autres observations .....

.....  
 .....  
 .....

Nbre parcelles infectée par bas-fond .....

.....

Annexe 2. Triangle des textures de l'USDA



**Annexe 3. Weed communities of rain-fed lowland rice vary with infestation by *Rhamphicarpa fistulosa***

**Acta Oecologica 77 (2016) 85-90**



## Original article

Weed communities of rain-fed lowland rice vary with infestation by *Rhaphicarpa fistulosa*Tossimidé Hounghédji<sup>a, b</sup>, Fabrice Dessaint<sup>a</sup>, Bernard Nicolardot<sup>a</sup>, Jacqui A. Shykoff<sup>c, \*</sup>, Stéphanie Gibot-Leclerc<sup>a</sup><sup>a</sup> Agroécologie, AgroSup Dijon, INRA, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000, Dijon, France<sup>b</sup> ITRA/CRAL, BP 1163, Lomé, Togo<sup>c</sup> Ecologie Systématique Evolution, CNRS, Univ. Paris-Sud, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 91400, Orsay, France

## ARTICLE INFO

Article history:  
Received 28 April 2016  
Received in revised form  
30 August 2016  
Accepted 26 September 2016

**Keywords:**  
Agroecology  
Hemiparasite  
Parasitic plant  
Species diversity  
Sub-Saharan Africa  
Weed plant community structure

## ABSTRACT

The facultative hemiparasitic plant *Rhaphicarpa fistulosa* (Orobanchaceae) thrives in seasonally wet soils in sub-Saharan Africa, mainly in marginal lowland rice growing environments where weeds are already a major constraint for rice production. Because lowland rice production is increasing in tropical Africa, it is important to ascertain the influence of *R. fistulosa* on weed plant communities in these rice-growing habitats. We investigated weed plant community richness and composition at four different levels of *R. fistulosa* infestation across two years of surveys from lowland rice fields in northern Togo (West Africa). Despite a lack of significant differences in community richness among sites with different *R. fistulosa* infestation levels, there were significant differences in community composition, both when estimated from presence-absence data and from relative abundance data, after controlling statistically for geographic proximity among sites. *Rhaphicarpa fistulosa* infestation, therefore, may influence the competitive balance between rice and its weeds and shape weed community structure. However, experimental studies are required to elucidate the weed host range of *R. fistulosa* and the direct and indirect effects of this hemiparasite in rice fields in order to predict its net impact on rice and its weed species.

© 2016 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

## 1. Introduction

Most parasitic plants are in fact hemiparasites (Heide-Jorgensen, 2008), containing chlorophyll and able to grow to maturity without hosts (Musselman and Press, 1995; Press and Graves, 1995). Root hemiparasites generally have a wide host range, but they show some specificities and damage some host species more than others (Gibson and Watkinson, 1989; Pennings and Callaway, 2002; Press and Phoenix, 2005). Because of this, they may alter the competitive relationships between their hosts and surrounding non-host plants (Cameron, 2004; Gibson and Watkinson, 1989, 1992; Matthies, 1996), thereby affecting plant community structure and diversity (Bao et al., 2015; Marvier, 1998; Pywell et al., 2004). By decreasing the competitive advantage of dominant host species, parasitic plants may allow subordinate

species to persist, thus increasing plant community diversity (Ameloot et al., 2005; Joshi et al., 2000; Press and Phoenix, 2005). If, on the other hand, subordinate species are preferred as hosts, their abundance could be reduced, with reduction in overall plant community diversity (Gibson and Watkinson, 1989). Parasitic plants may also modify community diversity by creating gaps in the vegetation and allowing the establishment of new species (Demey et al., 2015). Generalist hemiparasites, though they appropriate nutrients from their hosts and can cause net loss of biomass by reducing host growth more than is compensated by their own biomass production (Ameloot et al., 2005), can have a diversity of effects on host populations and communities. The presence of hemiparasites can even increase local productivity in communities, by increasing rates of nutrient turnover (Spasojevic and Suding, 2011; Watson, 2009). Thus, generalist root hemiparasites may act as ecosystem engineers, shaping community structure and function (Ameloot et al., 2005; Bao et al., 2015; Decler et al., 2013).

Though hemiparasitic plants, particularly the genus

\* Corresponding author. Ecologie Systématique Evolution, Bâtiment 360, Université Paris-Sud, F-91405, Orsay Cedex, France.

E-mail address: [jacqui.shykoff@u-psud.fr](mailto:jacqui.shykoff@u-psud.fr) (J.A. Shykoff).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2016.09.004>  
1146-609X/© 2016 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

*Rhinanthus*, are known to modify plant communities in temperate regions (Ameloot et al., 2008; Cameron et al., 2006, 2009; Fisher et al., 2013; Westbury and Dunnett, 2007) similar studies in tropical plant communities are rare or lacking despite the large diversity of generalist parasitic and hemiparasitic species found in these regions. *Rhaphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth. is a widespread annual and facultative root hemiparasitic weed found both in crop fields and wild plant communities, where it co-occurs with many different weed species (Houngbédji et al., 2014), all over tropical Africa and Madagascar (Müller, 2007; Rodenburg et al., 2015). It is increasingly reported in rice crops where weeds also reduce rice yield (Balasubramanian et al., 2007; Becker et al., 2003; Rodenburg and Johnson, 2009), and it can parasitize a number of different host plants in addition to rice (Ouédraogo et al., 1999). Therefore, it is important to investigate the effects of this parasite on the community composition and structure of weeds in rice fields. Indeed, though it is clear that species diversity contributes to community productivity (Grace et al., 2016), the relationship between diversity of weed communities and their effects on crops is less clear. Comparisons of cropping systems reveal a general negative correlation between weed diversity and yield (Syswerda and Robertson, 2014), but addition of a particular weed species does not necessarily impact crop yield (Epperlein et al., 2014). Nonetheless, since some weed species are more damaging than others, changes in weed communities may influence the impact of weeds, so it is relevant to determine whether *R. fistulosa* modifies weed communities when it is present or common, either directly by parasitizing some weeds, or indirectly by altering competitive interactions among species including the rice crop. We hypothesised that weed communities would differ between sites with and without this hemiparasite, and among sites varying in level of *R. fistulosa* infestation. The latter effect can occur if high density of *R. fistulosa* have selective effects on different weed species, or if vegetation gaps appear at the end of its life cycle that are colonised either by additional species or by a particular subset of those already present thereby structuring community dynamics.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study area

The study was carried out in the Savannah Region in the north of Togo, located between 10 and 11°N, 0–1°E, and between 157 and 338 m above sea level (Fig. 1A). The Savannah region has few streams, but there are many lowlands and hydromorphic valley bottoms used for rice (*Oriza sativa* L.) cropping as monoculture or in rotation with vegetable crops like African eggplant (*Solanum macrocarpon* L.), okra (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench), soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) or tomato (*Solanum lycopersicum* L.), in small fields of about 0.25 ha without chemical inputs. The region is one of the country's main cereal suppliers (MAEP-TOGO, 2013).

### 2.2. Site selection and sampling

The study was conducted in the northernmost part of the Savannah region during two rice-growing seasons (2012 and 2013). Sites were chosen using information provided by local public and private development actors, about accessible areas of rice fields with sites potentially infested by *R. fistulosa* within each prefecture. We selected 33 lowlands fields, each about 0.25 ha, during each cropping season, resulting in 66 fields selected for the two cropping seasons (Fig. 1B). We used a Triton Magellan 500 global positioning system (GPS) device to record spatial coordinates of the sampled sites (Supplementary Table S1).

### 2.3. Vegetation survey and data collection

In each rice field of about 0.25 ha, with a standardized cultivated rice crop density of  $10^6$  plant ha<sup>-1</sup> (Touré et al., 2009), an exhaustive floristic surveys was conducted with a whole field browsing technique. This method consists of an integral floristic survey of all weed species present by browsing the whole field until no new species was found. Using this method allows the inclusion of species even if they are heterogeneously distributed within the field (Chicouène, 2000). Weed species were identified using field guides of Akobundu and Agyakwa (1987), Johnson (1997), Le Bourgeois and Merlier (1995), and Merlier and Montegut (1982) and native versus exotic status, growth form and life history (annual versus perennial) were recorded. For each field, each species was assigned a qualitative abundance score on a scale of 0–3, 0 if the species was absent, 1 if present but rare, 2 if common and 3 if the species was very common. We then used the abundance score value for *R. fistulosa* to group sites as to their abundance of this hemiparasitic weed.

### 2.4. Statistical analysis

The species richness of weed communities among the four groups of sites that varied in *R. fistulosa* abundance were compared using a Kruskal-Wallis non-parametric test. Principal Coordinate Analyses (PCoA; Gower, 1966) were performed to reduce the dimensionality of the weed community data, either presence/absence or species abundance, because presence/absence and abundance may highlight different processes contributing to plant community structure (Cingolani et al., 2007), to allow us to visualise the communities among levels of infestation with *R. fistulosa*. Distance matrices of Jaccard's coefficient were calculated using presence/absence data and of Bray-Curtis's coefficient using abundance data. We tested whether geographical position, using longitude and latitude of the sites, or level of infestation with *R. fistulosa* explained significant variation in the weed communities at all sites, estimated by their positions on the PCoA axes. These tests were performed by PERMANOVA nonparametric permutation test (Anderson, 2001; Anderson and Walsh, 2013), implemented using the Adonis function in the vegan package (Oksanen, 2015). The method of Anderson (2001) was applied to non-Euclidean distance metrics since this test is based on the calculation of a Pseudo F-statistic to compare the average Euclidean distance of observation units (i.e. sites) from their group centroid in the Euclidean space defined by a Principal Coordinates Analysis. Significance and P-values were obtained using permutation methods (9999 permutations).

