



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE
المدرسة الوطنية العليا للفلاحة الحراش-الجزائر
ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE
EI-HARRACH –ALGER

Thèse

En vue de l'obtention du diplôme de Doctorat 3^{ème} cycle LMD

Spécialité : Amélioration des productions végétales et agriculture durable

Thème

Génétique d'association sous stress hydrique chez le maïs

Présentée par : Mlle. RIDA Soumeya

Membres de jury

Président : M. KHELIFI Lakhdar

Professeur, ENSA, Alger

Directeur de thèse : M. MEKLIICHE Arezki

Professeur, ENSA, Alger

Examineurs : M. MEFTI Mohammed

Professeur, ENSA, Alger

M^{me}. BENKHERBACHE Nadjat

Professeur, Université Mohamed Boudiaf, M'sila

M. BENBELKACEM Abdelkader

Directeur de recherche, INRAA

Année universitaire : 2022-2023

Dédicace

Je dédie ce modeste travail à :

Mes chers parents, qui étaient toujours à mes côtés,

Mes frères et ma sœur, qui ont toujours cru en moi,

À toute ma famille et tous mes amis,

Et à toute personne qui m'a soutenu et encouragé, avec un mot, un geste ou un sourire pendant ce trajet qui n'était pas facile certes, mais très riche en expériences.

A la mémoire de M. DJEMEL, paix à son âme

Soumeya

Remerciements

Je remercie avant tout dieu le tout puissant de m'avoir guidé et illuminé mon chemin afin de dépasser tous les obstacles, sa bénédiction m'a beaucoup aidé pour mener à bien ce travail.

Tout d'abord, je tiens à remercier le défunt M. DJEMEL Abderrahmane, ex-professeur à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique (ENSA) et mon premier directeur de thèse, pour son suivi et ses recommandations, et qui aurait été très fier de voir ce projet aboutir. Que dieu vous accepte dans son vaste paradis.

Je ne saurais exprimer ma plus grande reconnaissance à M. MEKLIICHE Arezki, professeur à l'ENSA et mon directeur de thèse actuel, d'avoir accepté de continuer ce travail. Je le remercie profondément pour sa confiance, ses encouragements, ses orientations et la qualité de son encadrement, veuillez trouver ici l'expression de ma respectueuse considération.

Je tiens à exprimer mes remerciements les plus sincères aux membres du jury, qui ont accepté d'évaluer cette thèse de doctorat. A M. KHELIFI Lakhdar., professeur à l'ENSA pour l'honneur qu'il m'a accordé en acceptant de présider le jury de cette thèse. A Mme. BENKHERBACHE Nadjat, professeur à l'université Mohammed Boudiaf M'sila, M. MEFTI M., professeur à l'ENSA, M. BENBELKACEM Abdelkader, directeur de recherche à l'INRAA, qui m'ont honoré avec leur présence dans le jury et d'avoir accepté d'examiner et d'évaluer ce travail.

Je tiens à remercier Mme Ana López Malvar, chercheur à l'université de Vigo, Espagne, pour sa gentillesse, sa disponibilité, son aide et sa contribution dans la réalisation de ce travail.

Mes remerciements s'adressent à M. Pedro REVILLA, chercheur à Misión Biológica de Galicia (CSIC), Espagne, pour sa modestie, son aide et son suivi.

Je tiens à remercier Mme. MEKLIICHE Leila pour son aide, et sa correction du document.

Un remerciement spécial pour Mlle. DJOUADI Karima doctorante à l'ENSA, pour sa présence, son soutien, et son aide inestimable lors des moments passés en station expérimentale.

J'exprime ma gratitude à tous les professeurs de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique, pour leur dévouement et leur assistance tout au long de mes études universitaires.

A tous ceux qui ont contribué à la réalisation de ce modeste travail et qui m'ont soutenu de près comme de loin, tout au long de ces années, je vous dis merci.

RIDA Soumeya

Résumé

La présente étude a été menée dans le cadre de l'amélioration du maïs face au stress hydrique, où l'objectif général était d'étudier la régulation génétique de la tolérance au stress hydrique chez le maïs lors de différents stades de son développement allant de la germination jusqu'à l'achèvement du cycle de la culture.

L'objectif de la première partie de cette étude conduite dans une chambre de culture est la détection des régions génomiques et gènes candidats impliqués dans la réponse au stress hydrique pendant la germination et le développement des semis. Nous avons évalué 420 RILs avec leurs parents provenant d'une population multiparentale (MAGIC) avec un stress hydrique induit par le PEG à la germination et pendant le développement des semis. Une étude d'association à l'échelle du génome (GWAS) a été réalisée pour identifier les régions génomiques associées à la tolérance au stress hydrique. L'étude GWAS a identifié 16 et 28 SNPs significativement associés aux paramètres étudiés dans les conditions normales et de stress, respectivement. Parmi les SNPs détectés, deux SNPs avaient des associations significatives avec plusieurs paramètres avec des corrélations positives élevées, suggérant un contrôle génétique pléiotropique. D'autres SNPs étaient situés dans des régions qui abritaient des QTLs majeurs dans des études antérieures, et colocalisées avec des QTLs pour la tolérance au froid précédemment publiés pour cette population MAGIC. Les régions génomiques comprenaient plusieurs gènes candidats liés aux stress et au développement des plantes. Il s'agit notamment de nombreux gènes et de facteurs de transcription impliqués dans la germination, les caractéristiques des semis et la tolérance à la sécheresse.

D'autre part, la GWAS réalisée lors de la deuxième partie conduite sur le terrain en évaluant 318 lignées pures issues d'un panel d'association, nous a permis d'identifier 91 et 114 SNPs significativement associés au rendement et aux paramètres corrélés (vigueur, floraison mâle et femelle, ASI, hauteur de la plante, surface foliaire, sénescence, longueur de l'épi, nombre de rangées par épi et poids de mille grains) dans les conditions normales et de stress hydrique, respectivement. Parmi ces SNPs, six étaient significativement associés avec la surface foliaire dans les deux conditions suggérant un contrôle génétique commun. Les différents SNPs détectés correspondaient à 62 et 89 QTLs dans les conditions normales et de stress hydrique, respectivement, où la majorité des QTLs étaient associés au rendement. Plusieurs QTLs étaient localisés dans des régions génomiques importantes impliquées dans la réponse à différents stress biotiques et abiotiques.

Les analyses actuelles fournissent des informations et des outils pour des études ultérieures et des programmes de sélection pour améliorer la tolérance au stress hydrique.

Mots clés : Maïs, stress hydrique, étude d'association à l'échelle du génome (GWAS), germination, rendement, intervalle anthèse-soies, gènes candidats.

ملخص

أجريت الدراسة الحالية في سياق تحسين الذرة ضد الإجهاد المائي، حيث الهدف الرئيسي هو دراسة التنظيم الوراثي لتحمل الجفاف عند الذرة خلال مراحل تطوره المختلفة من الإنبات إلى المرحلة النهائية من دورة النبات.

الهدف من الجزء الأول من هذه الدراسة الذي تم إجراؤه في غرفة النمو هو الكشف عن المناطق الجينومية والجينات المرشحة المشاركة في الاستجابة للإجهاد المائي عند الإنبات وأثناء نمو الشتلات في الذرة. قمنا بتقييم 420 من RILs مع آبائهم من (MAGIC) مع الإجهاد المائي الناجم عن PEG عند الإنبات وأثناء نمو الشتلات. تم إجراء دراسة الارتباط على مستوى الجينوم (GWAS) لتحديد المناطق الجينومية المرتبطة بتحمل الإجهاد المائي. حددت دراسة GWAS 28 و 16 SNPs المرتبطة بشكل كبير بالمعلومات التي تمت دراستها في ظل الظروف العادية وظروف الإجهاد ، على التوالي. من بين SNPs المكتشفة ، كان لاثنتين من SNPs ارتباطات مهمة مع العديد من المعلومات ذات الارتباطات الإيجابية العالية ، مما يشير إلى التحكم الوراثي متعدد الاتجاهات. تم تحديد SNPs الأخرى في المناطق التي كانت تؤوي QTLs الرئيسية في الدراسات السابقة ، وتشارك مع QTLs التي تم نشرها مسبقاً لتحمل البرودة لهذه المجموعة MAGIC اشتملت المناطق الجينومية على العديد من الجينات المرشحة المتعلقة بإجهاد النبات وتطوره. وتشمل هذه العديد من الجينات وعوامل النسخ المشاركة في الإنبات وخصائص الشتلات وتحمل الجفاف .

في الجزء الثاني من الدراسة ، تم إجراء GWAS على نبات الذرة المزروع في الحقل من خلال تقييم 318 سلالة نقيّة من هذا النبات تنتمي الى panel ، مما سمح لنا بتحديد 91 و 114 من SNPs المرتبطة بشكل كبير بالمحاصيل والمعلومات المرتبطة فيما بينها (النشاط ، تكوين الأزهار الذكورية و الأنثوية ، ASI ، ارتفاع النبات ، مساحة الورقة ، الضمور ، طول السنبل ، عدد الصفوف لكل سنبل ووزن الألف حبة) في الظروف العادية وظروف الجفاف ، على التوالي. من بين هذه الأشكال المتعددة ، ستة منها ارتبطت بشكل كبير بمنطقة الأوراق في كلتا الحالتين مما يشير إلى سيطرة وراثية مشتركة. تتوافق أشكال SNPs المختلفة المكتشفة مع 62 و 89 QTLs في ظل الظروف العادية وظروف الإجهاد المائي ، على التوالي ، حيث ارتبطت غالبية QTLs بالإنتاجية. تم وضع العديد من QTLs في مناطق جينومية مهمة تشارك في الاستجابة للضغوط الحيوية وغير الحيوية المختلفة. توفر التحليلات الحالية معلومات وأدوات للدراسات اللاحقة وبرامج التربية لتحسين تحمل الجفاف.

الكلمات المفتاحية: الذرة، الإجهاد المائي، دراسة الارتباط على مستوى الجينوم (GWAS) ، الإنبات ، المحصول ، فترة الازهار ، الجينات المرشحة.

Abstract

The present study was conducted in the context of maize improvement against drought stress, where the main objective was to study the genetic regulation of drought tolerance in maize during different stages of its development from germination to the final stage of the plant cycle.

The objective of the first part of this study carried out in a growth chamber was the detection of genomic regions and candidate genes involved in the response to water stress at germination and during seedling development in maize. We evaluated 420 RILs with their parents from a multiparent population (MAGIC) with PEG-induced drought at germination and during seedling development. A genome-wide association study (GWAS) was performed to identify genomic regions associated with water stress tolerance. The GWAS identified 28 and 16 SNPs significantly associated with the studied parameters under normal and stress conditions, respectively. Among the SNPs detected, two SNPs had significant associations with several parameters with high positive correlations, suggesting pleiotropic genetic control. Other SNPs were located in regions that harbored major QTLs in previous studies, and co-localized with previously published QTLs for cold tolerance for this MAGIC population. The genomic regions included several candidate genes related to plant stress and development. These include many genes and transcription factors involved in germination, seedling traits, and drought tolerance.

On the other hand, GWAS performed during the second part conducted in the field by evaluating 318 pure lines from an association panel, allowed us to identify 91 and 114 SNPs significantly associated with yield and correlated parameters (vigor, male and female flowering, ASI, plant height, leaf area, senescence, ear length, number of rows per ear and thousand kernel weight) under control and drought conditions, respectively. Among these SNPs, six were significantly associated with leaf area in both conditions suggesting a common genetic control. The different SNPs detected corresponded to 62 and 89 QTL under control and water stress conditions, respectively, where the majority of QTL were associated with yield. Several QTL were located in important genomic regions involved in the response to different biotic and abiotic stresses.

The current analyses provide information and tools for subsequent studies and breeding programs for improving drought tolerance.

Key words: maize, drought stress, Genome wide association study (GWAS), germination, yield, anthesis-silking interval, candidate genes.

Liste des abréviations

ABA: Acide abcissique

ADN : Acide désoxyribonucléique

AFLP : Amplified Fragment Length Polymorphism

AO: Ajustement osmotique

ASI: Anthesis silking interval (intervalle entre la floraison mâle et femelle)

CDW : Poids sec du coléoptile

CIMMYT : International Maize and Wheat Improvement Center

CK: Cytokinine

CL : Longueur du coléoptile

cM : centimorgan

ENSA : Ecole Nationale Supérieure Agronomique

ET : Eléments transposables

FF : le moment de la floraison femelle

FM: le moment de la floraison mâle

G% : Pourcentage de germination

GA: Gibberillic acid (Acide gibérrélique)

GBS: Genotyping by Sequencing (génotypage par séquençage)

GP : Genetic prediction (prédiction génétique)

GWAS: Genome wide association study (Etude d'association à l'échelle du génome)

HP : Hauteur de la plante

Kb : kilobases (1000 paires de bases)

LD: linkage disequilibrium (Déséquilibre de liaison)

LE : Longueur de l'épi

LRGB : Laboratoire des Ressource Génétiques et Biotechnologies

LSD: Least Significant Distance

MAF: Minor Allele Frequency

MAS : Marker Assisted Selection : la sélection assistée par marqueurs

NAM: Nested Association Mapping. Cartographie d'association intégrée

NGS: Next generation sequencing

NRE : Nombre de rangées par épi

Pb : Paire de bases

PEG : Polyéthylène glycol

PMG : Poids de mille grains

QTL: Quantitative trait locus

RAPD: Random Amplified Polymorphic DNA

RDT : Rendement en grain

RDW : Poids sec de la racine

RFLP: Restricted Fragment Length Polymorphism

RIL: Recombinant Inbred Line

RL : Longueur de la racine

ROS: Reactive Oxygen Species

RRS: Reduced-representation sequencing (séquençage à représentation réduite)

SBS: Sequencing by synthesis

SE : Erreur standard

SF : Surface foliaire

SNP: Single nucleotide polymorphism (polymorphisme mono-nucléotidique)

Vig : Vigueur

WGR: Whole-Genome Resequencing (reséquençage du génome entier)