PERMDISP (i.e. tests of homogeneity of dispersion; Anderson, 2006) was performed to test whether sites with different levels of infestation with *R. fistulosa* varied in dispersion of their weed communities, measured either from presence/absence data (Jaccard's) or from species abundance scores (Bray-Curtis's coefficients). This test uses the ANOVA F-statistic to contrast among-group differences in the distance of sites from their type centroid (Heino, 2013), the null hypothesis being that biological dispersion was equal across groups.

Indicator species analysis (IndVal) was conducted to examine whether certain weed species were associated with particular levels of *R. fistulosa* infestation. Group-equalised options were used to account for differences in numbers of sites among the groups. The significance of the obtained values was evaluated using a permutation procedure (9999 permutations; Dufrene and Legendre, 1997). The number of indicator species significant at  $P < 0.05$  within each group was recorded. All analyses were carried out using the statistical software R version 3.2.0 (R Core Team, 2015) with packages *vegan* and *labdsv*.

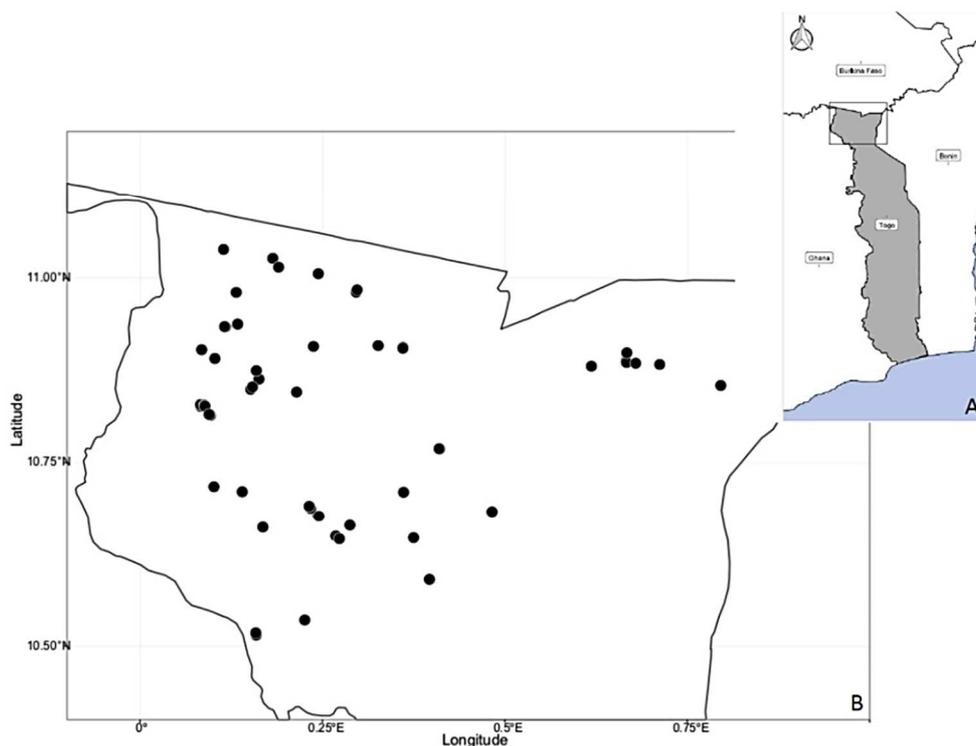


Fig. 1. Study area (A) and surveyed localities (black points) (B) in the area.

### 3. Results

#### 3.1. Weed species richness and abundance

We recorded 122 weed species (including *R. fistulosa*) over the 66 studied sites. Supplementary Table S2 lists all species and gives their family, native versus exotic status, annual versus perennial life history and growth form together with their frequency of occurrence among the 66 sites, and their mean abundance score in the sites where they occurred. There was no relationship between frequency of occurrence and local abundance where present. The two most widespread species, *Paspalum scrobiculatum*, Poaceae, and *Hyptis spicigera*, Lamiaceae, were respectively locally rare and quite common. Some rarely encountered species e.g., *Cynodon dactylon* (Poaceae) and *Pentodon pentandrus* (Rubiaceae) had high cover values when present, while the others were locally rare (see Supplementary Table S2).

#### 3.2. Weed community structure

Over all sites, specific richness ranged from seven to 52 species with a median value of 22 species (Table 1). The cumulative number of species recorded in sites with different levels of *R. fistulosa* infestation ranged from 69 for group "G1" to 98 for group "G3" (Table 1) and did not vary significantly among these groups of sites (Kruskal–Wallis  $\chi^2 = 4.597$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.204$ ).

Total weed community composition across sites with different levels of *R. fistulosa* infestation overlapped, with more than 50% of species being common between groups of sites. Table 1 summarizes species richness in different groups of sites, the number of species shared in common and the cumulative number found in pairs of groups. There was more floristic similarity between groups of sites without or with few *R. fistulosa* ("G0" and "G1") on the one hand and between groups of sites with high infestation levels ("G2" and "G3") on the other hand. Groups of sites that shared the most

Table 1

Species richness and floristic similarity, measured in numbers of species present, for groups of sites or pairs of groups of sites (for similarity) with different levels of *R. fistulosa* infestation (G0 = no *R. fistulosa*, G1 = low infestation level, G2 = intermediate infestation and G3 = high infestation level). For group similarity/overlap, the diagonal (bold numbers) represents the cumulative number of species found in each group of sites; numbers above the diagonal represent the cumulative number of species found in the two groups while numbers below the diagonal represent the number of species common to the two groups.

Group	Number of sites	Richness per site			Group similarity/Overlap			
		Min	Median	Max	G0	G1	G2	G3
G0	16	8	20	32	<b>76</b>	88	107	110
G1	8	10	22	27	57	<b>69</b>	104	107
G2	19	7	24	52	66	62	<b>97</b>	115
G3	23	12	23	37	64	60	80	<b>98</b>

species were groups "G2" and "G3" and the groups of sites that were the least floristically similar were groups "G1" and "G3".

Table 2 summarizes the PERMANOVA results that compare community composition among sites with different levels of *R. fistulosa* infestation after controlling for geographic position by first fitting longitude and latitude. Level of *R. fistulosa* infestation had a significant influence on species composition based on presence-absence data and relative species abundances over and above the effect of geographic proximity, though infestation level explained only little of the overall variance in community composition. Furthermore, the different groups showed similar biological dispersion, without significant heterogeneity in species composition (PERMDISP,  $F_{3,62} = 0.207$ ,  $P = 0.891$ ) or abundance ( $F_{3,62} = 0.317$ ,  $P < 0.813$ ). Indeed, variation in community structure, as measured by the mean distance from the group spatial median, was similar in the different groups. Visual inspection of the PCoA plots, based on presence-absence or abundance data of weed communities (Supplementary Figs. 1A and 1B), confirmed the PERMANOVA results, grouping "G2" and "G3" together, distinct from "G0" and "G1", which also grouped together.

Several species (49) occurred in all four groups of *R. fistulosa* infestation. However, eight species characteristic of a particular infestation level of *R. fistulosa* were identified: *Anilema beniniense* (Commelinaceae) and *Kyllinga pumila* (Cyperaceae), were indicators of "G0" sites without *R. fistulosa*, *Acroceras zizanioides* (Poaceae), and *Cyperus difformis* (Cyperaceae) were indicators of "G1" sites with low infestation level, *Alysicarpus ovalifolius* (Fabaceae) and *Eclipta prostrata* (Asteraceae) were indicators of G2 sites with intermediate-high infestation while *Bacopa decumbens* (Plantaginaceae) was associated with highly infested, "G3" sites.

#### 4. Discussion

We found a total of 122 weed species belonging to 28 plant families that co-occurred with *Rhamphicarpa fistulosa* in the lowland rice fields in northern Togo (Supplementary Table S2). The set of species is similar to those from lowland rice fields through the tropical regions of Africa or Asia, with the same species or genera being the most common (Caton et al., 2010; Kent et al., 2001; Rodenburg and Johnson, 2009). More broadly, Poaceae and Cyperaceae were the dominant weed families found here as well as in weed communities of rice cultivation areas throughout the world (Caton et al., 2010; Marnotte et al., 2006; Rodenburg and Johnson, 2009) suggesting a consistency of the weed flora of rice.

Some weed taxa found in our lowland fields are usually reported as weeds of hydromorphic or upland rice fields, underlining that several weed species can be found in more than one rice ecosystem (Rodenburg and Johnson, 2009). Because the rice cultivation area

we studied consisted of heterogeneous lowland un-banded fields, parts of these could flood following heavy precipitation, permitting the habitual weeds of hydromorphic rice culture to emerge while other parts remained above water, permitting the weeds of upland rice. Weed communities of rice are strongly influenced by cropping practice and water management (Kent et al., 2001) as well as altitude, soil characteristics including fertility, and weed control techniques (Smith, 1983). Indeed, other factors than *R. fistulosa* determine weed community composition and structure. To take these other factors into account, we controlled statistically for the effect of geographical position on our measures of community similarity, because more proximate sites are likely to be more similar for general factors. After controlling for geographic position, we nonetheless detected a significant influence of *R. fistulosa* abundance on weed communities, suggesting that *R. fistulosa* influences weed communities independent of, and over and above a general effect of geography.

*Rhamphicarpa fistulosa* is a generalist species inhabiting diverse plant communities (Rodenburg et al., 2015), co-occurring across a broad range of rice weed assemblages that include a dominant rice component together with weeds of varying life cycle (annual or perennial) and growth form. In the communities studied, specific richness did not differ significantly among communities with different levels of *R. fistulosa* infestation but community composition, estimated from presence-absence or from abundance data, did. The observed differences could be a cause of *R. fistulosa* infestation, if for example, community composition influences the probability of establishment of *R. fistulosa*. In experimental plant communities of varying diversity, the European hemiparasitic *Rhinanthus alectorolophus* showed poorer establishment in higher diversity communities and poorer seedling survival in the presence of plants of the family Fabaceae (Joshi et al., 2000). We found no evidence that more diverse communities resisted the establishment of this hemiparasitic plant better. We did find however, that some species were significantly associated with particular levels of infestation with *R. fistulosa*. It would be important to pursue this work with experimental studies to determine whether these species impede the establishment of this hemiparasite or whether they suffer disproportionately from infestation and hence are more common in the absence of *R. fistulosa*.