Liste des tableaux

Tableau 1 : Lignées parentales de la population MAGIC évaluée.	31
Tableau 2 : Moyenne \pm E.S, CV (coefficient de variation), Asymétrie et aplatissement, Min. et Max. de la germination et des paramètres liés au développement des semis évalués sous stress hydrique obtenu par 200 g l ⁻¹ de Polyéthylène glycol 6000 et en conditions normales.	36
Tableau 3. Coefficients de corrélation entre les caractères liés à la germination et au développement des semis mesurés dans la population MAGIC évaluée sous stress hydrique (en-dessous de la diagonale) obtenu avec 200 g L-1 de Polyéthylène glycol 6000 et sous conditions normales (au-dessus de la diagonale).	38
Tableau 4. SNPs significativement associés aux paramètres liés à la germination et au développement des semis sous stress hydrique obtenu avec 200 g L-1 de Polyéthylène glycol 6000.	40
Tableau 5. SNPs significativement associés aux paramètres liés à la germination et au développement des semis sous conditions normales.	43
Tableau 6: Pluviométrie (mm) et températures (°C) pendant la période du cycle du maïs en 2019.	57
Tableau 7. Moyennes, héritabilités et rangs observés pour les différents paramètres mesurés chez les lignées consanguines d'un panel de maïs évaluées en conditions de stress hydrique. Les moyennes pour les testeurs ainsi que les LSD ^c sont également incluses.	64
Tableau 8 : Moyennes, héritabilités et rangs observés pour les différents paramètres mesurés chez les lignées consanguines d'un panel de maïs évaluées en conditions normales. Les moyennes pour les testeurs ainsi que les LSD ^c sont également incluses.	65
Tableau 9. Effet du traitement sur les différents paramètres ainsi que l'effet de l'interaction génotype-traitement.	66
Tableau 10: Coefficients de corrélations génotypiques entre les différents paramètres mesurés et évalués en conditions de stress (en dessous de la diagonale) et en conditions normales (au-dessus de la diagonale) pour les testeurs.	67
Tableau 11 : Coefficients de corrélations phénotypiques entre les différents paramètres mesurés et évalués en conditions de stress (en dessous de la diagonale) et en conditions normales (au-dessus de la diagonale) pour les témoins.	68
Tableau 12: Coefficients de corrélations entre les différents paramètres mesurés et évalués en conditions de stress hydrique (au-dessous de la diagonale) et en conditions normales (au-dessus de la diagonale).	70
Tableau 13: SNPs significativement associés aux différents paramètres étudiés en conditions normales.	74
Tableau 14: SNPs significativement associés aux différents paramètres étudiés en conditions de stress hydrique.	80

Liste des figures

Figure 1. Effet du stress hydrique sur le maïs	14
Figure 2. Procédure générale de la réalisation d'une GWAS	23
Figure 3: Schéma de la procédure utilisée pour développer les lignées consanguines recombinantes (RIL) qui constituent la population multiparentale de croisements de générations avancées (MAGIC) issue du croisement de huit fondateurs consanguins	32
Figure 4: Diagramme ombrothermique de la période allant du mois d'Avril jusqu'au mois d'Août....	58
Figure 5: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la vigueur en conditions normales.	85
Figure 6: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la floraison male en conditions normales.	86
Figure 7: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la floraison male en conditions normales.	86
Figure 8: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour l'intervalle anthèse-soie en conditions normales. .	87
Figure 9: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la hauteur de la plante en conditions normales.	87
Figure 10: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la surface foliaire en conditions normales.	88
Figure 11: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la sénescence en conditions normales.	88
Figure 12: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le rendement en conditions normales.	89
Figure 13 : Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le poids de mille grains en conditions normales. ..	89
Figure 14: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la longueur de l'épi en conditions normales.	90
Figure 15: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le nombre de rangées par épi en conditions normales.	90
Figure 16: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la vigueur en conditions de stress hydrique.	91
Figure 17: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la floraison male en conditions de stress hydrique.	91

Figure 18: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la floraison femelle en conditions de stress hydrique.	92
Figure 19: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour l'intervalle anthèse-soie en conditions de stress hydrique.	92
Figure 20: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la hauteur de plante en conditions de stress hydrique.	93
Figure 21: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la surface foliaire en conditions de stress hydrique.	93
Figure 22: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la sénescence en conditions de stress hydrique.....	94
Figure 23: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le rendement en conditions de stress hydrique.	94
Figure 24: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le poids de mille grains en conditions de stress hydrique.	95
Figure 25: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la longueur de l'épi en conditions de stress hydrique.	95
Figure 26: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le nombre de rangées par épi en conditions de stress hydrique.	96

Sommaire

Dédicace	
Remerciements	
Résumé	
Liste des abréviations.....	I
Liste des tableaux.....	III
Liste des figures.....	IV
Introduction générale	1
Synthèse bibliographique	
Chapitre I : Stress hydrique chez le maïs	5
1. Stratégies mises en œuvre par les plantes face au stress hydrique.....	5
2. Régulation des mécanismes d'adaptation et réponse des plantes au stress hydrique	6
2.1. Photosynthèse.....	7
2.2. Régulation hormonale	7
2.3. Transpiration et conductance stomatique	9
2.4. Morphologie et taille des racines.....	9
2.5. Ajustement osmotique.....	10
3. Effet du stress hydrique sur le maïs	10
3.1. Effet sur la phase végétative.....	11
3.1.1. Emergence	11
3.1.2. Croissance et développement	11
3.2. Effet sur la phase de reproduction.....	12
3.2.1. Développement du pollen.....	12
3.2.2. Développement des soies.....	12
3.2.3. Intervalle anthèse-soies (ASI).....	13
3.2.4. Développement de l'embryon, de l'endosperme et des graines	13
Chapitre II : Amélioration et dissection génétique de la tolérance au stress hydrique chez le maïs	15
1. Génome du maïs.....	15
2. Déterminisme génétique de la tolérance au stress hydrique chez le maïs	15
3. Marqueurs moléculaires	16
4. Technologies de séquençage de nouvelle génération (Next Generation Sequencing).....	17
4.1. Génotypage par séquençage	18
5. Méthodes de dissection génétique du stress hydrique	19
5.1. Cartographie des QTLs (Biparentale)	20
5.2. Etude d'associations à l'échelle du génome (Genome Wide Association Study (GWAS))	21

5.2.1 Facteurs affectant la puissance des GWAS	24
5.2.1.1. Variation phénotypique	24
5.2.1.2. Taille de la population	24
5.2.1.3. Structure de la population	25
5.2.1.4. Fréquence allélique	25
5.2.1.5. Déséquilibre de liaison (LD)	25
Partie 1 :	
<i>Dissection génétique de la germination et du développement des semis sous stress hydrique chez le maïs</i>	27
1. Introduction	27
2. Matériel et méthodes	30
2.1. Matériel végétal	30
2.2. Dispositif expérimental et collecte des données	33
2.3. Analyses statistiques	33
2.4. Sélection des SNPs, QTLs et gènes candidats	34
3. Résultats	35
3.1. Variation phénotypique et développement	35
3.2. Corrélations phénotypiques entre les caractères mesurés	37
3.3. Régions génomiques associées aux caractères liés à la germination et au développement des semis 38	
3.3.1. Conditions de stress hydrique	38
3.3.2. Conditions normales	41
3.4. Gènes candidats détectés dans les régions entourant les SNP significatifs	43
4. Discussion	45
5. Conclusion	53
Partie 2 :	
Cartographie d'association pour la tolérance au stress hydrique dans un panel mondial de maïs	
1. Introduction	54
2. Matériel et méthodes	57
2.1. Matériel végétal	57
2.2. Caractéristiques pédoclimatiques du site expérimental	57
2.3. Dispositif expérimental	58
2.4. Conduite de l'essai	59
2.5. Données phénotypiques	59
2.6. Analyses statistiques	61
3. Résultats	63
3.1. Variation phénotypique, moyennes et analyse de la variance	63

3.2.	Corrélations phénotypiques et génotypiques.....	66
3.2.1.	Corrélations génotypiques	66
3.2.2.	Corrélations phénotypiques	66
3.3.	Corrélations simples	69
3.4.	Régions génomiques associées aux différents paramètres en conditions normales.....	71
3.4.1.	Conditions normales	71
3.4.2.	Conditions de stress hydrique	78
4.	Discussion	97
5.	Conclusion	103
	Conclusion générale	104
	Références bibliographiques	
	<i>Annexes</i>	107

Introduction générale

Introduction

Les prévisions relatives aux changements climatiques entraînant des pressions abiotiques, telles que la sécheresse et d'autres stress liés à la température élevée, indiquent une augmentation de leur sévérité et de leur fréquence (Rosenzweig *et al.*, 2014) ainsi qu'une grande variabilité des précipitations au cours des 40 prochaines années (Harrison *et al.*, 2014 ; Zhao et Dai, 2015).

La sécheresse est l'un des principaux défis de l'agriculture à l'échelle mondiale, car c'est le stress abiotique le plus grave et le plus répandu qui entrave la productivité potentielle des cultures (Boyer *et al.*, 2013). La plupart des cultures sont sensibles à la sécheresse et subissent des pertes de rendement jusqu'à 50 % ou considérablement plus (Bray *et al.*, 2000).

Le maïs (*Zea mays* L.) est une espèce exigeante en eau (Rahel-Bouziane, 2006) et plus sensible à la sécheresse que les autres céréales (Bänziger et Araus, 2007 ; Thirunavukkarasu *et al.*, 2014). Par conséquent, les pertes économiques annuelles dues à la réduction de la production de maïs causée par le stress hydrique s'élèvent à 15-20 % (Boyer, 1982 ; Lobell *et al.*, 2011 ; Chen *et al.*, 2012 et Thirunavukkarasu *et al.*, 2014). La demande mondiale de maïs augmente en tant que source de nourriture, de fourrage et de matériaux industriels, parallèlement à l'augmentation exponentielle de la population humaine (Edmeades, 2008) où environ 193,7 Mha sont cultivés en maïs dans le monde, produisant 1147,7 Mt en 2019-2020 (FAOSTAT, 2020). Le stress futur causé par l'accélération du réchauffement climatique sera préjudiciable à la production du maïs (Webber *et al.*, 2018), plus de 20 % de la zone de culture du maïs sera affectée par la sécheresse, en particulier les principales zones de production de maïs d'Asie de l'Est, d'Amérique du Sud et d'Europe occidentale (Edmeades, 2013 ; Singh *et al.*, 2015). La production de maïs est donc menacée par l'augmentation de la sécheresse, des températures élevées et des précipitations irrégulières (Lobell *et al.*, 2014).

En Afrique, environ 40 % de la zone de culture du maïs est confrontée au stress hydrique qui entraîne des pertes de rendement d'environ 10-25 % (Fisher *et al.*, 2015). Rojas *et al.* (2011) affirment que la sécheresse est l'une des catastrophes liées au climat les plus fréquentes dans de grandes parties de l'Afrique, avec des conséquences souvent dévastatrices pour la sécurité alimentaire. Les pays d'Afrique du Nord ont une forte tendance au réchauffement climatique, en particulier le Maroc, l'Algérie et le Soudan, avec une augmentation prévue de la température moyenne de plus de 0,3 °C/décennie (Shi et Tao, 2014). Le rendement du maïs diminue d'environ 10 % lorsque la température augmente de 1 °C en Afrique du Nord. En Algérie, la production de maïs est d'environ 3221T avec un rendement de 61q/ha (FAOSTAT, 2022) où la culture est conduite en irrigué et cultivée principalement dans le sud du pays. Compte tenu de l'importance agricole et économique du maïs et des contraintes imposées par le changement climatique actuel, l'amélioration du maïs pour la tolérance

au stress hydrique est une priorité dans les programmes de sélection comme une partie importante de la solution pour stabiliser la production mondiale (Joshi *et al.*, 2016).

Le manque d'eau affecte les cultures à différents niveaux de leur croissance et de leur développement (Yordanov *et al.*, 2000), et affecte le maïs de la germination à la maturité (Aslam *et al.*, 2015). La germination, l'émergence, le développement végétatif ainsi que la croissance reproductive sont tous sensibles au stress hydrique, qui avec les changements climatiques peut coïncider à n'importe quel stade de développement de la culture (Aslam *et al.*, 2015). Par conséquent, l'identification de la régulation génétique de la tolérance au stress hydrique est d'une grande importance pour établir des programmes d'amélioration efficaces, de même, une identification des composantes génétiques conférant une tolérance multi-échelle est souhaitable pour faire face aux changements climatiques.

Différentes recherches ont été menées afin d'identifier les variétés tolérantes à la sécheresse (Álvarez-Iglesias *et al.*, 2018 ; Djemel *et al.*, 2018b ; Djemel *et al.*, 2019 ; Chibane *et al.*, 2021 ; Benchikh-Lehocine *et al.*, 2021), où avec l'avancement de la technologie, l'objectif de la recherche a changé de la caractérisation morphologique à l'identification des gènes responsables de la tolérance au stress hydrique.

Comme il s'agit d'une plante en C4, le maïs pourrait être une future culture céréalière importante, en raison de son potentiel à mieux se comporter dans des conditions de réchauffement climatique (Shikha *et al.*, 2021) et de son efficacité dans l'utilisation des réserves en eau et de la lumière pour produire un rendement élevé et une matière sèche importante (Badr *et al.*, 2020). C'est l'une des cultures les plus diversifiées au monde (Witt *et al.*, 2012), caractérisée par un haut degré de variabilité génétique dû à un processus de sélection prolongé avant sa diffusion de l'Amérique centrale vers les autres régions du monde (Matsuoka *et al.*, 2002 ; Doebley, 2004). Zaidi *et al.* (2010) ont affirmé qu'en utilisant des méthodes de sélection appropriées, il est possible d'évaluer la variabilité génotypique de la tolérance au stress hydrique chez le maïs et d'identifier les caractères liés à la tolérance à ce stress.

Le succès de l'amélioration pour la tolérance à la sécheresse est limité par l'amélioration classique seule, en particulier dans les conditions actuelles avec les changements rapides des régimes climatiques (Pandey *et al.*, 2014). L'intégration des progrès des outils et des ressources génomiques avec l'amélioration conventionnelle pourrait améliorer la capacité d'identifier les allèles uniques ou rares souhaitables à partir des collections de germoplasme (Varshney *et al.*, 2005). Contrairement aux méthodes conventionnelles, la génomique offre des possibilités plus larges de dissection des caractères quantitatifs en les décomposant en déterminants génétiques spécifiques, ouvrant ainsi la voie à la sélection assistée par marqueurs (MAS) et, à terme, au clonage des QTL et à leur manipulation directe par le biais du génie génétique (Tuberosa et Salvi, 2006 ; Oladosu *et al.*, 2019).

Comme la tolérance au stress hydrique est un caractère quantitatif à déterminisme polygénique, il est important de comprendre les mécanismes de régulation qui contrôlent les différentes réponses des plantes pour adopter les approches de sélection adéquates (Yordanov *et al.*, 2000) et une démarche de génétique quantitative va permettre de décomposer ce caractère complexe en multiples composantes et d'étudier les liaisons génétiques entre elles. De plus, la détermination du contrôle génétique des caractères quantitatifs peut être réalisée afin de relier le génotype au phénotype (Glowinski et Flint-Garcia, 2018).

La cartographie génétique est une stratégie puissante qui exploite les informations génomiques pour disséquer des caractères complexes et identifier les déterminants génétiques qui peuvent conduire à l'amélioration des cultures (Stange *et al.*, 2013). La cartographie d'association permet d'obtenir une résolution plus élevée que la cartographie traditionnelle des QTL et elle convient à la cartographie simultanée de plusieurs paramètres (Yan *et al.*, 2011). L'analyse d'association basée sur le déséquilibre de liaison (LD) a acquis une importance et une précision croissantes dans l'architecture génétique des caractères polygéniques des cultures, en raison d'une plus grande variation génétique, d'un plus grand nombre d'allèles et du nombre maximal de recombinants obtenus (Mackay, 2001 ; Yu et Buckler, 2006). Les études d'association à l'échelle du génome (GWAS), qui exploitent la variation naturelle et la recombinaison historique, sont apparues comme des outils alternatifs à la cartographie de liaison pour identifier des allèles supérieurs pour des caractères complexes, avec un gain de temps et une meilleure résolution cartographique (Rosenberg *et al.*, 2010 ; Yan *et al.*, 2011). En outre, le maïs est une plante modèle idéale pour mener des études d'association en raison de sa grande diversité génétique et de la décroissance rapide du déséquilibre de liaison (DL) à l'échelle du génome (Yan *et al.*, 2009).