Indeed, alternatively, *R. fistulosa* infestation may cause changes in weed community structure if this hemiparasite has different effects on different host species, thereby changing competitive hierarchies (Gibson and Watkinson, 1991). *Rhamphicarpa fistulosa* is known to have negative effects on cereal crops including rice, millet, sorghum and maize but also on cowpea (Rodenburg et al., 2015), indicating that it is a generalist parasite with a broad host range causing harm to a large phylogenetic range of crop species. We expect *R. fistulosa* to predominantly infest rice, reducing the biomass and vigour of the rice crop, thereby generating open areas in the rice canopy that could be readily colonized by weed species. Indeed, *R. fistulosa* could play a role of keystone species (Paine, 1969; Press and Phoenix, 2005), opening opportunities for particular weed species by reducing the dominance of the rice crop, because it is often observed for hemiparasitic plants that loss of host biomass outstrips additional hemiparasite biomass (e.g., Ameloot et al., 2005; Davies et al., 1997; Matthies and Egli, 1999; but see Spasojevic and Suding, 2011).

Differential effects on particular weed species could nonetheless result in a neutral net effect on weed species richness if *R. fistulosa* impedes some species to the advantage of others. It would then be possible to have similar numbers of species in more and less heavily infested sites, if loss of preferred non-rice hosts was balanced by gain of non-preferred weed species. Indeed too little is known about host range and impact of *R. fistulosa* on different hosts.

**Table 2**  
PERMANOVA testing the effect of geographic position and level of *R. fistulosa* infestation on community composition a) estimated based on species presence/absence data (Jaccard's coefficients) and b) based on species abundance (Bray-Curtis coefficients).

Source	df	MS	F	p	R <sup>2</sup>
a)					
Longitude	1	0.671	2.564	0.0002	0.037
Latitude	1	0.693	2.645	0.0001	0.038
Rhamphicarpa	3	0.338	1.290	0.035	0.056
Error	60	0.262			
b)					
Longitude	1	0.593	2.770	0.0007	0.039
Latitude	1	0.653	3.050	0.0002	0.043
Rhamphicarpa	3	0.310	1.447	0.016	0.062
Error	60	0.214			

However, we suspect that *R. fistulosa* can indeed infect some weeds, because root connections were observed with *E. colona*, *Acroceras zizanioides* and *Setaria pumila* during the field survey (Houngbédji, pers. obs.). Furthermore, negative effects of *R. fistulosa* on its hosts may vary across environmental conditions, such as gradients of soil fertility, as has been shown for other parasitic plants (Davies and Graves, 2000; Pennings and Callaway, 1996). Therefore, the net impacts of *R. fistulosa* on weed communities may depend on its host range on these weed species, the weed community competitive interactions, and the environmental gradient among the infected rice fields.

The effect of *R. fistulosa* on weed communities is particularly interesting if this can influence the net effects of weeds and parasitism on the rice crop, possibly even reducing competition with some problematic weeds, that could partly compensate the negative effects of parasitism. *R. fistulosa* did not appear to influence weed community richness, but it is currently unclear whether communities with more weed species cause more yield loss to crops or not (Cierjacks et al., 2016; Syswerda and Robertson, 2014). Smith et al. (2010) even propose that higher weed diversity may contribute to broadening the soil resource pool diversity, thereby decreasing competition between weeds and crops. Nonetheless it is clear that some weeds do far more damage than others, so any modification in weed communities could influence the impact of weeds on the crop. Indeed, the most serious weeds of rice, belonging to the families Poaceae and Cyperaceae (Rodenburg and Johnson, 2009) were found more associated with plots of low than of high infestation. This could indicate that *R. fistulosa* reduced the abundance of these noxious weeds. Experimental studies are required to determine whether *R. fistulosa* is a cause or a consequence of these community differences, whether noxious weeds suffer disproportionately from infestation and hence are more common in the absence of *R. fistulosa*, and ultimately, the net effect of *R. fistulosa* on rice yield through its effect on other weeds of rice.

## 5. Conclusions

The lowland rice fields in the studied area, as in other areas, had high weed diversity including a high prevalence of *R. fistulosa*. Rice plants in infested sites thus likely suffer both *R. fistulosa* parasitism and competition from weeds. Weed hosts could also serve as reservoirs for the persistence of *R. fistulosa* during intercropping without rice. However, if some weed species are preferred hosts of *R. fistulosa*, this could modify the net effects of this hemiparasite on rice yield both by lowering parasitism pressure on rice and by suppressing some competitors. Differential effects of *R. fistulosa* on different weed species was suggested by the variation in weed community structure, but not in species richness, associated with variation in level of *R. fistulosa* parasitism. To judge whether different levels of *R. fistulosa* infestation was a cause or a consequence of the differences in community structure observed will require controlled experiments under greenhouse and field conditions on a number of possible host species. Such studies could elucidate whether some species impede establishment of *R. fistulosa*, making them useful as control measures for reducing infestation rates in rice cultivation areas, providing clues as to how weed management can influence the dynamics and the effects of this hemiparasite on rice. This will provide relevant recommendations to agricultural policy makers, extension agents and other stakeholders.

## Authors' contribution

TH, SGL and BN conceived and designed the study; TH carried out fieldwork; FD and JAS did the statistical analysis. All authors contributed to manuscript writing and correction.

## Acknowledgements

T. Houngbédji received a PhD fellowship from the Islamic Development Bank. We further acknowledge financial and logistic support by the ITRA "Institut Togolais de Recherche Agronomique" during data collection.

## Appendix A. Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2016.09.004>.

## References

- Akobundu, I.O., Agyakwa, C.W., 1987. A Handbook of West African Weeds. The International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan.
- Ameloot, E., Verheyen, K., Hermy, M., 2005. Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. and its effect on vegetation structure. *Folia Geobot.* 40, 289–310. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02803241>.
- Ameloot, E., Verlinden, G., Boeckx, P., Verheyen, K., Hermy, M., 2008. Impact of hemiparasitic *Rhinanthus angustifolius* and *R. minor* on nitrogen availability in grasslands. *Plant Soil* 311, 255–268. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-008-9640-2>.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Aust. Ecol.* 26, 32–46. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.ppx>.
- Anderson, M.J., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62, 245–253. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>.
- Anderson, M.J., Walsh, D.C.I., 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? *Ecol. Monogr.* 83, 557–574.
- Balasubramanian, V., Sie, M., Hijmans, R.J., Otsuka, K., 2007. Increasing rice production in Sub-Saharan Africa: challenges and opportunities. *Adv. Agron.* 94, 55–133. [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113\(06\)94002-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113(06)94002-4).
- Bao, G., Suetsugu, K., Wang, H., Yao, X., Liu, L., Ou, J., Li, C., 2015. Effects of the hemiparasitic plant *Pedicularis kansuensis* on plant community structure in a degraded grassland. *Ecol. Res.* 30, 507–515. <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-015-1248-4>.
- Becker, M., Johnson, D.E., Wopereis, M.C.S., Sow, A., 2003. Rice yield gaps in irrigated systems along an agro-ecological gradient in West Africa. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 166, 61–67. <http://dx.doi.org/10.1002/jpln.200390013>.
- Cameron, D.D., 2004. A Role for differential Host Resistance to the Hemiparasitic Angiosperm, *Rhinanthus Minor* L. in determining the Structure of Host Plant Communities? University of Aberdeen, UK. PhD Thesis.
- Cameron, D.D., Coats, A.M., Seel, W.E., 2006. Differential resistance among host and non-host species underlies the variable success of the hemi-parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Ann. Bot.* 98, 1289–1299. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcl218>.
- Cameron, D.D., White, A., Antonovics, J., 2009. Parasite-grass-forb interactions and rock-paper-scissor dynamics: predicting the effects of the parasitic plant *Rhinanthus minor* on host plant communities. *J. Ecol.* 97, 1311–1319. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01568.x>.
- Caton, B., Mortimer, M., Hill, J., Johnson, D., 2010. A Practical Field Guide to Weeds of Rice in Asia, second ed. International Rice Research Institute, Los Baños.
- Chicouène, D., 2000. Evaluation du peuplement de mauvaises herbes en végétation dans une parcelle: II - protocoles rapides pour un usage courant. *Phytoma* 524, 18–23.
- Cierjacks, A., Pommeranz, M., Schulz, K., Almeida-Cortez, J., 2016. Is crop yield related to weed species diversity and biomass in coconut and banana fields in northeastern Brazil? *Agric. Ecosyst. Environ.* 220, 175–183. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.006>.
- Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurruch, D.E., Renison, D., Diaz, S., 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *J. Veg. Sci.* 18, 911–920. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02607.x>.
- Davies, D.M., Graves, J.D., 2000. The impact of phosphorus on interactions of the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its host *Lolium perenne*. *Oecologia* 124, 100–106. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420050029>.
- Davies, D.M., Graves, J.D., Elias, C.O., Williams, P.J., 1997. The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: implications for the restoration of species-rich grasslands. *Biol. Conserv.* 82, 87–93. [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00010-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00010-4).
- Declerck, K., Bonte, D., Van Diggelen, R., 2013. The hemiparasite *Pedicularis palustris*: "Ecosystem engineer" for fen-meadow restoration. *J. Nat. Conserv.* 21, 65–71. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jnc.2012.10.004>.
- Demey, A., De Frenne, P., Baeten, L., Verstraeten, G., Hermy, M., Boeckx, P., Verheyen, K., 2015. The effects of hemiparasitic plant removal on community structure and seedling establishment in semi-natural grasslands. *J. Veg. Sci.* 26, 409–420. <http://dx.doi.org/10.1111/jvs.12262>.