L'étude d'association à l'échelle du génome (GWAS) est une technique largement adoptée pour décoder les associations génotype-phénotype chez de nombreuses espèces grâce aux progrès des technologies de séquençage de nouvelle génération (NGS) (Xiao *et al.*, 2017). Chez le maïs, la GWAS a été utilisée pour localiser les régions du génome associées à des caractères complexes (Buckler *et al.*, 2009 ; Weng *et al.*, 2011 ; Li H. *et al.*, 2013) et a contribué à la compréhension de la génomique fonctionnelle et de la génétique du maïs (Xiao *et al.*, 2017).

La GWAS a été largement utilisé chez le maïs comme un moyen efficace pour détecter des gènes candidats, Tian *et al.* (2011) ont déterminé la base génétique des paramètres importants de l'architecture des feuilles et ont identifié certains gènes clés. Revilla *et al.* (2016) , Yi *et al.* (2020), Yi *et al.* (2021) ont mené une GWAS dans une étude sur des lignées consanguines de maïs tempérées afin de trouver des gènes liés à la tolérance au froid, Wang *et al.* (2016a) ont réalisé une GWAS et identifié 42 gènes candidats qui contribuent à 55,2 % de la variation naturelle de la tolérance à la sécheresse

chez les plantules de maïs, en outre, plusieurs rapports GWAS sont disponibles sur d'autres gènes cibles pour l'amélioration des cultures (Xue *et al.*, 2013). L'inclusion de fondateurs plus diversifiés est un moyen d'augmenter encore la résolution de la cartographie GWAS (Xiao *et al.*, 2017).

La présente étude s'inscrit dans le cadre de l'amélioration du maïs face au stress hydrique, où l'objectif général est d'étudier la régulation génétique de la tolérance au stress hydrique lors de différents stades de son développement allant de la germination jusqu'à l'achèvement du cycle de la culture. Notre travail consiste en une évaluation de la réponse du maïs au stress hydrique en se basant sur un phénotypage de lignées de maïs issues de deux populations différentes, sous des conditions normales et de stress hydrique afin de pouvoir procéder à l'étude génétique de cette réponse.

Pour atteindre nos objectifs, notre travail est divisé en différentes tranches. Après cette introduction détaillant le contexte de notre démarche scientifique, une synthèse bibliographique est rédigée comportant deux chapitres, où le premier traite la réponse du maïs au stress hydrique ainsi que les différentes voies métaboliques engagées et le deuxième porte sur l'amélioration et la dissection génétique du stress hydrique chez le maïs tout en abordant les travaux réalisés jusqu'à l'heure actuelle, ainsi que les méthodes de cartographie de QTL et de GWAS avec une attention particulière pour la méthode GWAS car c'est l'approche principale utilisée dans ce travail. Le premier volet de notre recherche porte sur la détection des régions génomiques et gènes candidats impliqués dans la réponse au stress hydrique pendant la germination et le développement des semis en utilisant une population multi parentale et le deuxième traite les autres stades de développement en plein champs en utilisant des lignées consanguines issues du panel américain « Ames » où nous avons procédé à la détection des régions génomiques associées au rendement et au paramètres corrélés jugés importants lors de la réponse au stress hydrique. Nous finirons par présenter les conclusions auxquelles nous sommes arrivés et les recherches en perspectives.

Synthèse bibliographique

Chapitre I : Stress hydrique chez le maïs

Dans le contexte de l'agriculture, la sécheresse est définie comme étant une période de précipitations inférieures à la moyenne (Verslues *et al.*, 2006), lorsque les quantités d'eau disponible dans la rhizosphère des plantes sont inférieures aux limites requises pour une croissance et une production de biomasse efficaces (Deikman *et al.*, 2012). C'est une caractéristique climatique naturelle, qui se produit dans presque toutes les zones climatiques avec une fréquence, une gravité et une durée variables (Zhang X. *et al.*, 2014). La sécheresse affecte les cultures à différents niveaux de leur croissance et de leur développement (Flint-Garcia *et al.*, 2005) en déclenchant un stress hydrique. Les altérations induites par la sécheresse peuvent affecter la morphologie, la physiologie et la biochimie des plantes à des degrés qui sont fonction de l'espèce végétale et de la variété, du stade de développement et de la durée et l'intensité du stress hydrique (Jaleel *et al.*, 2009 ; Anjum *et al.*, 2011 ; Basu *et al.*, 2016).

1. Stratégies mises en œuvre par les plantes face au stress hydrique

Le déficit en eau peut être caractérisé par une diminution du potentiel hydrique, ce qui rend l'absorption d'eau du milieu thermodynamiquement défavorable et la perte d'eau par la plante plus probable (Haswell et Verslues, 2015). Comme réponse, les plantes adoptent diverses stratégies pour prévenir les pertes d'eau, afin de préserver son approvisionnement même en cas de potentiel hydrique réduit et pour résister aux périodes de régime hydrique défavorable accompagnées d'un faible contenu en eau dans les tissus (Verslues *et al.*, 2006).

La réponse des plantes à la sécheresse est influencée par la durée et la sévérité de la perte d'eau (Pinheiro et Chaves, 2011; Wang *et al.*, 2016a; Liu et Qin, 2021), l'âge et le stade de développement au moment de l'exposition à la sécheresse (Chimenti *et al.*, 2006 ; Liu et Qin, 2021), ainsi que les organes et le type cellulaire présentant des déficits en eau (Pastori et Foyer, 2002).

Les plantes subissent des changements morphologiques et physiologiques dans des conditions de stress hydrique. Les mécanismes de réponse des plantes à la sécheresse pour survivre peuvent être classés en trois catégories principales : l'évasion ou l'échappement, l'évitement et la tolérance. L'effet combiné de ces stratégies est la tolérance à la sécheresse (Osmolovskaya *et al.*, 2018). Selon Osmolovskaya *et al.*, (2018), la tolérance à la sécheresse est la capacité des plantes à maintenir un équilibre hydrique et une turgescence favorables dans des conditions de stress hydrique. L'évasion de la sécheresse est une stratégie dans laquelle la plante complète son cycle de vie avant le début de la

sécheresse, elle présente une réponse saisonnière (Basu *et al.*, 2016 ; Osmolovskaya *et al.*, 2018). La stratégie de l'évitement intègre l'augmentation de l'absorption d'eau et la diminution de la perte d'eau par les plantes. Les plantes développent des stratégies telles que l'ajustement osmotique, l'extension de la capacité antioxydante, et le développement de la tolérance à la dessiccation afin de développer la tolérance à la sécheresse (Osmolovskaya *et al.*, 2018).

Ainsi, la tolérance des plantes à la sécheresse est un processus complexe qui nécessite une vision globale pour comprendre ses mécanismes fondamentaux (Gill et Tuteja, 2010). De toute évidence, la majorité des événements moléculaires déclenchés par une diminution du potentiel hydrique (Ψ_w) tissulaire ne peut être attribuée à la seule stratégie d'évitement ou de tolérance. Par conséquent, un réseau complexe de régulation à plusieurs niveaux contrôlant les réponses adaptatives des plantes au stress hydrique est nécessaire.

2. Régulation des mécanismes d'adaptation et réponse des plantes au stress hydrique

Le stress hydrique affecte considérablement tous les processus physiologiques essentiels, tels que la photosynthèse, la respiration et l'absorption des éléments minéraux nutritifs (Wang *et al.*, 2016b).

Au niveau cellulaire, les signaux du stress hydrique favorisent la fermeture des stomates pour économiser l'eau, stimulent la production de métabolites protecteurs du stress, régulent le système antioxydant et déploient des enzymes peroxydases pour prévenir les dommages cellulaires aigus et la perte de l'intégrité des membranes (Gupta *et al.*, 2020). Le déficit hydrique inhibe la division cellulaire, l'expansion de la surface foliaire, la croissance de la tige et la prolifération des cellules racinaires (Anjum *et al.*, 2011). Il compromet les échanges gazeux et entraîne la surproduction d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) et le développement du stress oxydatif (Kar, 2011).

De façon concertée, tous ces facteurs réduisent considérablement la productivité des plantes et peuvent conduire à la mort des plantes sensibles à la sécheresse lors d'une exposition prolongée (Gill et Tuteja, 2010).

2.1. Photosynthèse

La photosynthèse, une voie métabolique majeure chez les plantes, est sensible au stress hydrique et est impliquée dans la réponse à ce stress (Meng *et al.*, 2016). Le stress hydrique est connu pour sa capacité à réduire la photosynthèse en diminuant à la fois la surface foliaire et le taux de photosynthèse par unité de surface. La réduction du taux de photosynthèse est principalement due à la fermeture des stomates ou à une déficience métabolique (Tezara *et al.*, 1999). Bien que la fermeture des stomates soit un moyen d'améliorer les effets négatifs du stress hydrique, la diminution de leur ouverture réduit la quantité de CO₂ entrant dans les feuilles, ce qui réduit la réaction d'assimilation du carbone. Les pigments photosynthétiques sont endommagés par la sécheresse qui diminue l'efficacité d'absorption de la lumière (Xie *et al.*, 2017), ainsi, la poursuite des réactions photosynthétiques à la lumière pendant la période de stress hydrique sous une concentration intercellulaire limitée de CO₂ entraîne la réduction des composants photosynthétiques de transport d'électrons qui peuvent potentiellement réduire l'oxygène moléculaire, ce qui mène à la production d'espèces réactives de l'oxygène (ROS). Les ROS peuvent causer de sévères détériorations de l'appareil photosynthétique, ainsi, l'altération du métabolisme pendant le stress hydrique est principalement due à des changements dans le métabolisme du carbone photosynthétique (Lawlor et Cornic, 2002). Des progrès considérables ont été réalisés dans l'amélioration des composants stomatiques pour la diffusion du CO₂, la réaction photosynthétique à la lumière et les changements métaboliques, y compris l'expression de gènes impliqués dans la régulation de la photosynthèse tardive en cas de sécheresse en vue d'améliorer le rendement en grain (Chaves *et al.*, 2009). L'adaptation photosynthétique des plantes au stress hydrique implique une interaction complexe d'hormones, de ROS, de sucres et d'autres événements métaboliques (Pinheiro et Chaves, 2011). La combinaison de modèles informatiques, qui intègrent les processus physiologiques et métaboliques avec les données d'expression des gènes, ainsi que les technologies modernes d'amélioration et de transgénèse sont prometteuses pour améliorer la photosynthèse et donc le rendement des cultures dans des conditions normales comme dans les conditions de stress hydrique.

2.2. Régulation hormonale

Les plantes réagissent au stress hydrique par de nombreuses adaptations, dont l'équilibre hormonal endogène. Les principales phytohormones, telles que l'acide abscissique (ABA), la cytokinine (CK), l'acide gibbérellique (GA), l'auxine et l'éthylène, régulent divers processus qui permettent l'adaptation

des plantes au stress hydrique (Wilkinson *et al.*, 2012). Lors de l'exposition au stress hydrique, l'ABA est la principale hormone synthétisée dans les racines et transférée aux feuilles pour initier l'adaptation des plantes au stress par la fermeture des stomates et la réduction de leur croissance (Wilkinson et Davies, 2010). La bibliographie cite plusieurs gènes impliqués dans la signalisation de l'ABA, dont : OsNAP, OsNAC5 et DSM2, qui favorisent l'amélioration du rendement en cas de sécheresse pendant la phase reproductive (Sperotto *et al.*, 2009 ; Chen *et al.*, 2014). D'autres gènes de signalisation de l'ABA ont été détectés dans notre étude, et discutés dans la partie relative aux gènes candidats.

En cas de stress hydrique, les hormones de la famille des cytokinines s'impliquent en retardant la sénescence et la mort prématurée des cellules au niveau des feuilles, une des caractéristiques adaptatives très utiles pour augmenter le rendement en grain. Ceci est dû à une augmentation des niveaux endogènes de CKs par l'expression de l'isopentényltransférase (IPT), un gène de la voie de biosynthèse des CKs (Peleg et Blumwald, 2011). En général, il a été démontré que l'auxine régule négativement l'adaptation à la sécheresse chez les plantes. De même, la diminution de la teneur en acide indole-3-acétique (IAA) est associée à une régulation positive des gènes codants pour les protéines LEA (late embryogenesis abundant), ce qui entraîne une adaptation à la sécheresse chez les plantes (Xie *et al.*, 2003). Il est suggéré que l'acide gibérrélique régule positivement l'adaptation des plantes au stress hydrique. Une baisse rapide des niveaux de GA endogène a été observée dans les plantes soumises à un stress hydrique, entraînant une inhibition de la croissance (Wang *et al.*, 2008). L'éthylène est un régulateur négatif de la réponse au stress hydrique en favorisant la sénescence des feuilles et en inhibant la croissance et le développement des racines, l'expansion des pousses/feuilles et la photosynthèse (Munné-Bosch et al., 2004 ; Fukao *et al.*, 2006). L'éthylène peut également affecter directement le rendement en augmentant l'avortement des embryons et des grains et en réduisant le taux de remplissage des grains (Yang *et al.*, 2004). En plus des hormones principales, d'autres hormones telles que les brassinostéroïdes, l'acide jasmonique (JA), l'acide salicylique (SA), et la strigolactone ont également un rôle important dans la croissance et le développement des plantes. Cependant, leur fonction sous le stress est relativement moins bien caractérisée. Plusieurs études suggèrent que toutes les hormones n'agissent pas de manière isolée mais interagissent et modulent la biosynthèse et les réponses des unes et des autres. Par conséquent, le résultat de la réponse au stress hydrique est régulé par un équilibre entre les hormones qui favorisent et celles qui inhibent le paramètre, plutôt que par des hormones individuelles (Gomez-Roldan *et al.*, 2008 ; Xing et Zhang, 2010).

2.3. Transpiration et conductance stomatique

La première réponse de la plante à la sécheresse est d'éviter le manque d'eau, par le maintien du potentiel hydrique (Ψ_w) des tissus en augmentant son absorption ou en limitant sa perte (Antunes *et al.*, 2018). La réponse débute par la fermeture des stomates déclenchée par l'acide abscissique (ABA). Cependant, cette fermeture ne diminue pas seulement la perte d'eau par transpiration, mais réduit également l'absorption de CO₂ et de nutriments, et altère par conséquent les voies métaboliques telles que la photosynthèse (Xiong et Zhu, 2002). La réduction de la transpiration peut être assurée par la perte des feuilles ou la diminution de leur nombre, de leur taille et de leur ramification (Micco et Aronne, 2008). Des recherches ont montré que la diminution de la conductance stomatique en réponse au stress hydrique est liée non seulement à une réduction de l'expression des gènes des aquaporines, mais aussi à des caractéristiques anatomiques entraînant une réduction de la surface des chloroplastes exposée à l'espace intercellulaire par unité de surface foliaire (Miyazawa *et al.*, 2008 ; Tosens *et al.*, 2012). La réduction de la taille et du nombre de stomates est une autre forme d'adaptation pour assurer la survie des plantes pendant les périodes de stress (Xu et Zhou, 2008). Ainsi, toutes ces adaptations réduisent l'effet négatif du stress hydrique sur la photosynthèse et ont donc un effet positif sur l'efficacité de l'utilisation en eau (WUE), qui à son tour se traduira par un effet positif sur le rendement (Blum, 2005).

2.4. Morphologie et taille des racines

Dans de nombreuses cultures, le stress hydrique est perçu en premier lieu par le système racinaire, qui continue à se développer dans le sol même si la croissance des pousses est inhibée dans ces conditions (Spollen et Sharp, 1991). Selon Muller *et al.* (2011), la croissance des racines est renforcée suite à une réorientation du transport des éléments assimilés vers ces organes afin d'assurer une absorption suffisante d'eau. L'expression d'enzymes liées à la morphologie des racines est induite par un faible stress hydrique, tandis que d'autres protéines structurales sont sous-exprimées, ce qui est fortement corrélé à la croissance des racines et donc à une augmentation de la surface d'absorption de l'eau.

2.5. Ajustement osmotique

L'ajustement osmotique (AO) est défini comme un processus d'accumulation de solutés dans les cellules en division lorsque le potentiel hydrique est réduit, ce qui contribue à maintenir la turgescence (Chaves et Oliveira, 2004). L'agrandissement des cellules et la croissance des plantes dépendent fortement de la disponibilité de l'eau et aident à maintenir la turgescence. La mesure de la turgescence dans les régions en croissance des plantes, en particulier les feuilles et les tiges, montre peu ou pas de réduction, bien que l'agrandissement des cellules soit inhibé pendant le stress ce qui est probablement dû à l'AO (Serraj et Sinclair, 2002). Sous les conditions de stress, l'AO s'implique dans le maintien de la conductance stomatique, de la photosynthèse, du volume d'eau des feuilles et de la croissance (Serraj et Sinclair, 2002 ; Chaves et Oliveira, 2004). En plus de la réduction de la teneur en eau, d'autres changements sont associés, tels que l'augmentation de la concentration en sel et de l'impédance mécanique (Sauter *et al.*, 2001). Les cations inorganiques, les acides organiques, les glucides et les acides aminés libres sont les solutés prédominants connus qui s'accumulent en réponse au stress hydrique. L'accumulation de solutés compatibles tels que la proline et la glycine bêtaïne aide à protéger les plantes des effets néfastes du stress hydrique non seulement par l'AO mais aussi par la détoxification des ROS, la protection de l'intégrité des membranes et la stabilisation des enzymes ou des protéines (Ashraf *et al.*, 2007). Cependant, il existe certaines plantes dans lesquelles les sucres sont les principaux osmolytes qui jouent un rôle important dans l'AO, notamment le saccharose, le tréhalose, le glucose et le fructose (Ge *et al.*, 2008 ; He *et al.*, 2015).

Des études sur les réponses au déficit hydrique, telles que la fermeture des stomates, l'expression de gènes spécifiques au stress, l'accumulation d'osmolytes et la régulation ascendante des systèmes antioxydants, ont récemment fait des progrès considérables (Gill et Tuteja, 2010 ; Tátrai *et al.*, 2016 et Frolov *et al.*, 2017 ; Castorina *et al.*, 2020).

3. Effet du stress hydrique sur le maïs

Le maïs est une plante qui réagit au stress hydrique par les mêmes mécanismes et stratégies de base que les autres plantes (fermeture des stomates, ROS, hormones,..) sauf que cette culture a des particularités de réponse en raison de sa morphologie et son système reproductif. Les effets du stress hydrique sur le maïs à différents stades de croissance et niveaux d'organisation ont été présentés dans la Figure 1 et décrits dans la partie suivante.

3.1. Effet sur la phase végétative

3.1.1. Emergence

La taille des graines de maïs est plus grande que celle des autres céréales comme le blé, le riz et l'orge. Par conséquent, les besoins en eau sont plus importants pour maintenir le potentiel osmotique et transformer les réserves pour assurer une bonne germination (Gharoobi *et al.*, 2012). La vigueur des graines est un paramètre important dans la sélection du maïs qui est fortement réduite par le stress hydrique (Khodarahmpour, 2011). Le stress hydrique réduit le potentiel de germination des graines de maïs en diminuant leur viabilité. D'après les résultats obtenus par Djemel *et al.*, (2018b), tous les indices de germination (taux de germination, vitesse, ..) ont diminué avec l'augmentation du stress. Les plantules de maïs émergent dans les 4 à 9 jours suivant le semis, en fonction des facteurs intrinsèques de la graine et des conditions environnementales telles que la température et l'humidité (Bell, 2017), En plus de la réduction du taux de germination (Muhammad *et al.*, 2013), l'élongation des racines et des coléoptiles est affectée par la sécheresse chez le maïs (Liu M. *et al.*, 2015 ; Zhao *et al.*, 2016) et la diminution de la croissance des pousses est plus marquée que celle des racines (Khodarahmpour, 2011). Selon Achakzai (2009), la sévérité du stress hydrique est directement liée à une mauvaise imbibition et germination ainsi qu'un mauvais développement des plantules du maïs.

3.1.2. Croissance et développement

Le stress hydrique entrave la croissance et le développement du maïs, ces derniers sont estimés par différents paramètres comme la hauteur de la plante, la surface foliaire, les caractères structurels et fonctionnels des racines, la biomasse, le poids frais, le poids sec de la plante et le diamètre de la tige. Khan *et al.* (2001) et Zhao *et al.* (2006) ont affirmé que le diamètre de la tige, la surface foliaire, la hauteur et la biomasse de la plante sont réduits sous les conditions de stress hydrique. La pression de turgescence, l'interception de la lumière et l'assimilation du flux sont déterminants pour l'élongation des feuilles (Rucker *et al.*, 1995). Par conséquent, le stress hydrique entraîne la réduction de la taille et du nombre de feuilles chez le maïs. De même, Hassan *et al.* (2013), dans leur étude, ont affirmé que les populations ayant la teneur relative en eau la plus élevée sont également associées à la croissance foliaire la plus élevée qui est affectée par le stress hydrique.

Les racines sont l'organe essentiel pour la perception des signaux de déficit hydrique et l'absorption de l'eau. Les racines séminales du maïs sont initiées après la germination, et un système de racines nodales est ensuite développé. L'absorption de l'eau et des nutriments est initialement effectuée par le

système de racines séminales (Zhang Z. *et al.*, 2018). Les premières racines nodales qui se forment au-dessus du sol vont pénétrer dans le sol pour fournir un support et maintenir la plante en position verticale (Zhang Z. *et al.*, 2018). La réduction du nombre de racines du collet et de la densité de ramification des racines latérales peuvent améliorer la tolérance à la sécheresse chez le maïs en augmentant la profondeur d'enracinement et l'acquisition d'eau du sous-sol (Zhan *et al.*, 2015 ; Gao et Lynch, 2016).

3.2. Effet sur la phase de reproduction

Le développement du pollen et des soies, la pollinisation, le développement de l'embryon, de l'endosperme et du grain sont les différentes composantes de la croissance reproductive sévèrement menacées par le stress hydrique.

3.2.1. Développement du pollen

Les pollens sont produits dans la panicule qui est situé au sommet de la plante, ils sont affectés par le stress hydrique de différentes manières. La mortalité du pollen est due à la déshydratation, car l'humidité du pollen est perdue en raison des conditions sèches (Aylor, 2004). La vitesse de sédimentation, la viabilité du pollen, la gravité spécifique, la forme du pollen et la dispersion sont sérieusement affectées dans les pollens déshydratés (Aylor, 2002). L'accumulation accrue d'ABA et la réduction de l'activité de l'invertase sont les principales raisons de la stérilité du pollen en cas de stress hydrique (Saini et Westgate, 1999).

3.2.2. Développement des soies

La soie est la partie florale femelle du maïs et doit être réceptive pour une bonne pollinisation et fertilisation. Les soies restent réceptives pendant 21 jours, mais la réceptivité a tendance à diminuer 10 jours après leur formation (Du Plessis, 2003). Il est rapporté que la formation des soies est retardée de 6-9 jours suite au stress hydrique (Dass *et al.*, 2001). La panicule apparaît 2-4 jours avant l'émergence de la soie dans des conditions normales et ce modèle est appelé protandrie. Le retard dans l'apparition de la soie est responsable de l'augmentation de l'intervalle anthèse-soie (ASI) qui est un indice très critique pour l'achèvement efficace du stade de la croissance reproductive (Bassetti et Westgate, 1993).

Après la fécondation, l'élongation des soies s'arrête et la dessiccation commence. En conditions de stress, la dessiccation des soies commence plus tôt et le tube pollinique est incapable d'atteindre l'ovaire, ce qui empêche la fécondation et l'échec de cette dernière se produit à cause de la dessiccation précoce des soies due au stress d'où la stérilité des épis (Dass *et al.*, 2001).

3.2.3. Intervalle anthèse-soies (ASI)

La réponse la plus courante du maïs au stress hydrique consiste en un retard dans la formation des soies par rapport à la chute du pollen, ce qui entraîne généralement un développement asynchrone de l'anthèse et de la soie (appelé intervalle anthèse-soies, ou ASI car c'est l'acronyme en anglais d'Anthesis Silking Interval) (Tuberosa *et al.*, 2002). L'ASI est un indice critique pour la tolérance au stress hydrique des géotypes de maïs, plus sa valeur est faible, plus la production est importante et vice versa. L'augmentation de cet intervalle entrave la réussite de la pollinisation et réduit considérablement les rendements en grain (Bruce *et al.*, 2002 ; Zhu, 2016).

3.2.4. Développement de l'embryon, de l'endosperme et des graines

Le développement embryonnaire est très sensible au stress hydrique, et il est affecté de différentes manières ; l'avortement de l'embryon peut être provoqué par l'accumulation des espèces réactives de l'oxygène (ROS) dans l'ovaire ce qui favorise un environnement oxydatif (Kakumanu *et al.*, 2012), un apport insuffisant d'assimilats photosynthétiques et de substrats sucrés à l'embryon en développement (Feng *et al.*, 2011) ou par l'accumulation d'ABA (Setter *et al.*, 2001).

La capacité de stockage de l'endosperme est déterminée par la division cellulaire au cours des premiers stades de développement de l'endosperme, tandis que le volume final de l'endosperme est déterminé par l'élongation cellulaire et la multiplication des organites cellulaires (Olsen *et al.*, 1999). La division cellulaire est réduite par le stress hydrique pendant le développement de l'endosperme et par conséquent, la capacité de stockage est limitée (Ober *et al.*, 1991).

Des teneurs élevées en humidité sont nécessaires pendant le remplissage du grain et le déficit en eau à ce stade entraîne des graines de mauvaise qualité (Manivannan *et al.*, 2007). Le stress hydrique réduit la photosynthèse et la diffusion des assimilats photosynthétiques, suivi d'un faible remplissage ainsi qu'une taille et un poids réduits des graines (Yadav *et al.*, 2004 ; Oveysi *et al.*, 2010).

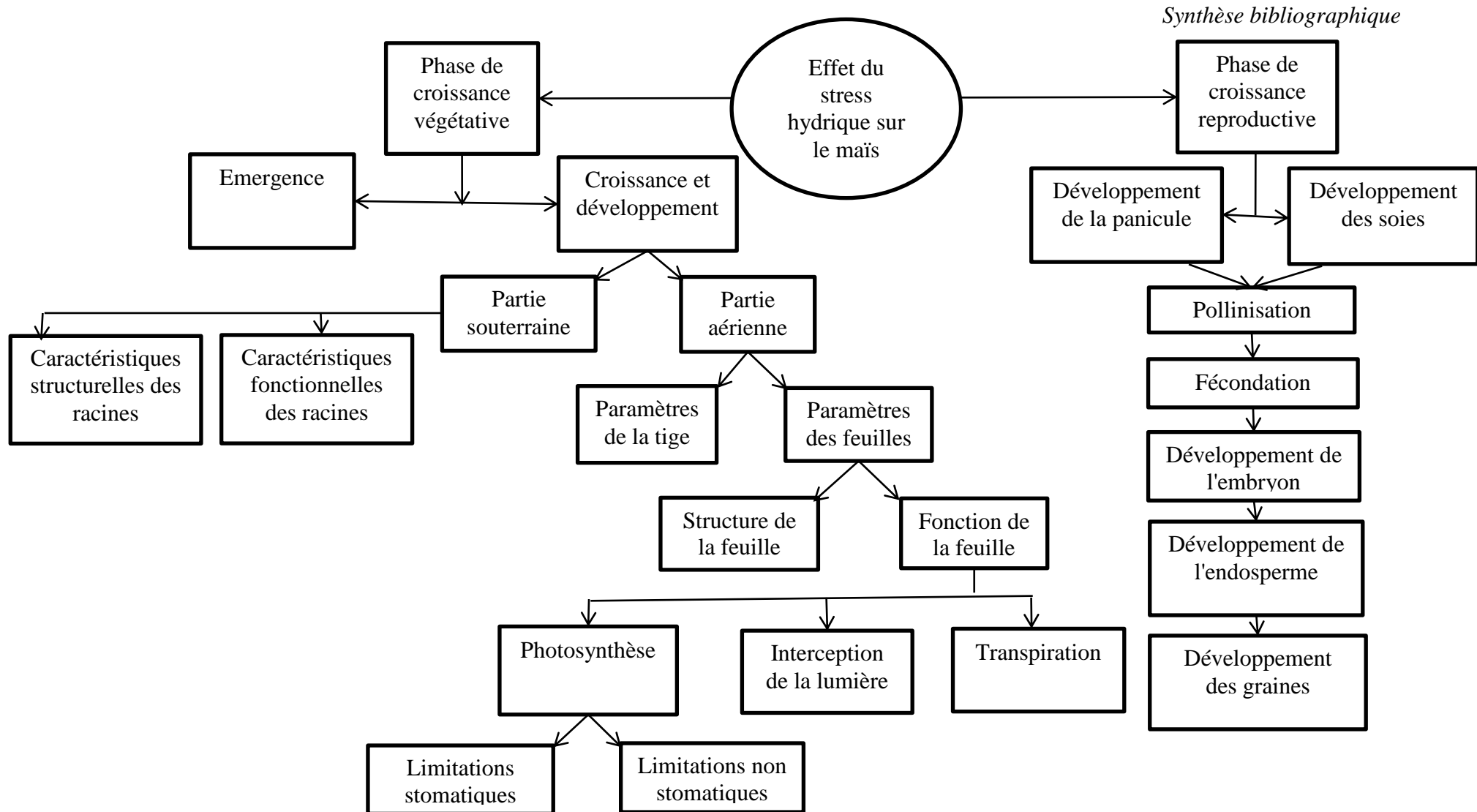


Figure 1. Effet du stress hydrique sur le maïs (Aslam et al., 2015).