- Dufrène, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345–366.
- Epperlein, L.R.F., Prestele, J.W., Albrecht, H., Kollmann, J., 2014. Reintroduction of a rare arable weed: competition effects on weed fitness and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.* 188, 57–61. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.011>.
- Fisher, J.P., Phoenix, G.K., Childs, D.Z., Press, M.C., Smith, S.W., Pilkington, M.G., Cameron, D.D., 2013. Parasitic plant litter input: a novel indirect mechanism influencing plant community structure. *New Phytol.* 198, 222–231. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.12144>.
- Gibson, C.C., Watkinson, A.R., 1989. The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78, 401–406. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00379116>.
- Gibson, C.C., Watkinson, A.R., 1991. Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. *Oecologia* 86, 81–87. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00317393>.
- Gibson, C.C., Watkinson, A.R., 1992. The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia* 89, 62–68.
- Grace, J.B., Anderson, T.M., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Adler, P.B., Harpole, W.S., Hautier, Y., Hillebrand, H., Lind, E.M., Pärtel, M., Bakker, J.D., Buckley, Y.M., Crawley, M.J., Damschen, E.L., Davies, K.F., Fay, P.A., Firn, J., Gruner, D.S., Hector, A., Knops, J.M.H., MacDougall, A.S., Melbourne, B.A., Morgan, J.W., Orrock, J.L., Prober, S.M., Smith, M.D., 2016. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature* 529, 390–393. <http://dx.doi.org/10.1038/nature16524>.
- Gower, J.C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53, 325–338. <http://dx.doi.org/10.1093/biomet/53.3-4.325>.
- Heide-Jørgensen, H.S., 2008. Parasitic Flowering Plants. Brill, Leiden.
- Heino, J., 2013. Environmental heterogeneity, dispersal mode, and co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecol. Evol.* 3, 344–355. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.470>.
- Houngbédji, T., Pocanam, Y., Shykoff, J., Nicolardot, B., Gibot-Leclerc, S., 2014. A new major parasitic plant in rice in Togo: *Rhizophora fistulosa*. *Cah. Agric.* 23, 357–365. <http://dx.doi.org/10.1684/agr.2014.0723>.
- Johnson, D.E., 1997. Les adventices en riziculture en Afrique de l'Ouest. Association pour le développement de la riziculture en Afrique de l'Ouest (ADRAO), Bouaké.
- Joshi, J., Matthies, D., Schmid, B., 2000. Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. *J. Ecol.* 88, 634–644.
- Kent, R., Johnson, D.E., Becker, M., 2001. The influences of cropping system on weed communities of rice in Côte d'Ivoire, West Africa. *Agric. Ecosyst. Environ.* 87, 299–307. [http://dx.doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00153-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00153-0).
- Le Bourgeois, T., Merlier, H., 1995. Adventices d'Afrique Soudano-sahélienne. CIRAD-CA, Montpellier.
- MAEP-TOGO, 2013. Aperçu général de l'agriculture togolaise à travers le pré-recensement. Recensement National de l'agriculture 2011–2014. Ministère de l'Agriculture de l'Élevage et de la pêche. Togo (MAEP-TOGO). Direction des Statistiques Agricoles, de l'Informatique et de la Documentation (DSID).
- Marnotte, P., Carrara, A., Dominati, E., Girardot, F., 2006. Plantes des rizières de Camargue. CIRAD-CFR, Montpellier.
- Marvier, M.A., 1998. Parasite impacts on host communities: plant parasitism in a California coastal prairie. *Ecology* 79, 2616–2623. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[2616:PIOHC]2.0.CO;2.
- Matthies, D., 1996. Interactions between the root hemiparasite *Melampyrum arvense* and mixtures of host plants: heterotrophic benefit and parasite-mediated competition. *Oikos* 75, 118–124.
- Matthies, D., Egli, P., 1999. Response of a root hemiparasite to elevated CO<sub>2</sub> depends on host type and soil nutrients. *Oecologia* 120, 156–161. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420050844>.
- Merlier, H., Montegut, J., 1982. Adventices Tropicales. ORSTOM, CIRAD-GERDAT & ENSH éditions, Montpellier.
- Müller, J., 2007. Herbaceous vegetation of seasonally wet habitats on inselbergs and lateritic crusts in West and Central Africa. *Folia Geobot.* 42, 29–61. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02835101>.
- Musselman, L.J., Press, M., 1995. Introduction to parasitic plants. In: Press, M.C., Graves, J.D. (Eds.), *Parasitic Plants*. Chapman and Hall, London, pp. 1–13.
- Oksanen, J., 2015. *Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: Vegan Tutorial*. R Doc. [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90124-3](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(88)90124-3).
- Ouedraogo, O., Neumann, U., Raynal-Roques, A., Sallé, G., Tuquet, C., Dembélé, B., 1999. New insights concerning the ecology and the biology of *Rhizophora fistulosa* (Scrophulariaceae). *Weed Res.* 39, 159–169.
- Paine, R.T., 1969. A note on trophic complexity and community stability. *Am. Nat.* 103, 91–93.
- Pennings, S.C., Callaway, R.M., 1996. Impact of a parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. *Ecology* 77, 1410–1419.
- Pennings, S.C., Callaway, R.M., 2002. Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia* 131, 479–489. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-002-0923-7>.
- Press, M.C., Graves, J.D., 1995. *Parasitic Plants*. Chapman and Hall, London.
- Press, M.C., Phoenix, G.K., 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytol.* 166, 737–751. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01358.x>.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Walker, K.J., Coulson, S.J., Gregory, S.J., Stevenson, M.J., 2004. Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *J. Appl. Ecol.* 41, 880–887. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00940.x>.
- R Development Core Team, 2015. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Rodenburg, J., Johnson, D.E., 2009. Weed management in rice-based cropping systems in Africa. *Adv. Agron.* 103, 149–218. [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113\(09\)03004-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113(09)03004-1).
- Rodenburg, J., Morawetz, J.J., Bastiaans, L., 2015. *Rhizophora fistulosa*, a wide-spread facultative hemi-parasitic weed, threatening rice production in Africa. *Weed Res.* 55, 118–131. <http://dx.doi.org/10.1111/wre.12129>.
- Smith, R.J., 1983. Weeds of major economic importance in rice and yield losses due to weed competition. In: Proceedings of the Conference on Weed Control in Rice. International Rice Research Institute, Los Baños, pp. 19–36.
- Smith, R.G., Mortensen, D.A., Ryan, M.R., 2010. A new hypothesis for the functional role of diversity in mediating resource pools and weed-crop competition in agroecosystems. *Weed Res.* 50, 37–48. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3180.2009.00745.x>.
- Spasojevic, M.J., Suding, K.N., 2011. Contrasting effects of hemiparasites on ecosystem processes: can positive litter effects offset the negative effects of parasitism? *Oecologia* 165, 193–200. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-010-1726-x>.
- Syswerda, S.P., Robertson, G.P., 2014. Ecosystem services along a management gradient in Michigan (USA) cropping systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 189, 28–35. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2014.03.006>.
- Touré, A., Becker, M., Johnson, D.E., Kone, B., Kossou, D.K., Kiepe, P., 2009. Response of lowland rice to agronomic management under different hydrological regimes in an inland valley of Ivory Coast. *F. Crop. Res.* 114, 304–310. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2009.08.015>.
- Watson, D.M., 2009. Parasitic plants as facilitators: more Dryad than Dracula? *J. Ecol.* 97, 1151–1159. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01576.x>.
- Westbury, D.B., Dunnett, N.P., 2007. The impact of *Rhinanthus minor* in newly established meadows on a productive site. *Appl. Veg. Sci.* 10, 121–129. doi:10.1658/1402-2001(2007)10[121:TORMI]2.0.CO;2.

Supplementary Table S-1. Sites characteristics for 2012 and 2013 sampling

N° site	Year	Latitude Decimal	Longitude Decimal	Altitude (m)	Group of sites
1	2012	11.02711 N	0.18239 E	291	G 3
2	2013	11.02680 N	0.18198 E	288	G 2
3	2012	11.01489 N	0.19005 E	275	G 3
4	2013	11.01496 N	0.18986 E	273	G 3
5	2012	11.03893 N	0.11447 E	304	G 2
6	2012	10.8874 N	0.66612 E	173	G 0
7	2012	10.88306 N	0.71224 E	160	G 0
8	2012	10.8546 N	0.79594 E	161	G 0
9	2012	10.88076 N	0.61868 E	196	G 0
10	2012	10.68295 N	0.48298 E	172	G 0
11	2013	10.68301 N	0.48244 E	165	G 0
12	2012	10.76829 N	0.41102 E	257	G 2
13	2013	10.76884 N	0.40997 E	258	G 0
14	2012	10.90661 N	0.36039 E	287	G 3
15	2013	10.9051 N	0.36025 E	272	G 3
16	2013	10.7097 N	0.36122 E	233	G 1
17	2013	10.88575 N	0.66688 E	164	G 0
18	2013	10.88476 N	0.67935 E	157	G 0
19	2013	10.89885 N	0.66723 E	175	G 0
20	2013	10.59042 N	0.39666 E	176	G 1
21	2013	10.64708 N	0.37493 E	204	G 0
22	2012	10.64947 N	0.26832 E	244	G 3
23	2013	10.6457 N	0.27325 E	229	G 2
24	2012	10.67778 N	0.24374 E	271	G 1
25	2013	10.67679 N	0.24518 E	265	G 1
26	2012	10.69083 N	0.23166 E	276	G 3
27	2013	10.6906 N	0.23191 E	279	G 3
28	2012	10.68752 N	0.23384 E	268	G 2
29	2012	10.71051 N	0.1401 E	235	G 1
30	2013	10.71041 N	0.14006 E	243	G 0
31	2012	10.71723 N	0.10127 E	240	G 0
32	2012	10.66162 N	0.16826 E	235	G 3
33	2013	10.66149 N	0.16839 E	219	G 3
34	2012	10.51473 N	0.1592 E	188	G 1
35	2013	10.51778 N	0.15871 E	183	G 0
36	2012	10.53511 N	0.22486 E	184	G 0
37	2013	10.53524 N	0.22589 E	168	G 1
38	2012	10.93414 N	0.11753 E	322	G 3
39	2013	10.93436 N	0.11584 E	320	G 2
40	2012	10.93733 N	0.13406 E	323	G 2
41	2013	10.93784 N	0.13378 E	319	G 3
42	2012	10.89128 N	0.10211 E	300	G 3
43	2013	10.89116 N	0.10264 E	300	G 2
44	2012	10.90309 N	0.08446 E	286	G 2
45	2012	10.82934 N	0.0835 E	290	G 3
46	2013	10.82868 N	0.08304 E	314	G 2