Chapitre II : Amélioration et dissection génétique de la tolérance au stress hydrique chez le maïs

1. Génome du maïs

Le maïs (*Zea mays* L. ; $2n = 2x = 20$) possède un génome de taille moyenne d'environ 2300 Mbp qui a été séquencé en 2009 (Schnable *et al.*, 2009). Le génome du maïs est complexe et présente un taux de diversité génétique très élevé par rapport à d'autres plantes modèles (Fu et Dooner, 2002), il est en constante évolution car les éléments transposables le modifient et affectent la diversité génétique (Morgante *et al.*, 2005). Les éléments transposables (ET) sont des éléments génomiques qui ont la capacité de se déplacer dans le génome par un mécanisme de transfert de type copier-coller ou couper-coller, ils constituent environ 85% du génome du maïs (Schnable *et al.*, 2009). En plus d'avoir des effets directs sur la séquence codante des protéines et la régulation des transcriptions (Tenaillon *et al.*, 2010), les ET fournissent également de multiples voies pour la génération de la variation du contenu du génome (Yandeau-Nelson *et al.* 2005 ; Bennetzen and Wang, 2014).

2. Déterminisme génétique de la tolérance au stress hydrique chez le maïs

L'identification des composantes génétiques responsables de la tolérance aux différents stress abiotiques représentent un défi pour les chercheurs (Mao *et al.*, 2015), surtout que la majorité sont des caractères complexes. Les caractères quantitatifs sont multifactoriels et sont influencés par plusieurs gènes polymorphes et conditions environnementales (Belknap *et al.*, 2003), ainsi leur expression est complexe, car elle résulte souvent de l'action concertée de plusieurs gènes et de leur interaction avec l'environnement (Glowinski et Flint-Garcia, 2018). Étant donné que la tolérance au stress hydrique fait intervenir divers paramètres physiologiques et qu'elle est contrôlée par un grand nombre de gènes à faible effet, son amélioration est difficile (Gupta *et al.*, 2017). Par conséquent, l'identification de la régulation génétique de la tolérance au stress hydrique est d'une grande importance pour établir des programmes d'amélioration efficaces (Nakashima *et al.*, 2014).

L'amélioration génétique conventionnelle, fondée sur l'application des principes génétiques classiques de transmission des caractères, a permis d'introduire avec succès des caractères appropriés dans les cultivars. Au cours du processus de sélection, la descendance doit être testée à chaque génération afin de sélectionner les individus les plus performants comme parents de la génération suivante, jusqu'à ce que la combinaison souhaitée des caractères de la culture soit trouvée (Acquaah, 2009). L'approche classique de la sélection présente deux limites principales : (i) seule la variabilité

génétique existant dans l'espèce cultivée elle-même ou dans des espèces compatibles entre elles peut être utilisée pour améliorer les cultures ; (ii) la sélection des génotypes performants est basée sur les phénotypes. Cela peut affecter de manière significative l'investissement dans le développement de nouvelles variétés. De plus, dans le cas de certains caractères polygéniques complexes, les phénotypes individuels peuvent ne pas être fiables, et l'identification de génotypes valables nécessite le phénotypage de leur descendance (Acquaah, 2009).

L'amélioration génétique moderne s'est préoccupée de ces limitations en incorporant des outils biotechnologiques permettant de surmonter les barrières inter-sexuelles et de créer une nouvelle variabilité dans les espèces cultivées. Ces outils peuvent être appliqués afin d'améliorer la fiabilité des programmes de sélection basés sur le génotypage des descendances en ségrégation (Langridge, 2019). Le développement d'outils avancés pour l'analyse qualitative et quantitative de l'expression des gènes dans les organes et les tissus doit également être souligné, car ces méthodologies fournissent la base moléculaire permettant d'établir des liens fonctionnels entre les gènes et les caractères (Nejat *et al.*, 2018). Les dernières évolutions des outils de la sélection moléculaire sont issues de la capacité actuelle de séquencer les organismes au niveau du génome combinée aux progrès de la bio-informatique. Le génome contient toutes les informations héréditaires de l'individu et la génomique est devenue essentielle pour comprendre la façon dont les gènes contrôlent les caractères manifestés par un organisme et le mode de transmission de ces caractères à sa descendance. Par conséquent, la génomique des plantes a un potentiel énorme, fournissant des informations très utiles qui peuvent être exploitées pour l'amélioration variétale dans les programmes de sélection (Kumpatla *et al.*, 2012).

3. Marqueurs moléculaires

Ces dernières années, les marqueurs moléculaires ont été utilisés dans le secteur agronomique comme des outils puissants pour l'analyse de la variation génétique, car ils permettent de relier efficacement la variation phénotypique et génotypique (Varshney *et al.*, 2005). Les marqueurs basés sur l'ADN sont beaucoup plus nombreux et plus uniformément répartis sur l'ensemble du génome que les marqueurs génétiques classiques (morphologiques ou biochimiques). Dans le contexte de l'amélioration des cultures, ces marqueurs présentent d'autres avantages pratiques : leur présence ou leur absence n'est pas affectée par l'environnement et ils peuvent être détectés à n'importe quel stade de la croissance de la plante (Benavente et Giménez, 2021). Chez le maïs, les marqueurs moléculaires sont utilisés pour les études sur l'évolution des populations et des génomes, la caractérisation du matériel génétique et la

sélection des collections de base, la cartographie des caractères ainsi que pour l'amélioration (Kahler *et al.*, 2010).

Les types de marqueurs moléculaires principalement utilisés ont évolué au cours des dernières décennies. Les marqueurs moléculaires, tels que les marqueurs basés sur l'hybridation comme les marqueurs RFLPs (Restricted Fragment Length Polymorphism), les marqueurs basés sur la réaction de polymérisation en chaîne (PCR) comme les marqueurs RAPDs (Random Amplified Polymorphic DNA) et les marqueurs SSRs (simple sequence repeats), ont été développés et utilisés pour l'analyse des QTLs (Kim *et al.*, 2000), tandis qu'actuellement, grâce aux avancées des nouvelles technologies de génotypage à haut débit, ces marqueurs ont progressivement été abandonnés au profit des SNPs. Les marqueurs basés sur les séquences d'ADN comme les SNPs (single nucleotide polymorphism) représentent la forme la plus courante de la variation de l'ADN génomique et sont préférés aux autres marqueurs génétiques en raison de leur faible taux de mutation et de la facilité et du coût réduit du génotypage (Rafalski, 2002 ; De Resende *et al.*, 2014).

Les SNPs ont été très couramment utilisés pour les études d'association visant à identifier les gènes ou les régions génomiques contribuant à des caractères complexes (Poland *et al.*, 2011 ; Tian *et al.*, 2011). Les recherches sur le génome entier ont permis d'identifier des SNPs dans presque toutes les régions génomiques pour expliquer la variation des caractères phénotypiques à divers degrés. D'un point de vue moléculaire, les SNPs fonctionnels peuvent affecter le phénotype en interférant à la fois au niveau de la transcription et de la synthèse des protéines (Reumers *et al.*, 2008).

Les polymorphismes mononucléotidiques (SNP) se produisent à des positions spécifiques du génome et constituent la forme la plus courante de variation génétique chez les organismes eucaryotes. Ils sont le résultat de mutations aléatoires qui se produisent à quelques centaines de paires de bases d'intervalle dans la plupart des génomes. Bien que la majorité des SNPs se trouvent dans l'ADN entre les gènes, ils peuvent également apparaître à l'intérieur des gènes et dans les régions régulatrices où ils peuvent affecter directement la fonction des gènes et donner lieu à une variation phénotypique observable (Morales *et al.*, 2020).

4. Technologies de séquençage de nouvelle génération (Next Generation Sequencing)

La technologie de séquençage de nouvelle génération (NGS) a transformé la biologie moderne grâce à son haut débit et à son faible coût (Schuster, 2008). Le multiplexage et le séquençage par synthèse (SBS) ont considérablement amélioré l'efficacité du séquençage (Shendure *et al.*, 2017). Le séquençage de nouvelle génération comprend trois étapes de base : (1) la construction d'une bibliothèque de

fragments d'ADN génomique ; (2) l'amplification de l'ADN par réaction en chaîne par polymérase (PCR) ; et (3) le séquençage (Mardis, 2008). Trois plateformes NGS majeures : 454 (Roche), Solexa (Illumina) et SOLID (ABI), ont permis une application plus large de séquençage du génome. Bien que chacune de ces plateformes présente des avantages et des inconvénients spécifiques, le choix de la plateforme de séquençage dépend de l'objectif expérimental (Liu *et al.*, 2012). Les deux stratégies de NGS comprennent le reséquençage du génome entier (whole-genome resequencing) (WGR) et le séquençage à représentation réduite (reduced-representation sequencing) (RRS) (Scheben *et al.*, 2017). La principale différence entre ces deux approches est le séquençage multiplex ; de plus, le coût du RRS par échantillon est beaucoup moins cher que celui du WGR, qui a l'avantage d'être largement épargné par les biais du RRS (Davey *et al.*, 2011).

4.1. Génotypage par séquençage

La technique du génotypage par séquençage (GBS) utilise des enzymes de restriction pour réduire la complexité des prélèvements d'ADN et obtenir ensuite des données de haute qualité relatives au polymorphisme (Poland et Rife, 2012). Cette technique se concentre sur les données de séquençage obtenues à partir de fragments de restriction de l'ADN plutôt que du génome entier et permet aux chercheurs et aux améliorateurs d'identifier les variations génomiques parmi de nombreux organismes ayant de grands génomes (Gore *et al.*, 2009). C'est l'une des méthodes de RRS les plus utilisées, où le système de code-barres a été amélioré pour permettre la découverte des SNPs à l'échelle du génome avec un taux d'erreur plus faible et un coût réduit (Elshire *et al.*, 2011). Au minimum 15 enzymes de restriction sont disponibles pour le GBS et peuvent être utilisées pour le séquençage des génomes, même lorsque le génome de référence n'est pas disponible (Glaubitz *et al.*, 2014).

Les SNPs à haut débit détectés par le GBS sont largement utilisés pour l'analyse de la diversité génétique (Gouesnard *et al.*, 2017 ; Eltaher *et al.*, 2018), les études d'association à l'échelle du génome (GWAS) (Arruda *et al.*, 2016 ; Imai *et al.*, 2018), la cartographie des QTLs (Ariani *et al.*, 2016 ; Ma *et al.*, 2018) et la prédiction génomique (GP) (Battenfield *et al.*, 2016 ; Elbasyoni *et al.*, 2018) ; chez de nombreuses espèces végétales.

Le GBS peut être appliqué à des espèces présentant une grande diversité et de grands génomes, comme le maïs, il a été largement appliqué pour le séquençage de plusieurs lignées de maïs. Trois générations de cartes d'haplotypes de maïs ont été construites à partir de ces données (Bukowski *et al.*, 2018) et ont été appliquées à l'étude de nombreux aspects de la génétique du maïs. Le GBS a été

appliqué à plusieurs études sur le maïs dans le monde entier et a fourni de nombreuses informations aux chercheurs qui utilisent le GBS ou des technologies RRS similaires (Elshire *et al.*, 2011).

5. Méthodes de dissection génétique du stress hydrique

La cartographie génétique est une technique performante qui exploite les informations génomiques pour disséquer des caractères complexes et identifier les déterminants génétiques permettant d'améliorer les cultures (Stange *et al.*, 2013). Grâce aux avancées des technologies de séquençage de nouvelle génération (Next Generation Sequencing NGS), le décodage des associations génotype-phénotype est désormais faisable via des méthodes permettant de relier le génotype au phénotype (Glowinski et Flint-Garcia, 2018). La cartographie de liaison (biparentale) et la cartographie d'association à l'échelle du génome entier, constituent la base de l'amélioration génétique actuelle (Xu *et al.*, 2012), ce sont les approches de détection de QTLs couramment utilisées pour disséquer l'architecture génétique des caractères quantitatifs (Mackay, 2001).

Le génotypage par séquençage fournit des marqueurs SNPs qui peuvent être utilisés pour identifier les allèles associés aux paramètres cibles (Poland et Rife, 2012). Les études d'association et la cartographie de liaison sont les stratégies majeures utilisées chez les plantes pour identifier les QTLs pour des caractères complexes. L'objectif de la cartographie génétique est l'identification du ou des gènes responsables de la variation phénotypique. Chez le maïs, depuis la publication du génome de référence B73, les analyses d'association à l'échelle du génome et de cartographie de liaison ont considérablement augmenté, ce qui a permis la dissection de nombreux caractères importants pour l'agriculture. Cependant, l'identification du gène ou de la variante responsable reste un défi (Zhu *et al.*, 2016). Ces deux approches sont complémentaires : l'analyse de liaison identifie souvent de vastes régions chromosomiques d'intérêt avec une couverture de marqueurs relativement faible, tandis que la cartographie d'association fournit une haute résolution avec une couverture de marqueurs très élevée (Thornsberry *et al.*, 2001; Hirschhorn et Daly, 2005). La cartographie QTL a un pouvoir de résolution et une vitesse faibles, ainsi que des fréquences alléliques réduites (Xu *et al.*, 2017). En revanche, la GWAS est une avancée de la cartographie d'association qui s'appuie sur des événements de recombinaison historiques, accumulés sur des centaines de générations, offrant ainsi un pouvoir de résolution plus élevé et une plus grande fréquence d'allèles (Carlson *et al.*, 2019).

Récemment, de nombreuses études ont combiné l'étude d'association à l'échelle du génome et la cartographie des QTLs afin d'identifier et de valider les QTLs associés aux paramètres ciblés (Zhang *et al.*, 2019 ; Gardiner *et al.*, 2020 ; Sallam *et al.*, 2022).

5.1. Cartographie des QTLs (Biparentale)

Un QTL est une région de l'ADN qui est associée à un caractère particulier, dont le degré varie et qui peut être attribué à des effets polygéniques (Belknap *et al.*, 2003). Le nombre de QTLs qui expliquent la variation d'un caractère phénotypique est un indicateur de l'architecture génétique de ce caractère. Glowinski et Flint-Garcia (2018) ont affirmé que plus il y a de QTLs, plus le caractère est complexe.

La cartographie des QTLs est une méthode majeure utilisée pour disséquer la base génétique de caractères complexes, et sert également de base à la sélection assistée par marqueurs (Marker Assisted Selection MAS), elle consiste à trouver une association entre un marqueur génétique et un phénotype mesurable. Les populations adoptées pour la cartographie de liaison sont généralement issues d'un croisement bi-parental avec une origine claire. La cartographie des QTLs permet de déterminer si un fragment chromosomique situé entre deux points de rupture spécifiques est associé à un phénotype spécifique (Liu et Qin, 2021).