N° site	Year	Latitude Decimal	Longitude Decimal	Altitude (m)	Group of sites
47	2012	10.82784 N	0.08829 E	310	G 3
48	2013	10.82806 N	0.08829 E	307	G 3
49	2012	10.82617 N	0.08312 E	323	G 3
50	2013	10.82652 N	0.08891 E	316	G 3
51	2012	10.81409 N	0.09647 E	318	G 3
52	2013	10.8155 N	0.0946 E	313	G 3
53	2012	10.86325 N	0.16302 E	293	G 1
54	2013	10.84933 N	0.15169 E	284	G 2
55	2012	10.86325 N	0.16302 E	293	G 2
56	2013	10.85259 N	0.1541 E	287	G 3
57	2012	10.98102 N	0.29632 E	262	G 2
58	2013	10.98417 N	0.29755 E	277	G 2
59	2012	10.90879 N	0.32595 E	263	G 2
60	2013	10.90866 N	0.32643 E	263	G 2
61	2012	10.90757 N	0.23774 E	269	G 2
62	2012	10.84561 N	0.2146 E	338	G 2
63	2013	10.8747 N	0.15945 E	297	G 3
64	2013	11.00602 N	0.24439 E	248	G 2
65	2013	10.4303 N	0.1615 E	242	G 0
66	2013	10.9808 N	0.13186 E	313	G 3

Supplementary Table S-2. Weed species recorded during 2012 and 2013, weed life traits, frequency and mean score in plot they were recorded

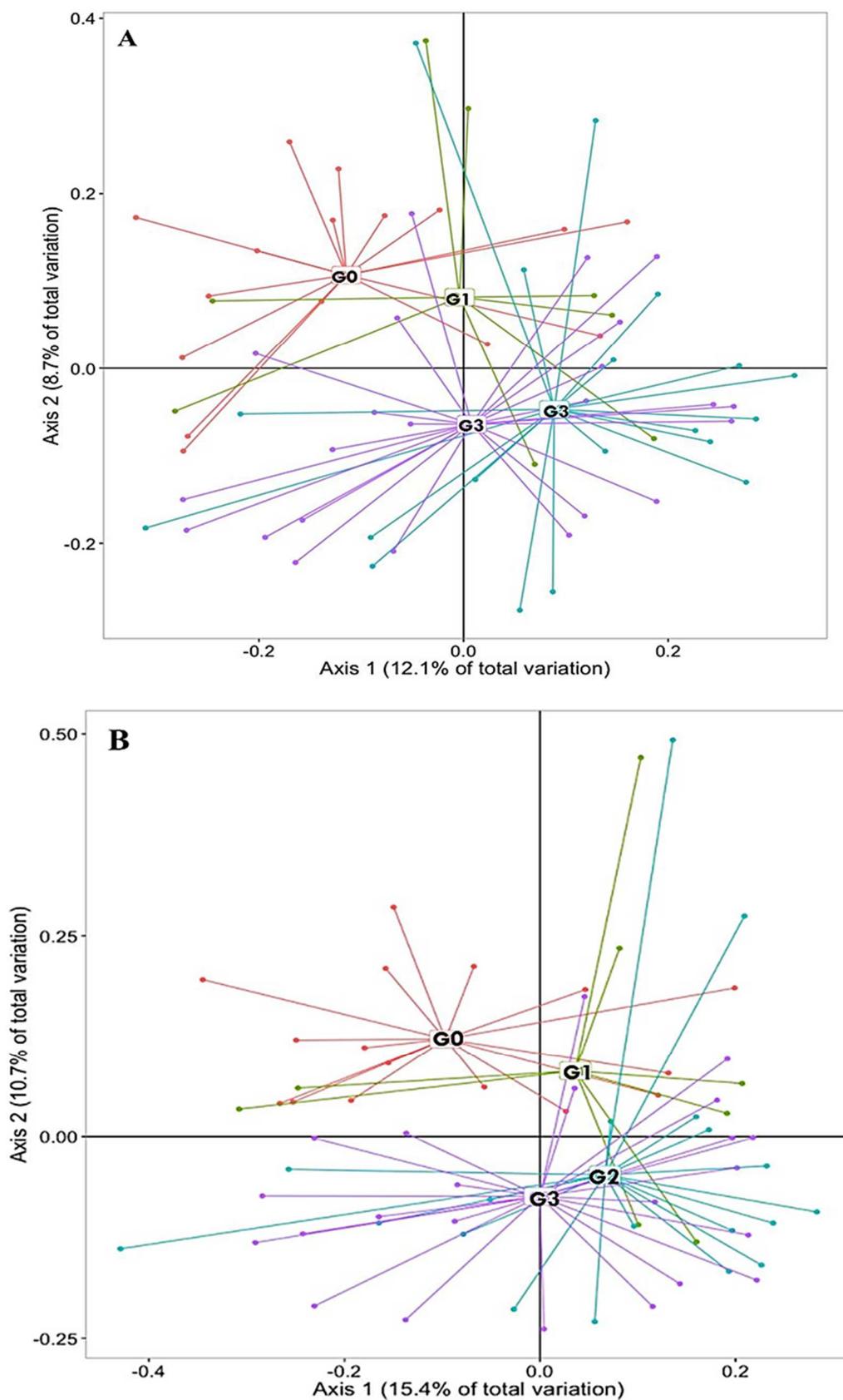
Species	Family	Status	Life History	Growth Form	Frequency (number of plots out of 66)	Mean score in plots where present
<i>Paspalum scrobiculatum</i> L.	Poaceae	Native	Annual or Perennial	Grass	60	1.37
<i>Hyptis spicigera</i> Lam.	Lamiaceae	Exotic	Annual	Herb	59	2.27
<i>Ludwigia hyssopifolia</i> (Jacq.) Raven	Onagraceae	Native	Annual	Herb	55	2.15
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. & Schult.	Poaceae	Native	Annual	Grass	52	1.31
<i>Oldenlandia corymbosa</i> L.	Rubiaceae	Native	Annual or Perennial	Herb	50	1.20
<i>Rhamphicarpa fistulosa</i> (Hochst.) Benth.	Orobanchaceae	Native	Annual	Parasitic	50	2.30
<i>Digitaria horizontalis</i> Willd.	Poaceae	Native	Annual or short-lived perennial	Grass	49	1.46
<i>Ludwigia abyssinica</i> A. Rich.	Onagraceae	Native	Annual or Perennial	Shrub	44	1.49
<i>Melochia corchorifolia</i> L.	Malvaceae	Native	Annual or Perennial	Herb	43	1.32
<i>Aneilema beniniense</i> (P. Beauv.) Kunth	Commelinaceae	Native	Annual	Herb	38	1.17
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	Asteraceae	Native	Annual or short-lived perennial	Herb	37	1.38
<i>Phyllanthus amarus</i> Sch. & Th.	Phyllanthaceae	Exotic	Annual	Herb	37	1.07
<i>Fimbristylis littoralis</i> Gaudich.	Cyperaceae	Exotic	Annual	Sedge	36	1.28
<i>Echinochloa colona</i> (L.) L.	Poaceae	Native	Annual	Grass	34	1.53
<i>Cyperus pustulatus</i> Vahl.	Cyperaceae	Native	Annual	Sedge	33	1.82
<i>Pycneus macrostachyos</i> (Lam.) Raynal	Cyperaceae	Native	Annual	Sedge	29	1.49
<i>Alysicarpus ovalifolius</i> (Sch. & Th.) J. Léonard	Fabaceae	Native	Annual	Herb	28	1.00
<i>Bacopa decumbens</i> (Fernald) F.N. Williams	Plantaginaceae	Native	Annual	Herb	27	2.05
<i>Nelsonia canescens</i> (Lam.) Spreng.	Acanthaceae	Native	Annual	Herb	27	1.33
<i>Acroceras zizanioides</i> (Kunth) Dandy	Poaceae	Native	Perennial	Grass	26	1.38
<i>Cyperus</i> sp	Cyperaceae	Native	Annual or Perennial	Sedge	26	2.36
<i>Kyllinga squamulata</i> Th. ex Vahl	Cyperaceae	Native	Annual	Sedge	23	1.23
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Rubiaceae	Native	Annual	Herb	23	1.04
<i>Acalypha segetalis</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	Native	Annual	Herb	21	1.04
<i>Commelina subulata</i> Roth	Commelinaceae	Native	Annual	Herb	21	1.28
<i>Basilicum polystachyon</i> (L.) Moench.	Lamiaceae	Native	Annual or Perennial	Herb	20	1.50
<i>Eragrostis tenella</i> (L.) P.Beauv. ex Roem. & Schult.	Poaceae	Native	Annual	Grass	20	1.07