Plusieurs études ont été réalisées sur la cartographie des QTL impliqués dans la tolérance au stress hydrique chez le maïs (Agrama et Moussa, 1996 ; Lu *et al.*, 2006 ; Hao *et al.*, 2009 ; Ruta *et al.*, 2010a,b ; Liu *et al.*, 2011 ; Li *et al.*, 2018). Cinq QTLs liés au rendement en grain ont été signalés sur les chromosomes 1, 3, 5, 6 et 8, et expliquent 50 % de la variance phénotypique (Agrama et Moussa, 1996). Lu *et al.* (2006) ont analysé les QTLs additifs et épistatiques associés au rendement et à ses composantes sur la base de 261 SSR en utilisant 221 lignées recombinantes (RILs) comme matériel d'essai dans des conditions normales et de stress. Leurs résultats ont indiqué que de nombreux QTL variaient, ce qui les a poussé à suggérer que cela était très probablement dû à différents niveaux d'expression génétique présentés dans les deux groupes de traitement de stress hydrique. Hao *et al.* (2009) ont rapporté que l'identification de QTLs associés au stress hydrique au stade des semis contribuera au profil de la tolérance au stress hydrique tout au long du cycle de vie du maïs, ce qui aidera à comprendre le mécanisme complexe de cet important caractère agronomique. Une étude conduite par ces mêmes auteurs a révélé que sept QTLs liés au taux de survie ont été signalés sur les chromosomes 3, 4, 6, 7 et 9 et identifiés sur la base de 93 marqueurs SSR en utilisant des lignes d'introgession de parents multiples (Hao *et al.*, 2009). Treize QTLs liés à six caractères racinaires ont été signalés sur les chromosomes 2, 3, 5, 6 et 7, identifiés sur la base de 208 RILs dérivées du croisement entre deux lignées consanguines, Ac7643 (tolérante à la sécheresse) et Ac7729/TZSRW (sensible à la sécheresse) (Ruta *et al.*, 2010a). Neuf QTL liés à la température foliaire ont été signalés sur les chromosomes 1, 2, 9 et 10 et identifiés sur la base de 248 marqueurs SSR en utilisant 187

lignées consanguines recombinantes (RIL) dérivées du croisement de génotypes Zong3 (sensible à la sécheresse) × 87-1 (tolérant à la sécheresse) (Liu *et al.*, 2011). Li *et al.* (2018) ont évalué 13 caractères de racine et de coléoptile ainsi que la plasticité génétique basée sur 56 000 SNPs en utilisant une population de 204 lignées consanguines recombinantes dérivées du croisement entre deux lignées consanguines, DH1M (tolérante à la sécheresse) et T877 (sensible à la sécheresse) en utilisant la descendance à graine unique. Un total de 48 QTLs a été identifié, dont 15 QTLs associés à 9 caractères avec des interactions QTL * environnement significatives.

La cartographie des QTLs basée sur la liaison est limitée à la diversité génétique présente chez les parents de la population en ségrégation, ce qui entraîne une faible richesse en allèles (Glowinski et Flint-Garcia, 2018).

5.2. Etude d'associations à l'échelle du génome (Genome Wide Association Study (GWAS))

L'étude d'association à l'échelle du génome (GWAS) est une technique largement adoptée pour décoder les associations génotype-phénotype chez de nombreuses espèces grâce aux progrès des technologies de séquençage de nouvelle génération (Next Generation Sequencing technologies) (NGS) (Xiao *et al.*, 2017). Les démarches GWAS testent l'association statistique entre les marqueurs, généralement des SNPs, et le phénotype d'un paramètre cible noté dans de grands panels d'individus (populations naturelles) ou de lignées (vastes collections de germoplasme) distants les uns des autres (Alqudah *et al.*, 2019). Les études d'association à l'échelle du génome sont réalisées en analysant l'ensemble du génome à la recherche d'associations significatives entre un panel de SNPs et un phénotype particulier. Les associations doivent ensuite être vérifiées de manière indépendante afin de montrer qu'elles (a) contribuent directement au paramètre d'intérêt, ou (b) qu'elles sont liées à un phénotype particulier (Glowinski et Flint-Garcia, 2018).

Le maïs est une culture idéale pour l'application des GWAS (Xiao *et al.*, 2017) et son adéquation est principalement due à sa variabilité génétique, à ses sous-populations distinctes (Cooper *et al.*, 2019), à la disponibilité des informations liées aux SNPs et à la décroissance rapide du déséquilibre de liaison, en anglais « Linkage Disequilibrium » ou LD (Mazaheri *et al.*, 2019).

Des progrès importants ont été réalisés au cours de la dernière décennie chez le maïs où la GWAS a été utilisée pour localiser les régions du génome associées à des caractères complexes (Buckler *et al.*, 2009 ; Weng *et al.*, 2011 ; Li H. *et al.*, 2013) et a contribué à la compréhension de la génomique fonctionnelle et de la génétique du maïs (Xiao *et al.*, 2017). Elle a été appliquée avec succès pour identifier des loci pour le stade de la floraison (Buckler *et al.*, 2009), la hauteur des plantes (Peiffer *et*

al., 2014), la longueur des feuilles (Tian *et al.*, 2011), la résistance à la brûlure méridionale des feuilles (Kump *et al.*, 2011) et les protéines contenues dans les grains (Cook *et al.*, 2012).

La GWAS a été largement utilisée chez le maïs comme un moyen efficace pour la détection des gènes candidats. Tian *et al.* (2011) ont déterminé la base génétique des caractères importants de l'architecture foliaire et ont identifié certains gènes clés. Revilla *et al.* (2016) ont réalisé des GWAS dans une étude sur des lignées consanguines de maïs tempérées pour trouver des gènes liés à la tolérance au froid. Wang *et al.* (2016a) ont réalisé une GWAS et identifié 42 gènes candidats qui contribuent à 55,2 % de la variation naturelle de la tolérance à la sécheresse chez les plantules de maïs. Plusieurs rapports GWAS sont disponibles sur d'autres gènes cibles pour l'amélioration des cultures (Setter *et al.*, 2011 ; Xue *et al.*, 2013).

Comparativement aux méthodes traditionnelles de cartographie, la méthode GWAS permet non seulement d'augmenter considérablement la diversité allélique couverte par l'analyse, mais aussi d'améliorer la résolution de la carte en tenant compte de toutes les recombinaisons génétiques qui ont eu lieu historiquement dans la génération des génotypes (non apparentés) composant le panel de cartographie (Alqudah *et al.*, 2019).

Xiao *et al.* (2017) ont rapporté que l'inclusion de sources plus diverses est un moyen d'accroître la résolution de la cartographie GWAS. De même Kover *et al.* (2009) ont montré que la précision et la détection de la cartographie étaient bien meilleures dans les populations multiparentales par rapport aux populations de cartographie bi-parentales et RILs traditionnelles, elles produisent une population de référence réutilisable de lignées recombinantes consanguines qui peuvent être génotypées une fois et phénotypées à plusieurs reprises, ce qui réduit les coûts de cartographie et permet d'accumuler des données phénotypiques au fil du temps (Chesler *et al.*, 2004). La procédure générale de réalisation d'une GWAS est résumée dans la figure 2.

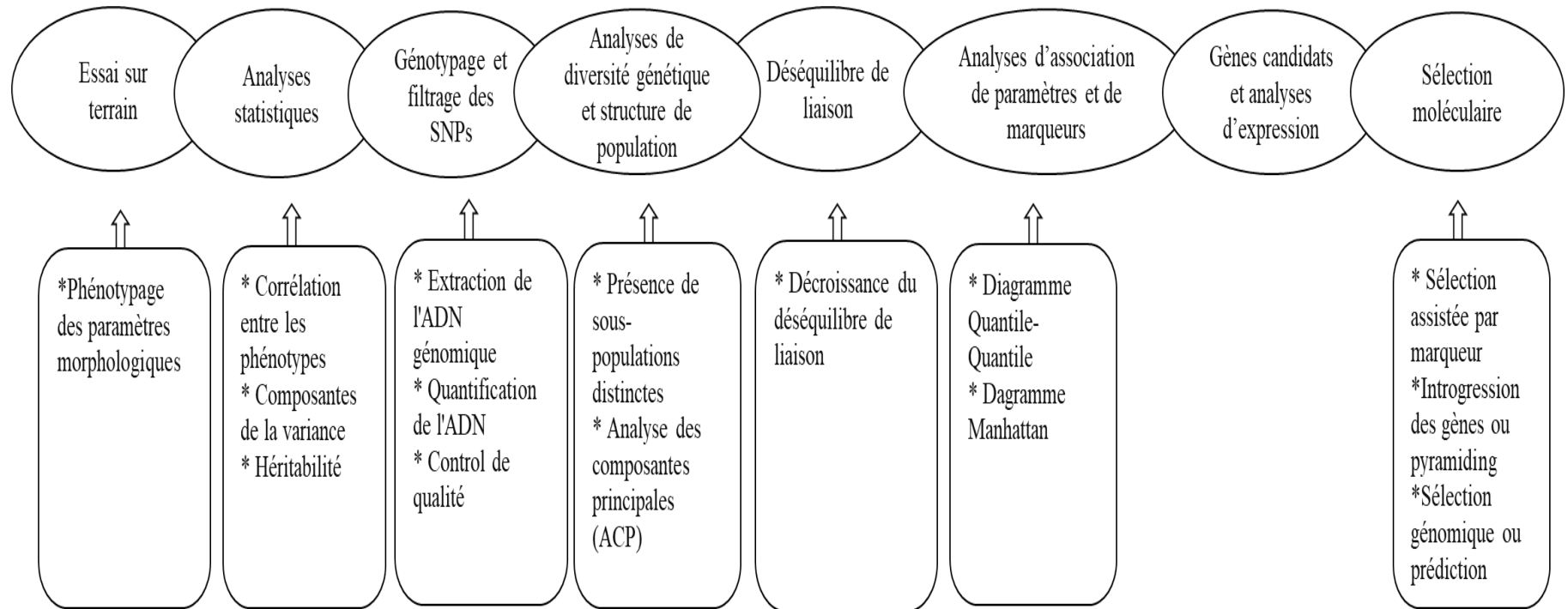


Figure 2. Procédure générale de la réalisation d'une GWAS (Shikha *et al.*, 2021).

5.2.1 Facteurs affectant la puissance des GWAS

Afin de détecter une association optimisée, la puissance des GWAS est déterminée par de nombreux facteurs qui doivent être pris en compte lors de la réalisation de ces études pour des paramètres cibles.

5.2.1.1. Variation phénotypique

La variation phénotypique est une partie importante de l'analyse d'association, seuls les paramètres pour lesquels les estimations de l'héritabilité sont modérées à élevées devraient être pris en compte dans les études d'association à l'échelle du génome, car l'héritabilité est un bon indicateur de la contribution de la variance génétique au phénotype et du lien entre le phénotype et le génotype. Une faible héritabilité au sens large est un facteur limitant qui réduit la puissance des GWAS pour la détection de l'association. Il existe de nombreuses méthodes, telles que le meilleur prédicteur linéaire non biaisé (BLUP) et le meilleur estimateur linéaire non biaisé (BLUE), qui peuvent être utilisées pour ajuster les données phénotypiques enregistrées dans différents lieux ou années afin de fournir de meilleures estimations des valeurs phénotypiques en tenant compte de l'interaction génotype-environnement (Alqudah *et al.*, 2019). La relation entre les SNPs associés et les paramètres phénotypiques chez des individus non apparentés est expliquée par l'estimation de la variance des SNPs qui, lorsqu'elle est utilisée dans une GWAS, est également connue sous le nom d'héritabilité basée sur les SNP. Une telle analyse aide à disséquer la variation génétique et à comprendre l'architecture génétique des caractères complexes, en plus d'identifier les SNPs les plus significatifs qui peuvent être incorporés dans les futurs programmes d'amélioration (Alqudah *et al.*, 2019).

5.2.1.2. Taille de la population

Lorsqu'on mène une étude d'association, le nombre d'individus est important pour obtenir des résultats significatifs et la taille de la population est essentielle pour définir les proportions de la variation phénotypique et génotypique. Par conséquent, l'augmentation de la taille de la population permet d'améliorer le pouvoir d'avoir des associations significatives avec un effet plus important, d'avoir une fréquence acceptable au sein de la population, et de surmonter les variantes rares. Une série de 100-500 individus est nécessaire et appropriée pour réaliser des GWAS (Kumar *et al.*, 2012). Les individus de la population peuvent être sélectionnés sur la base de leur variation phénotypique et génotypique attendue, en tenant compte du contexte génétique, y compris les régions géographiques d'origine, le statut biologique, les comportements de croissance ou tout autre caractère qui intéresse les chercheurs. Les individus sélectionnés doivent être répétés pour confirmer leur diversité par des analyses statistiques, y compris des analyses de groupes (clusters), pour assurer une distribution normale (Alqudah *et al.*, 2019).

5.2.1.3. Structure de la population

Il s'agit d'une approche statistique qui vise à calculer la corrélation de parenté entre les individus au sein de la population en raison du brassage et de la structure historique qui doivent être soigneusement pris en compte lors des analyses et de l'interprétation des résultats. La sélection d'une population pour l'analyse d'association génère la structure, ce qui conduit à avoir une variation génétique spécifique et un effet sur l'utilisation finale de l'analyse d'association (Pritchard *et al.*, 2000). La puissance de la cartographie d'association peut être considérablement réduite en raison de la structure de la population (Balding, 2006). Cette dernière résulte de la répartition inégale des allèles entre des sous-populations aux origines différentes. Lorsque ces sous-groupes sont échantillonnés pour construire un panel de lignées pour la cartographie d'association, le mélange intentionnel ou non d'individus ayant des fréquences alléliques différentes crée le LD. Un LD significatif entre des loci non liés entraîne de fausses associations qualifiées de « faux-positifs » entre un marqueur et un caractère (Slatkin, 2008).

Il s'agit de la principale limite de l'analyse GWAS, car les individus ne sont pas tous aussi éloignés les uns des autres au niveau génétique. Le fait d'ignorer la correction de la structure de la population conduit à des faux-positifs entre le génotype et le caractère d'intérêt (Alqudah *et al.*, 2019).

5.2.1.4. Fréquence allélique

Un facteur très important, qui affecte le pouvoir des GWAS, est la présence d'allèles chez quelques individus dans la population. Des allèles rares entraînent un manque de pouvoir de résolution (Soto-Cerda et Cloutier, 2012). Par conséquent, la distribution et l'analyse de la fréquence des allèles ont un impact sur la détection de l'association. Il est difficile de détecter les allèles fonctionnels qui sont présents à une faible fréquence, sauf s'ils ont un impact important sur le phénotype. Ignorer la fréquence des allèles peut induire en erreur les résultats de l'étude d'association à l'échelle du génome. La plupart des GWAS se concentrent uniquement sur les variants communs et fixent la fréquence de l'allèle majeur à 5 %. Malheureusement, les allèles rares pourraient expliquer la variation naturelle dans un groupe spécifique d'individus, ce qui est important pour l'amélioration génétique future, en plus des études biologiques (Alqudah *et al.*, 2019).

5.2.1.5. Déséquilibre de liaison (LD)

Selon Gupta *et al.* (2005), le déséquilibre de liaison désigne l'association non aléatoire entre deux marqueurs ou deux gènes/ QTLs, ainsi, la cartographie d'association est une application du LD. Quand deux marqueurs sont en LD, cela désigne une association non aléatoire entre les allèles, mais ces derniers

ne sont pas nécessairement associés à un phénotype particulier, car l'association implique une signification statistique et fait référence à la covariance d'un marqueur et d'un phénotype d'intérêt.

C'est un facteur qui doit être pris en compte lors des analyses, notamment pour définir l'intervalle des SNPs hautement associés qui peut conduire à la définition des loci les plus significatifs. Le LD est un indicateur qui permet de détecter la distance entre les loci, ce qui est important pour déterminer le nombre de marqueurs requis pour l'analyse du génome entier, c'est-à-dire qu'une valeur élevée du LD signifie qu'un faible nombre de marqueurs est nécessaire pour couvrir le génome (Myles *et al.*, 2009). Le coefficient de LD est utilisé pour mesurer la valeur de la probabilité que deux loci soient associés et partagent l'histoire de la mutation et de la recombinaison.