Species	Family	Status	Life History	Growth Form	Frequency (number of plots out of 66)	Mean score in plots where present
<i>Pycnus flavescens</i> (L.) P.Beauv. ex Rchb.	Cyperaceae	Native	Annual or Perennial	Sedge	19	2.29
<i>Spermacoe stachydea</i> DC.	Rubiaceae	Native	Annual	Herb	19	1.00
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	Asteraceae	Exotic	Annual	Herb	17	1.13
<i>Cyperus squarrosus</i> L.	Cyperaceae	Native	Annual	Herb	17	1.09
<i>Panicum subalbidum</i> Kunth	Poaceae	Native	Annual or Perennial	Grass	17	1.09
<i>Cyperus haspan</i> L.	Cyperaceae	Native	Perennial	Sedge	16	1.50
<i>Lipocarpa sphacelata</i> (Vahl) Kunth	Cyperaceae	Native	Annual	Herb	16	1.44
<i>Corchorus</i> sp	Malvaceae	Native	Annual	Herb	15	1.00
<i>Euphorbia hirta</i> L.	Euphorbiaceae	Exotic	Annual	Herb	15	1.00
<i>Oryza longistaminata</i> A. Chev. & Roehr.	Poaceae	Native	Perennial	Grass	15	2.08
<i>Bacopa floribunda</i> (R.Br.) Wettst.	Plantaginaceae	Native	Annual	Herb	13	2.43
<i>Ipomoea aquatic</i> Forssk.	Convolvulaceae	Native	Annual or Perennial	Climber	13	1.00
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) P.Beauv.	Poaceae	Native	Annual or short-lived perennial	Grass	12	1.13
<i>Eragrostis tremula</i> (Lam.) Hochst. ex Steud.	Poaceae	Native	Annual	Grass	12	1.06
<i>Stachytarpheta angustifolia</i> (Mill.) Vahl	Verbenaceae	Native	Annual	Herb	12	1.17
<i>Cyperus esculentus</i> L.	Cyperaceae	Exotic	Annual or Perennial	Sedge	11	1.23
<i>Leersia hexandra</i> Sw.	Poaceae	Native	Perennial	Grass	11	1.11
<i>Leucas martinicensis</i> (Jacq.) R. Br.	Lamiaceae	Native	Annual	Herb	11	1.14
<i>Vernonia galamensis</i> (Cass.) Less.	Asteraceae	Native	Annual	Herb	11	1.00
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC.	Asteraceae	Exotic	Annual	Shrub	10	1.00
<i>Commelina</i> sp	Commelinaceae	Native	Annual	Herb	10	1.00
<i>Commelina benghalensis</i> L.	Commelinaceae	Native	Annual or Perennial	Herb	10	1.00
<i>Cyperus iria</i> L.	Cyperaceae	Native	Annual	Sedge	10	1.60
<i>Eragrostis turgida</i> (Schumach.) de Wild.	Poaceae	Native	Annual	Grass	9	1.08
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven	Onagraceae	Native	Annual or Perennial	Herb	9	1.17
<i>Cyanotis lanata</i> Benth.	Commelinaceae	Native	Annual	Herb	8	1.21
<i>Ipomoea eriocarpa</i> R.Br.	Convolvulaceae	Native	Annual	Climber	8	1.00
<i>Ammannia auriculata</i> Willd.	Lythraceae	Native	Annual	Herb	7	1.14
<i>Ammannia prieuriana</i> Guill. & Perr.	Lythraceae	Native	Annual	Herb	7	1.08
<i>Cleome coeruleo-rosea</i> Gilg & Ben.	Cleomaceae	Native	Annual	Herb	7	1.00
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Poaceae	Native	Annual	Grass	7	1.00
<i>Fimbristylis ferruginea</i> (L.) Vahl	Cyperaceae	Native	Perennial	Sedge	7	1.00
<i>Kyllinga pumila</i> Michaux	Cyperaceae	Native	Annual or Perennial	Sedge	7	1.00

Species	Family	Status	Life History	Growth Form	Frequency (number of plots out of 66)	Mean score in plots where present
<i>Mollugo nudicaulis</i> Lam.	Molluginaceae	Native	Annual	Herb	7	1.10
<i>Physalis angulata</i> L.	Solanaceae	Exotic	Annual	Herb	7	1.00
<i>Alternanthera sessilis</i> (L.) R.Br. ex DC.	Amaranthaceae	Exotic	Annual or Perennial	Herb	6	1.00
<i>Chamaecrista mimosoides</i> (L.) Greene	Fabaceae	Native	Annual or short-lived perennial	Herb	6	1.00
<i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R.Br.	Poaceae	Native	Annual	Grass	6	1.00
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	Malvaceae	Native	Perennial	Shrub	6	1.00
<i>Thelepogon elegans</i> Roem. & Schult.	Poaceae	Native	Annual	Grass	6	1.00
<i>Triumfetta rhomboidea</i> Jacq.	Malvaceae	Native	Annual or Perennial	Herb	6	1.00
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) Irwin & Barneby	Fabaceae	Native	Annual or short-lived perennial	Shrub	5	1.00
<i>Crotalaria goreensis</i> Guill. & Perr.	Fabaceae	Native	Annual or Perennial	Herb	5	1.00
<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) W.Clayton	Poaceae	Native	Annual	Grass	5	1.58
<i>Bulbostylis hispidula</i> (Vahl) R.W.Haines	Cyperaceae	Native	Annual or Perennial	Sedge	4	1.00
<i>Celosia trigyna</i> L.	Amaranthaceae	Native	Annual	Herb	4	1.00
<i>Cleome monophylla</i> L.	Cleomaceae	Native	Annual	Herb	4	1.00
<i>Commelina nigritana</i> Benth. var. <i>gambiae</i> (C.B.Clarke) Brenan	Commelinaceae	Native	Annual	Herb	4	1.50
<i>Corchorus olitorius</i> L.	Malvaceae	Native	Annual	Herb	4	1.00
<i>Corchorus tridens</i> L.	Malvaceae	Native	Annual	Herb	4	1.17
<i>Cyperus difformis</i> L.	Cyperaceae	Native	Annual	Sedge	4	1.50
<i>Oryza barthii</i> A. Chev.	Poaceae	Native	Annual or Perennial	Grass	4	1.75
<i>Spermacoce filifolia</i> (Sch. & Th.) J.-P. Lebrun & Stork	Rubiaceae	Native	Annual	Herb	4	1.25
<i>Brachiaria lata</i> (Schum.) C.E. Hubb.	Poaceae	Native	Annual	Grass	3	1.00
<i>Crotalaria retusa</i> L.	Fabaceae	Cryptogenic	Annual or short-lived perennial	Herb	3	1.00
<i>Cucumis melo</i> L.	Cucurbitaceae	Native	Annual	Climber	3	1.00
<i>Eragrostis aspera</i> (Jacq.) Nees	Poaceae	Native	Annual	Grass	3	1.00
<i>Gomphrena celosioides</i> Mart.	Amaranthaceae	Exotic	Annual or short-lived perennial	Herb	3	1.00
<i>Hibiscus cannabinus</i> L.	Malvaceae	Exotic	Annual	Herb	3	1.00
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Amaranthaceae	Exotic	Annual	Shrub	2	1.50
<i>Bidens pilosa</i> L.	Asteraceae	Exotic	Annual	Herb	2	1.50
<i>Brachiaria deflexa</i> (Sch.) C.E. Hubb. ex. Robyns	Poaceae	Native	Annual	Grass	2	1.50
<i>Brachiaria jubata</i> (Fig. & De Not.) Stapf	Poaceae	Native	Perennial	Grass	2	1.00
<i>Centrosema pubescens</i> Benth.	Fabaceae	Native	Annual or Perennial	Shrub	2	1.00

Species	Family	Status	Life History	Growth Form	Frequency (number of plots out of 66)	Mean score in plots where present
<i>Commelina forskalaei</i> Vahl	Commelinaceae	Native	Annual or Perennial	Herb	2	1.00
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Pontederiaceae	Exotic	Perennial	Herb	2	1.50
<i>Indigofera hirsuta</i> L.	Fabaceae	Native	Annual or short-lived perennial	Shrub	2	1.00
<i>Ludwigia adscendens</i> (L.) H.Hara	Onagraceae	Native	Perennial	Herb	2	1.00
<i>Mariscus tenuis</i> Sw.	Cyperaceae	Native	Perennial	Sedge	2	1.00
<i>Marsilea minuta</i> L.	Marsileaceae	Native	Perennial	Herb	2	1.50
<i>Panicum repens</i> L.	Poaceae	Native	Perennial	Grass	2	1.00
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae	Exotic	Annual	Herb	2	1.00
<i>Scoparia dulcis</i> L.	Plantaginaceae	Native	Perennial	Herb	2	1.00
<i>Striga hermonthica</i> (Del.) Benth.	Orobanchaceae	Native	Annual	Parasitic	2	1.00
<i>Amaranthus spinosus</i> L.	Amaranthaceae	Exotic	Annual	Shrub	1	1.00
<i>Andropogon</i> sp	Poaceae	Native	Perennial	Grass	1	2.00
<i>Boerhavia diffusa</i> L.	Nyctagynaceae	Native	Perennial	Herb	1	1.00
<i>Boerhavia erecta</i> L.	Nyctagynaceae	Native	Annual	Herb	1	1.00
<i>Brachiaria villosa</i> (Lam.) A.Camus	Poaceae	Native	Annual	Herb	1	1.00
<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv.	Fabaceae	Exotic	Annual or Perennial	Shrub	1	1.00
<i>Cleome viscosa</i> L.	Cleomaceae	Native	Annual	Herb	1	1.00
<i>Commelina erecta</i> L.	Commelinaceae	Exotic	Annual	Herb	1	1.00
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Poaceae	Native	Perennial	Grass	1	3.00
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	Euphorbiaceae	Exotic	Annual or Perennial	Herb	1	1.00
<i>Euphorbia hyssopifolia</i> L.	Euphorbiaceae	Exotic	Annual	Herb	1	1.00
<i>Heteranthera callifolia</i> Rchb. ex Kunth	Pontederiaceae	Native	Annual or Perennial	Herb	1	1.00
<i>Mariscus longibracteatus</i> Cherm.	Cyperaceae	Native	Perennial	Sedge	1	1.00
<i>Ocimum americanum</i> L.	Lamiaceae	Native	Annual or short-lived perennial	Shrub	1	1.00
<i>Pennisetum polystachyon</i> (L.) Schult.	Poaceae	Native	Annual	Grass	1	1.00
<i>Pentodon pentandrus</i> (Sch. & Th.) Vatke	Rubiaceae	Native	Annual or short-lived perennial	Herb	1	2.00
<i>Sida rhombifolia</i> L.	Malvaceae	Exotic	Annual or Biannual	Shrub	1	1.00
<i>Sida urens</i> L.	Malvaceae	Native	Perennial	Shrub	1	1.00
<i>Sphenoclea zeylanica</i> Gaertn.	Sphenocleaceae	Native	Annual	Herb	1	1.00
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.	Asteraceae	Exotic	Annual	Herb	1	1.00

Supplementary Figure 1. PCoA result showing weed plant community structure for groups differing in level of *R. fistulosa* infestation using (A) presence-absence data based on Jaccard's coefficient and (B) species abundance data based on Bray-Curtis coefficient.