Chez le maïs, plusieurs études ont été menées afin d'étudier le déséquilibre de liaison sur une large gamme de populations et de marqueurs. Les caractéristiques du LD varient considérablement en fonction de la population choisie. Yan *et al.* (2009) ont conduit une étude en utilisant 632 lignées diverses et 1229 SNPs dérivés de 538 loci pour estimer le LD du maïs au niveau du génome entier. La distance de décroissance du LD différait selon les chromosomes et se situait entre 1 et 10 kb, elle était de plus en plus importante avec l'augmentation de la fréquence allélique mineure (MAF, de l'anglais « Minor Allele Frequency ») et avec des tailles d'échantillons plus petites, elle était beaucoup plus élevée dans les lignées tempérées que dans les lignées tropicales et subtropicales, comme le LD décroît rapidement chez le maïs, cela indique qu'une densité de marqueurs plus élevée est nécessaire pour capter les marqueurs situés à proximité des sites fonctionnels (Yan *et al.*, 2009).

Partie 1 :

*Dissection génétique de la
germination et du développement
des semis sous stress hydrique
chez le maïs*

1. Introduction

Le stress hydrique est considéré comme l'un des principaux facteurs nuisibles à l'agriculture, qui met en péril la production de maïs dans le monde entier en raison de sa nature erratique (Daryanto *et al.*, 2016 ; Gupta *et al.*, 2020).

Dans le cadre de l'amélioration de la tolérance au stress hydrique chez le maïs, quelques études d'association à l'échelle du génome (GWAS) ont été effectuées pendant le jeune stade de développement de la culture du maïs afin d'identifier les SNPs directement associés à la tolérance au stress hydrique. Dans les résultats obtenus par Wang *et al.* (2016a), le gène ZmVPP1 a été associé à la tolérance à la déshydratation dans les semis de maïs, codant pour une H⁺ pyrophosphatase de type vacuolaire, qui a amélioré la tolérance à la sécheresse des semis de maïs en raison d'une activité photosynthétique et d'un développement racinaire accru. Des associations significatives ont été détectées entre la tolérance au stress hydrique des semis de maïs et la variation du promoteur des gènes fonctionnels, tels que les SNPs situés dans le promoteur de ZmDREB2.7 et l'élément transposable miniature à répétition inversée dans le promoteur de ZmNAC111, qui déterminent l'expression du gène de la tolérance à la déshydratation chez les plantules de maïs (Liu *et al.*, 2013 ; Mao *et al.*, 2015).

Le déficit en eau affecte les cultures à différents niveaux de leur croissance et de leur développement (Yordanov *et al.*, 2000) et affecte le maïs de la germination à la maturité de la récolte (Aslam *et al.*, 2015). En plus des pertes de rendement, la sécheresse limite le taux de germination (Liu M. *et al.*, 2015) et réduit le développement des semis (Zhao *et al.*, 2016).

Chez les céréales, les performances de croissance des plantes ont été positivement associées à des systèmes racinaires bien développés, ainsi qu'à des paramètres de semis précoces, ceux-ci contribuant à l'amélioration de la tolérance au stress (Chloupek *et al.*, 2010 ; Avramova *et al.*, 2016 ; Ahmed *et al.*, 2019) ; de plus, la tolérance au stress hydrique chez le maïs au stade de semis est fortement liée à la vigueur mature et au développement d'une population dense.

Plusieurs études et programmes de sélection ont été basés principalement sur le rendement, la floraison et les phases végétatives avancés, en revanche une attention de recherche limitée a été accordée à l'étude du maïs aux premiers stades de son développement. L'évaluation de la tolérance à la sécheresse au stade de semis est nécessaire pour prédire de bons peuplements de la culture à maturité. Dans les premiers stades de la culture, la sécheresse provoque une baisse significative des taux de germination et une

augmentation de la mortalité des semis (Anjum *et al.*, 2011) et elle est préjudiciable à la viabilité et au développement des plantes. Le phénotypage de jeunes plantules dans des conditions contrôlées est une approche utile pour identifier des génotypes candidats tolérants à la sécheresse, et peut réduire la sélection laborieuse et longue dans des conditions de terrain (Avramova *et al.*, 2016). Les paramètres liés au développement des pousses et des racines sont potentiellement utilisés dans les « screenings » pour la tolérance à la sécheresse, car l'expression phénotypique de tous ces paramètres est réduite et parfois inhibée par le stress hydrique (Kaydan et Yagmur, 2008 ; Li *et al.*, 2014 ; Naveed *et al.*, 2014).

L'amélioration des paramètres racinaires par la sélection est limitée en raison des difficultés imposées lors des mesures directes (Cai *et al.*, 2012), c'est pourquoi plusieurs méthodes de phénotypage racinaire en laboratoire ont été développées, l'hydroponie et la culture sur papier roulé sont les méthodes les plus couramment utilisées pour la recherche racinaire. Le système de papier enroulé s'est avéré être une méthode rapide, peu coûteuse et précise pour évaluer les caractéristiques des racines au stade plantule (Abdel-Ghani *et al.*, 2016). La plupart des recherches sur la génétique des racines du maïs, de l'orge et du blé ont utilisé cette approche (Kuijken *et al.*, 2015 ; Hochholdinger *et al.*, 2018).

Comme l'évaluation du comportement des racines n'est pas possible sur le terrain (Whitmore et Whalley, 2009), plusieurs auteurs ont signalé que l'induction du stress hydrique par le polyéthylène glycol (PEG) est une approche fiable pour l'évaluation du stress hydrique dans les collections de germoplasme de maïs (Ruta *et al.*, 2010a,b ; Zhao *et al.*, 2016 ; Álvarez-Iglesias *et al.*, 2017). Cette approche a été utilisée pour l'étude du stress hydrique à des stades précoces (Khan *et al.*, 2016 ; Álvarez-Iglesias *et al.*, 2017 ; Djemel *et al.*, 2018b ; Djemel *et al.*, 2019 ; Badr *et al.*, 2020).

Dans ce contexte-là, la population MAGIC (Multi-Parent Advanced Generation Inter-Cross), où la contribution de tous les parents fondateurs est équilibrée (Cavanagh *et al.*, 2008), représente un nouveau moyen puissant permettant la cartographie à haute résolution de caractères quantitatifs (Mackay *et al.*, 2009). L'amélioration des cultures contre les stress abiotiques tels que la sécheresse nécessite une grande diversité de germoplasme (Flint-Garcia *et al.*, 2005) et la combinaison de plusieurs fondateurs fournit une plus grande diversité génétique et phénotypique au sein d'une seule population de cartographie, ainsi la population MAGIC est un outil utile pour faire face au stress hydrique.

La cartographie des QTLs dans les populations MAGIC (Multi-Parent Advanced Generation Inter-Cross) répond à ces critères : (1) plusieurs allèles peuvent être étudiés simultanément et aucun d'entre eux n'est à faible fréquence, (2) les populations MAGIC présentent une structure de base connue qui empêche les fausses associations qualifiées de « faux-positifs » (Myles *et al.*, 2009), (3) et contrairement aux panels

de maïs consanguins construits par des consanguins d'origines divergentes, les populations MAGIC sont mieux adaptées à un environnement particulier, de sorte que les différences d'adaptation ne compromettent pas le phénotypage. Arrones *et al.* (2020) ont synthétisé l'importance des populations MAGIC multi-parentales dans l'amélioration des plantes en affirmant que ces populations représentent de nouvelles ressources puissantes de nouvelle génération pour l'analyse génétique et la sélection de matériel d'élite recombinant.

L'objectif de cette partie était d'étudier la régulation génétique de la tolérance au stress hydrique lors de la germination et pendant la croissance des semis chez le maïs afin d'identifier les régions génomiques associées ainsi que les gènes candidats.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal

La population MAGIC de maïs utilisée dans cette étude a été établie par le groupe de génétique et d'amélioration du maïs de la Misión Biológica de Galicia, CSIC (Pontevedra, Espagne), en utilisant huit lignées fondatrices diverses, avec un fond hétérogène (Butrón *et al.*, 2019 ; Jiménez-Galindo *et al.*, 2019) (Tableau 1). Le schéma de développement de la population MAGIC utilisée est représenté dans la figure 3.

L'étape initiale pour créer la population MAGIC consiste à réaliser quatre croisements simples, chacun impliquant une paire différente de parents. À la génération suivante, deux hybrides doubles ont été obtenus, chacun comportant une paire différente d'hybrides simples. Enfin, les deux hybrides doubles ont été croisés pour obtenir le croisement à huit voies décrit dans Butrón *et al.* (2003). Le croisement à huit voies a été réalisé aléatoirement pendant six générations. Dans chaque génération, un minimum de 50 croisements a été effectué entre 100 individus différents. Un bulk a été effectué avec le même nombre de grains de chaque épi afin de contribuer de manière égale à la génération suivante. Après six cycles de recombinaison, les plantes ont été autofécondées pendant six générations en utilisant la méthode de descendance à graine unique et environ 700 lignées hautement homozygotes ont été obtenues bien que seulement 600 RILs soient conservées de nos jours. La méthode utilisée garantit que chaque RIL dérive d'une plante différente de la population de croisement aléatoire.

Nous avons évalué 420 lignées consanguines recombinantes (RILS) de la population MAGIC ainsi que les huit parents pour la tolérance au stress hydrique.

Les génotypes ont été phénotypés à la germination et pendant le développement des semis, dans des conditions normales et de stress, le stress hydrique était induit par une solution aqueuse de Polyéthylène glycol 6000 (PEG 6000) de haut poids moléculaire selon la méthode décrite par Álvarez- Iglesias *et al.* (2018).

Tableau 1 : Lignées parentales de la population MAGIC évaluée.

Lignée	Couleur du grain	Origine	Type du grain
EP17 ^a	Jaune	A1267(Unknown location) ^e	Flint
EP43 ^a	Jaune	Parderrubias (Atlantic Spain) ^e	Flint
EP53 ^a	Jaune	Laro (Atlantic Spain) ^e	Flint
EP86 ^a	Jaune	Nostrano dell'Isola (Italy) ^e	Flint
PB130 ^b	Jaune	Rojo Vinoso de Aragón (Mediterranean Spain) ^e	Flint
F473 ^c	Blanche	Doré de Gomer (France) ^e	Flint
EP125 ^a	Jaune	Selection from CO125	Corn Belt Dent
A509 ^d	Jaune	A78 × A109	Corn Belt Dent

^a De la Misión Biológica de Galicia (Espagne)

^b De l'Estação Agraria de Braga (Portugal)

^c De l'Institut National de la Recherche Agronomique (France)

^d De l'Université du Minnesota (USA)

^e Population européenne

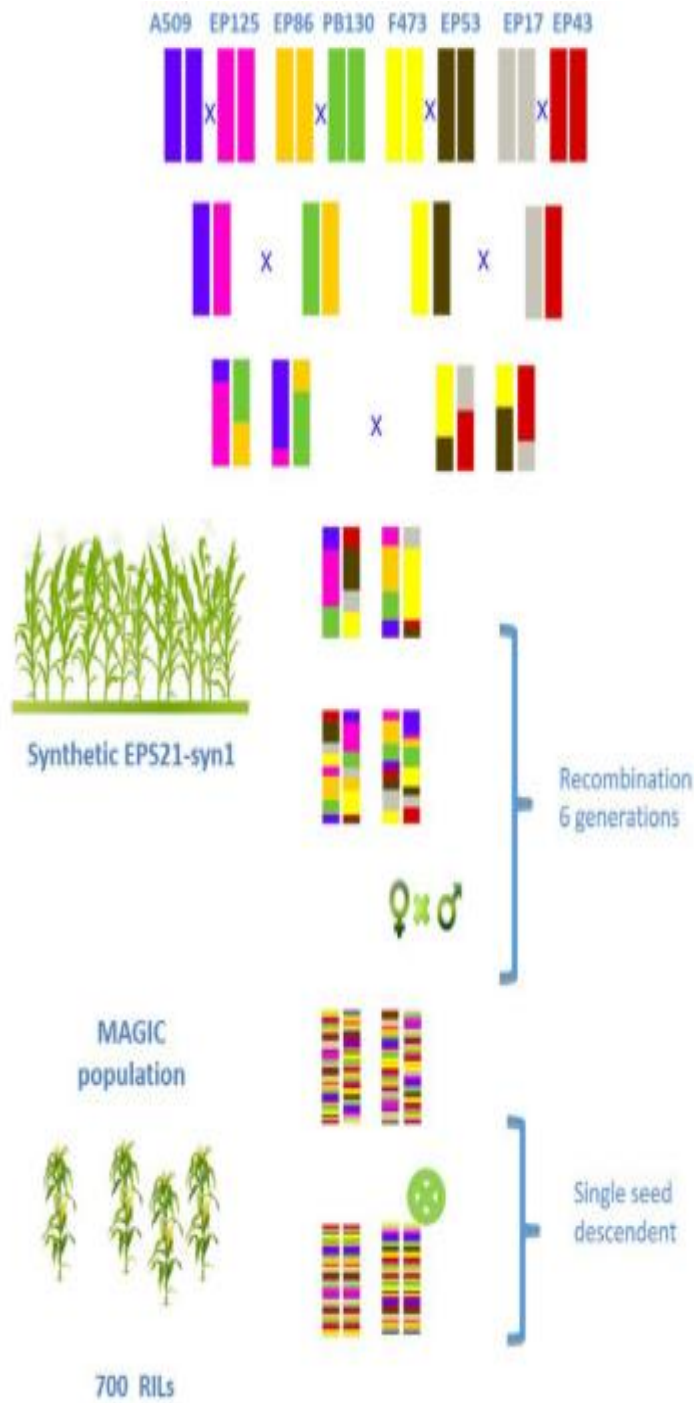


Figure 3: Schéma de la procédure utilisée pour développer les lignées consanguines recombinantes (RIL) qui constituent la population multiparentale de croisements de générations avancées (MAGIC) issue du croisement de huit fondateurs consanguins (Butrón *et al.*, 2003).

2.2. Dispositif expérimental et collecte des données

L'évaluation de la germination des graines dans des conditions de stress hydrique a été réalisée dans des boîtes de Pétri, en plaçant 10 graines de chaque lignée consanguine recombinante de maïs sur une couche de papier filtre What-man humidifiée avec 10 ml de solution de PEG 6000, à une concentration de 200 g/l (considérée comme une concentration sévère pour la germination selon Alvarez-Iglesias *et al.*, 2018), et l'eau distillée a été utilisée comme traitement normal. Les boîtes de Pétri ont été scellées avec du parafilm pour éviter la perte d'eau par évaporation et incubées dans l'obscurité à 27°C dans une chambre de culture contrôlée. L'évaluation a suivi un plan en blocs complets randomisés (RCBD) avec trois répétitions. Le nombre de graines germées a été compté après 5 jours et utilisé pour calculer le pourcentage de germination final (G%). Les longueurs des racines primaires et des coléoptiles (RL, CL) ont été enregistrées pour toutes les plantules sur chaque boîte de Pétri. Après dessiccation pendant 72 h à 60°C de toutes les racines primaires, racines secondaires et coléoptiles prélevés dans chaque boîte de Pétri, le poids sec (DW) a été obtenu. A partir de ces données, les rapports longueur du coléoptile/longueur de la racine (CL/RL) et du poids sec du coléoptile/poids sec de la racine (CDW/RDW) ont été calculés.