**Annexe 4. First Report of *Rhamphicarpa fistulosa* on Peanut (*Arachis hypogaea*), Soybean (*Glycine max*), and Tossa Jute (*Corchorus olitorius*) in Togo.**

Plant Disease, 2015, Volume 99, Number 11, page 1654

<http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-04-15-0429-PDN>

**DISEASE NOTES**

T. Houngbédji, INRA, UMR1347 Agroécologie, F-21000, Dijon, France, and ITRA/CRAL, BP 1163 Lomé, Togo; and S. Gibot-Leclerc, AgroSup Dijon, UMR1347 Agroécologie, F-21000, Dijon, France.

**Abstract**

*Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth. [syn. *Macrosiphon fistulosus* (Hochst.)] is a facultative hemiparasitic plant of the Orobanchaceae family (Olmstead *et al.* 2001). *Rhamphicarpa fistulosa* was identified as a potentially problematic parasitic weed in the 1990s; it is now reported in many countries across tropical Africa, as well as in Madagascar, New Guinea, and northern tropical Australia. *Rhamphicarpa fistulosa* commonly occurs in the natural vegetation of seasonally wet areas and in crops established on hydromorphic soils and inland valley swamps (Ouédraogo *et al.* 1999). It infests cereal crops such as maize (*Zea mays* L.), rice (*Oriza sativa* L.), sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench], and pearl millet (*Panicum miliaceum* L.), but rain-fed lowland rice has become its favorite host (Rodenburg *et al.* 2011). A field survey conducted from July to September in 2012 in northern Togo (between 10° and 11° N, 0° and 1° E, and between 160 and 338 m above sea level) revealed that peanut (*Arachis hypogaea* L.), soybean [*Glycine max* (L.) Merr.], and tossa jute (*Corchorus olitorius* L.) were infested by *R. fistulosa*. This parasitic plant was found on various types of soils, from clayey to sandy. The estimated yield losses were 6% for tossa jute, 7% for peanut, and 9% for soybean. The host symptoms observed were slower growth of peanut, soybean, and tossa jute, along with leaf chlorosis, lower fruit production, and numerous abortions. The infestation of peanut, soybean, and tossa jute crops was confirmed by verifying the attachment of *R. fistulosa* on peanut, soybean, and tossa jute roots. *R. fistulosa* plants height were between 15 and 54 cm. Mature plants had erect, slender, very branched, and glabrous stems. The leaves were oppositely arranged, 1 to 10 cm long, and pinnately divided into very narrow leaflets. The flowers were solitary, borne in axils of bracts, and had a funnel form, with 1 to 4 cm long peduncles. The corolla tube was narrow, with five oblong white petals. The calyx had five sepals welded at the base into a 0.5- to 2-mm-long tube. The stamens were inserted, ovary with long, slightly exerted style. The fruits were 5 to 15 mm long, 4 to 8 mm broad, asymmetrical, ovoid, 2-celled capsules containing numerous tiny dark brown to black seeds. The seeds were oval-shaped, 0.50 mm long and 0.15 mm broad, and formed dusting powder. Yentchabré Pocanam, a weed scientist and the director of the Togo's National Research Institute, Centre of the Littoral, confirmed the identity of *R. fistulosa* based on morphological characteristic details (Johnson 1997). Peanut, soybean, and tossa jute infestation by *R. fistulosa* was confirmed using a developed assay (Ouédraogo *et al.* 1999). To our knowledge, this is the first study reporting *R. fistulosa* infestation on peanut, soybean, and tossa jute in Togo. Since lowland peanut, soybean, and tossa jute production contributes to the national production in Togo, infestation by *R. fistulosa* could pose a serious threat to production of these crops.

**References**

- Johnson, D. E. 1997. Weeds of Rice in West Africa. W. Africa Rice Dev. Assoc. , Bouaké, Côte d'Ivoire.  
 Olmstead, R. G., *et al.* 2001. Am. J. Bot. 88: 348. 10.2307/2657024  
 Ouédraogo, O., *et al.* 1999. Weed Res. 39:159. 10.1046/j.1365-3180.1999.00133.x  
 Rodenburg, J., *et al.* 2011. Crop Prot. 30:1306. 10.1016/j.cropro.2011.06.007

### Annexe 5. Performance reproductive et impact de *R. fistulosa* sur le riz, soja et tomate



Planche A. Comparaison de la floraison et fructification de *R. fistulosa* (flèches rouges) sans hôte (A3, pot à l'extrême droite), et en présence du soja (A2 et A3, flèches noires montrant les gousses du soja), et de la tomate (A1, flèches noires montrant les fruits de la tomate).

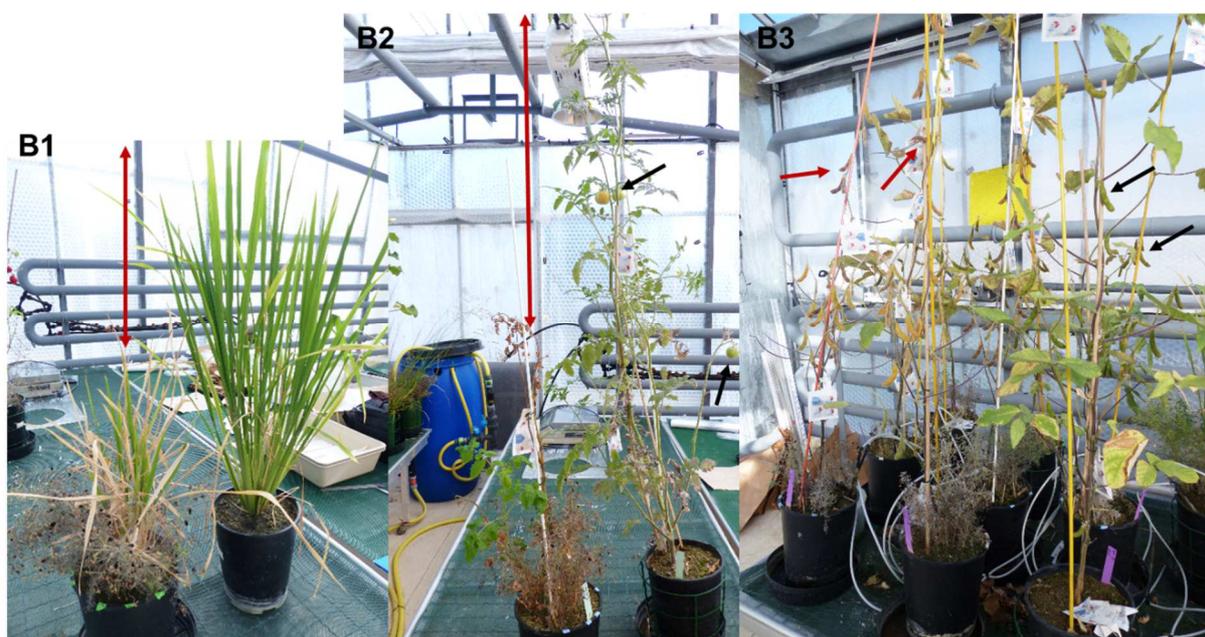


Planche B. Impacts de *R. fistulosa* sur le riz (B1, flèche rouge montrant la différence de hauteur des talles par rapport au témoin), sur la tomate (B2, flèche rouge montrant la différence de croissance par rapport au témoin avec présence-absence de fruits, flèches noires), et sur le soja (B3, le soja ayant peu souffert de la présence du parasite, produisant des gousses, flèches rouges, autant que le témoin, flèches noires).

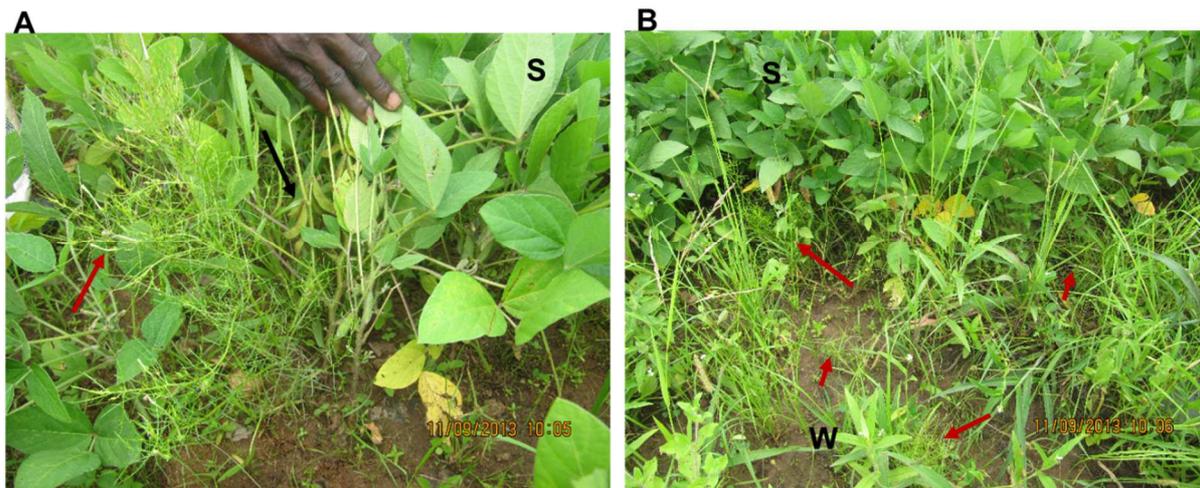
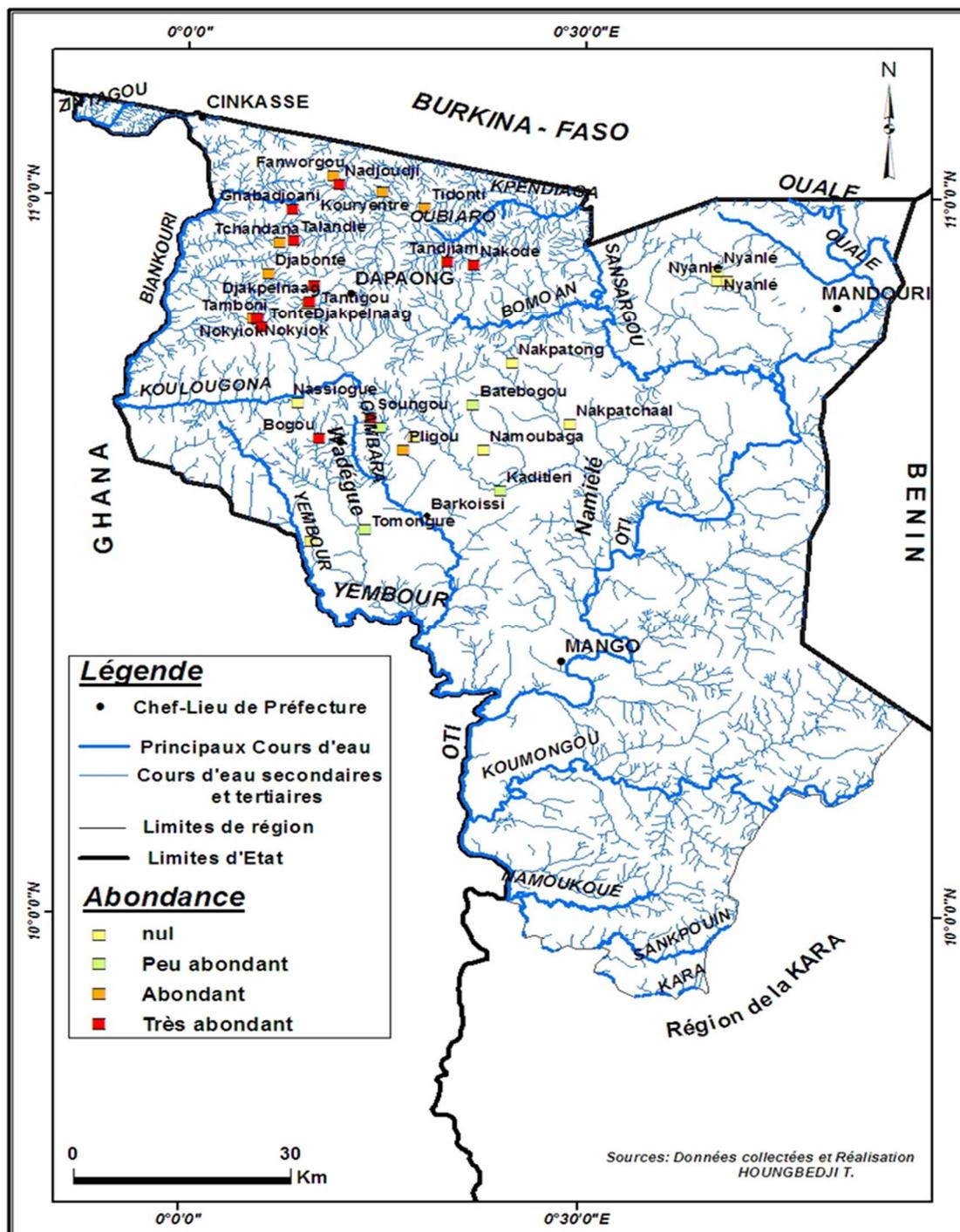


Planche C. Comparaison du développement et de la reproduction de *R. fistulosa* (A et B, flèches rouges) par rapport à son hôte le soja (S) au champ. A flèche noire montrant les gouses du soja, flèche rouge montrant *R. fistulosa* en floraison. B, même parcelle avec d'autres adventices (W) et plusieurs pieds de *R. fistulosa* au stade plantule (flèches rouges).

### Annexe 6. Carte du réseau hydrographique de la Région des Savanes(Togo) avec localisation des bas-fonds prospectés et leur niveaux d'infestation par *R. fistulosa*

Le réseau hydrographique est plus dense dans l'est (préfecture de Kpendjal, chef-lieu Mandouri) et le sud (préfecture de l'Oti) de la région où très peu de parcelles infestées a été trouvé.



**Annexe 7. Liste des échantillons de matériel végétal de *R. fistulosa* et de leur provenance**

Dans chaque bas-fond, 30 plants de *R. fistulosa* ont été échantillonnés individuellement sur un pied mère, et les pieds étaient distants d'au moins 5 m les uns des autres. Cela résulte en une accession de 450 plants de *R. fistulosa* mis à sécher dans des sachets kraft avec du gel silica.

<b>Prefecture</b>	<b>Localité</b>	<b>Bas-fond</b>	<b>Code</b>	<b>Latitude (N)</b>	<b>Longitude (E)</b>	<b>Altitude (m)</b>
Cinkassé	Fanworgou	Bangole	BA	11,026839	0,18146	299
Cinkassé	Nadjoudi	Nadjoudi	NA	11,01499	0,18848	277
Kpendjal	Nakpatong	Nabado	NL	10,90655	0,36048	284
Tone	Djabonte	Djabonte	DA	10,89141	0,10244	298
Tone	Djakpelnaag	Djakpelbaoug1	DK	10,84995	0,15029	288
Tone	Djakpelnaag	Djakpelbaoug2	DP	10,85227	0,15336	285
Tone	Nokyiok	Djambetote	DB	10,82815	0,08366	309
Tone	Tamboni	Feindibebaoug	TB	10,82668	0,0892	316
Tone	Nokyiok	Kandaog	KA	10,82565	0,08916	312
Tone	Talandle	Kankpe	TL	10,93763	0,13408	314
Tone	Gnabadjoani	Mobilebaoug	GA	10,9805	0,13185	318
Tone	Tonte	Sonkogle	TO	10,81429	0,0959	323
Tone	Tandjiam	Tandjiam	TD	10,90892	0,32604	265
Tone	Tantigou	Tantigou	TA	10,87454	0,15953	262
Tone	Tchandana	Tchapiong	TC	10,93456	0,11892	330

**Titre :** *Rhamphicarpa fistulosa* : infestation dans les bas-fonds rizicoles de la Région des Savanes (Togo) et étude des interactions hôte-parasite

**Mots clés :** *Rhamphicarpa fistulosa*, parasitisme, riz, interactions hôte-parasite, plantes adventices

Une des contraintes biotiques majeures de la riziculture de bas-fond au nord du Togo est l'adventice parasite *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth. Afin d'évaluer les options stratégiques pour contrôler efficacement *R. fistulosa*, notre étude a été conduite avec comme principaux objectifs : 1) l'identification de la répartition de *R. fistulosa* et l'étude des facteurs qui favorisent son infestation, 2) l'étude de l'impact des niveaux d'infestation sur la flore adventice du riz, et 3) la caractérisation des interactions hôte-parasite et de leurs impacts sur le développement de l'hôte et les performances reproductives du parasite. A l'issue des prospections de terrain, les plus fortes infestations ont été retrouvées sur des sols majoritairement à texture sableuse et très pauvres en matière organique.

Une flore adventice très diversifiée a été retrouvée en présence de *R. fistulosa*, certaines adventices pouvant être parasitées et constituer éventuellement un réservoir pour accroître le stock semencier du parasite. En conditions contrôlées, *R. fistulosa* se développe et se reproduit aussi bien sur le riz que sur la tomate, alors que le soja retarde la reproduction du parasite. La germination des graines de *R. fistulosa* est maximale en présence de graines de plantes cultivées ou adventices. Les graines nouvellement récoltées ont une dormance de plus de six mois, mais leur germination a été stimulée par la présence de phytohormones. En conclusion, les meilleures stratégies de lutte doivent impliquer le contrôle par les semis tardifs, les rotations culturales avec les légumineuses comme le soja, l'arachide ou le niébé, et les cultures maraîchères.

**Title :** *Rhamphicarpa fistulosa* : infestation in lowland rice fields in Savannah Region (Togo) and study of host-parasite interactions

**Keywords :** *Rhamphicarpa fistulosa*, parasitism, rice, host-parasite interactions, weeds

Main biotic constraints to rain-fed lowland rice cultivation in northern Togo include the parasitic weed *Rhamphicarpa fistulosa* (Hochst.) Benth. In order to evaluate efficient strategies to control *R. fistulosa*, our study was performed taking into account the following main objectives: 1) Identification of the distribution of *R. fistulosa* and study of the factors favouring its infestation, 2) Study of the impacts of infestation levels on rice weed communities, and 3) Characterization of the host-parasite interactions and their impacts on the host development and the parasite reproduction. Following fields investigations, highest infestations were observed on sandy soils with low levels of organic matter.

In addition, weed flora found in the presence of *R. fistulosa* was much diversified and some weeds were found to be parasitized and could possibly constitute reservoirs to increase the seed stock of the parasite. In controlled experiments, *R. fistulosa* grown and reproduced better on rice and tomato crops, than on soybean which delayed the reproduction of the parasite. Germination of *R. fistulosa* seeds was stimulated in presence of cultivated crops or weeds. New collected seeds shown six months dormancy but their germination was stimulated in presence of phytohormones. In conclusion, the best strategies to control *R. fistulosa* must include delayed sowing, crop rotation with leguminous species (i.e. soybean, peanut or cowpea) and vegetable crops.