2.3. Analyses statistiques

Les lignées consanguines recombinantes dérivées de la population MAGIC ont été préalablement génotypées pour 955 690 SNPs en utilisant la méthode du génotypage par séquençage (GBS), à l'Institut de biotechnologie de l'Université Cornell. La version : Maize B73 RefGen_v2 a été utilisée pour localiser les positions (Sen *et al.*, 2010). La matrice des génotypes a été filtrée comme suit : Les génotypes hétérozygotes et les polymorphismes d'insertion/délétion (INDELs) ont été considérés comme des données manquantes et les SNPs avec plus de 50 % de données manquantes et/ou une fréquence d'allèle mineur (MAF) inférieure à 5 % ont été omis. En conséquence, nous avons obtenu une matrice de génotypes constituée de 215 131 SNPs répartis sur le génome du maïs. Les meilleurs estimateurs linéaires non biaisés (BLUEs) pour chaque caractère ont été calculés. Pour chaque caractère dans les deux conditions d'irrigation, les statistiques descriptives (moyenne, asymétrie, aplatissement et coefficient de variation) ont été calculées. Les coefficients de corrélation phénotypique (r_p) entre les paramètres dans les deux conditions d'irrigation ont été calculés en utilisant les estimations REML selon une procédure de modèle mixte SAS (Holland, 2006). Une analyse d'association à l'échelle du génome a été réalisée avec le

logiciel Tassel 5 (Bradbury *et al.*, 2007). L'analyse d'association était basée sur un modèle linéaire mixte (niveau de compression optimal et P3D pour estimer les composantes de la variance), qui comprenait une matrice génotype-phénotype et une matrice de parenté construite en utilisant la méthode IBS centrée (Endelman et Jannink, 2012). Les bases de données de génotypes complètes et filtrées sont disponibles comme matériel supplémentaire dans López-Malvar *et al.* (2021a).

2.4. Sélection des SNPs, QTLs et gènes candidats

Pour calculer le seuil de comparaison pour déclarer qu'une association entre un paramètre et un SNP est significative, nous avons utilisé une modification de l'approche de Bonferroni (Li et Ji, 2005). Celle-ci consiste à calculer le nombre de tests indépendants par le programme Haploview en utilisant les règles de l'option quatre gamètes (Wang *et al.*, 2002 ; Barrett *et al.*, 2004), ce qui donne 12 397 comparaisons indépendantes. Le seuil de comparaison est le coefficient entre le seuil établi à titre expérimental (0,3) et le nombre de tests indépendants. Ainsi, un marqueur serait considéré comme significativement associé à un paramètre à des valeurs p inférieures à $2,42 \times 10^{-5}$ ($-\log_{10}$ (valeur p) = 4,6). Une région d'intervalle de confiance de +/-700 kbp autour de chaque SNP significatif a été prise en compte à la suite d'études d'association précédentes utilisant la même population MAGIC (Jiménez -Galindo *et al.*, 2019 ; Yi *et al.*, 2020 ; López-Malvar *et al.*, 2021a,b). Les SNPs ont été assignés au même QTL dans le cas où leurs intervalles de confiance se chevauchaient.

Pour la recherche de gènes candidats associés aux paramètres étudiés, nous avons considéré les deux gènes décrits qui délimitent la région de +/-700 kbp autour du SNP dans l'assemblage du génome de référence version 2. Nous les avons positionnés dans la version 4 du génome de référence, et tous les gènes contenus dans cette région ont ensuite été identifiés et caractérisés à partir de l'assemblage du génome de référence du maïs B73 (version 4) disponible sur le navigateur MaizeGDB (Andorf *et al.*, 2015).

3. Résultats

3.1. Variation phénotypique et développement

Le stress hydrique a eu des effets négatifs et les valeurs moyennes de chaque paramètre ont été significativement réduites par rapport aux conditions normales (Tableau 2). La réduction causée par le stress hydrique varie de 90 % pour la longueur et le poids sec des coléoptiles à 40 % pour la germination. Une grande variation phénotypique pour tous les paramètres a été trouvée dans les conditions normales et sous stress induit (Tableau 2). Les gammes de variation ont été réduites sous stress hydrique par rapport aux conditions normales, sauf pour la germination, et le minimum est zéro pour tous les paramètres en conditions de stress hydrique. Les données obtenues ont montré que la distribution des paramètres était approximativement symétrique pour la germination et la longueur des racines dans les deux conditions. Les valeurs phénotypiques de tous les autres paramètres étaient positivement biaisées dans les deux conditions, sauf pour la germination (Tableau 2).

Tableau 2 : Moyenne \pm E.S, CV (coefficient de variation), Asymétrie et aplatissement, Min. et Max. de la germination et des paramètres liés au développement des semis évalués sous stress hydrique obtenu par 200 g l⁻¹ de Polyéthylène glycol 6000 et en conditions normales.

Variable	Moyenne \pm E.S	CV	Asymétrie	Aplatissement	Min.	Max.
Normal (0 g l⁻¹ de polyéthylène glycol 6000)						
Germination	74,44 \pm 9,445	21,98	-0,77**	0,38	20	100
Longueur du coléoptile	21,34 \pm 5,079	41,22	0,63**	0,05	6,2	51,8
Longueur de la racine	39,38 \pm 8,746	38,46	0,50**	-0,05	7,5	94,1
Longueur du coléoptile/ Longueur de la racine	0,58 \pm 0,140	41,43	2,99**	16,85**	0,2	2,5
Poids sec du coléoptile	51,39 \pm 16,181	54,53	1,07**	1,29**	6,7	160
Poids sec des racines	32,4 \pm 11,637	62,15	1,77**	4,98**	3,3	136,7
Poids sec du coléoptile/Poids sec des racines	1,81 \pm 0,442	42,16	1,54**	3,06**	0,7	5,2
Stress (200 g l⁻¹ de Polyéthylène glycol 6000)						
Germination	42,95 \pm 12,183	49,14	-0,02	-0,66*	0	90
Longueur du coléoptile	2,14 \pm 1,343	108,73	1,34* *	1,76**	0	11,6
Longueur de la racine	15,95 \pm 3,237	35,16	0,53* *	0,97**	0	37,3
Longueur du coléoptile/ Longueur de la racine	0,13 \pm 0,084	115,69	1,74* *	4,70**	0	1
Poids sec du coléoptile	5,42 \pm 4,858	155,34	2,76* *	12,14**	0	66,7
Poids sec des racines	10,68 \pm 4,644	75,29	1,16* *	1,99**	0	43,3
Poids sec du coléoptile/Poids sec des racines	0,46 \pm 0,320	119,96	1,86* *	4,34**	0	3,3
*, **, *** significatif à 0.05, 0.01 et 0.001 niveau de probabilité, respectivement.						

3.2. Corrélations phénotypiques entre les caractères mesurés

Les corrélations phénotypiques entre les géotypes dans chaque traitement ont montré des réponses différentes face au stress hydrique (Tableau 3). Dans les conditions normales, des corrélations significatives ($p < 0,01$) ont été observées entre la germination (G%) et les caractères liés au développement des semis. Toutes les corrélations sont positives, sauf celles entre la germination et les rapports longueur du coléoptile/longueur de la racine (CL/RL) et poids sec du coléoptile/poids sec de la racine (CDW/RDW).

La longueur du coléoptile (CL) est fortement corrélée à la longueur de la racine (RL) ($r = 0,75$) et au poids sec du coléoptile (CDW) ($r = 0,83$). De plus, la longueur de la racine (RL) est fortement corrélée avec le poids sec du coléoptile (CDW) ($r = 0,70$) et le poids sec de la racine (RDW) ($r = 0,74$). Le rapport poids sec du coléoptile/poids sec de la racine (CDW/RDW) est positivement corrélé avec le rapport longueur du coléoptile/longueur de la racine (CL/RL) ($r = 0,68$).

Dans des conditions de stress hydrique, toutes les corrélations entre la germination (G%) et les paramètres liés au développement des semis sont significatives ($p < 0,01$) et positives, et la germination (G%) est fortement corrélée avec le poids sec des racines (RDW) ($r = 0,74$). La longueur du coléoptile (CL) est fortement corrélée avec le poids sec du coléoptile (CDW) ($r = 0,85$), et avec les rapports longueur du coléoptile/longueur de la racine (CL/RL) ($r = 0,84$) et poids sec du coléoptile/poids sec de la racine (CDW/RDW) ($r = 0,84$). D'autres corrélations positives fortes ont été observées entre les rapports poids sec du coléoptile/poids sec de la racine (CDW/RDW) et longueur du coléoptile/longueur de la racine (CL/RL) ($r = 0,90$), et poids sec du coléoptile (CDW) ($r = 0,75$).

Les corrélations diffèrent entre les conditions de stress hydrique et les conditions normales, en particulier entre la germination et CL/CR, la germination et CDW/RDW, RDW et CL/RL, CDW/RDW et RL. Entre CDW/RDW et RDW, la corrélation est positive en conditions de stress et négative en conditions normales. La corrélation entre CDW et CL/RL est significative sous stress et non significative dans les conditions normales. Inversement, entre CL/RL et RL, la corrélation est significative dans les conditions normales et non significatives dans les conditions stressées.

Tableau 3. Coefficients de corrélation entre les caractères liés à la germination et au développement des semis mesurés dans la population MAGIC évaluée sous stress hydrique (en-dessous de la diagonale) obtenu avec 200 g L⁻¹ de Polyéthylène glycol 6000 et sous conditions normales (au-dessus de la diagonale).

	G%	CL	RL	CL/RL	CDW	RDW	CDW/RDW
G%		0,25**	0,37**	-0,20**	0,50**	0,58**	-0,26**
CL	0,41**		0,75**	0,24**	0,83**	0,59**	0,26**
RL	0,47**	0,40**		-0,30**	0,70**	0,74**	-0,19**
CL/RL	0,29**	0,84**	0,07		0,10	-0,18**	0,68**
CDW	0,50**	0,85**	0,38**	0,66**		0,76**	0,18**
RDW	0,74**	0,41**	0,60**	0,22**	0,52**		-0,34**
CDW/RDW	0,26**	0,84**	0,14*	0,90**	0,75**	0,17**	

G% = Germination, CL = Longueur du coléoptile, RL= Longueur de la racine, CL/RL= Longueur du coléoptile/longueur de la racine, CDW= Poids sec du coléoptile, RDW= Poids sec de la racine, CDW/RDW= Poids sec du coléoptile/ poids sec de la racine

3.3. Régions génomiques associées aux caractères liés à la germination et au développement des semis

Dans la présente étude, une analyse GWAS des 420 lignées recombinantes avec leurs huit parents a été réalisée pour identifier les associations génétiques avec les différents paramètres étudiés. Vingt-huit SNPs ont été significativement associés aux paramètres étudiés sous stress hydrique et 16 SNPs ont été significativement associés sous conditions normales (seuil de signification $p = 2,42 \times 10^{-5}$).

3.3.1. Conditions de stress hydrique

Dans cette étude, aucun SNP n'a été significativement associé à la germination et à la longueur des racines sous stress hydrique. Trois SNPs, répartis sur les chromosomes 5, 6 et 7, ont été significativement associés à la longueur du coléoptile. L'effet additif associé aux SNPs individuels se situe entre 0,76 et 1,62. Les SNPs expliquent 9 et 14 % de la variance, et le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable est plus élevé que le nombre de lignées avec l'allèle favorable pour la longueur du coléoptile, sauf pour le QTL sur le bin 5.05 (Tableau 4).

Huit SNPs, distribués le long des chromosomes 2, 4, 6 et 9, sont significativement associés au rapport longueur du coléoptile/longueur de la racine sous stress hydrique. L'effet additif se situe entre 0,07 et 0,14. Le pourcentage de variance expliqué par les SNPs individuels varie de 7 à 16 %, et le SNP S9_10122782 a atteint le pourcentage le plus élevé. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle qui réduit le ratio est plus élevé que le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle qui augmente le ratio (Tableau 4).

Dix SNP répartis le long des chromosomes 2, 5, 6 et 8 sont significativement associés au poids sec des coléoptiles, dont trois dans la région bin 2.04 et deux dans la région bin 8.06. L'effet additif pour les SNPs individuels se situe entre 3,68 et 6,97, et les SNPs ont permis d'expliquer entre 7 et 16 % de la variance, et la valeur la plus élevée a été atteinte par S5_11084653. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable est plus élevé que le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable pour le caractère (Tableau 4).

Les deux SNPs, S3_10685613 et S10_127256724, sur les chromosomes 3 et 10, respectivement, sont significativement associés au poids sec des racines sous stress hydrique, avec une valeur additive de 2,68 et 3, respectivement, et le pourcentage de variance expliquée est de 10 et 11 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable est plus élevé que le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable (Tableau 4).

Cinq SNPs distribués le long des chromosomes 1, 2 et 9, ont été significativement associés au rapport poids sec du coléoptile/poids sec de la racine sous stress hydrique, dont trois dans bin 2.08. Trois SNPs ont été trouvés sur le chromosome 2. La valeur additive associée aux SNPs individuels varie de 0,41 à 0,52 et le pourcentage de variance expliquée varie entre 10 et 15 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable est plus élevé que le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable (Tableau 4).

La position chromosomique (bin), le nombre de QTLs, la signification de l'association, le nombre de RILs avec des allèles favorables et défavorables, la valeur additive et la variance expliquée par chaque SNP sont donnés dans le tableau 4.

Tableau 4. SNPs significativement associés aux paramètres liés à la germination et au développement des semis sous stress hydrique obtenu avec 200 g L-1 de Polyéthylène glycol 6000.

SNP ^a	Bin	QTL ^b	P ^c	Allèle ^d	Effet ^e	Obs ^f	R ² ^g
<i>Longueur du coléoptile</i>							
S5_185498400	5.05	CL_5.05	1,92E-05	C/T	0,76	97/87	0,1
S6_3045454	6	CL_6.00	2,29E-05	A/G	1,19	20/184	0,09
S7_163929841	7.04	CL_7.04	2,17E-05	A/G	1,62	11/128	0,14
<i>Longueur du coléoptile/Longueur de la racine</i>							
S2_6486062	2.02	CL/RL_2.02	1,51E-05	T/A	0,1	12/212	0,08
S4_206750186	4.09	CL/RL_4.09(1)	7,41E-06	C/A	0,13	7/135	0,13
S4_235381511	4.09	CL/RL_4.09(2)	8,33E-06	G/A	0,14	6/126	0,14
S6_107737617	6.04	CL/RL_6.04(1)	2,97E-06	T/C	0,1	14/234	0,09
S6_111018551	6.04	CL/RL_6.04(2)	1,27E-05	A/G	0,09	14/250	0,08
S6_114057282	6.04	CL/RL_6.04(3)	2,05E-05	T/C	0,07	20/239	0,07
S6_114919493	6.04	CL/RL_6.04(4)	2,11E-05	T/C	0,08	20/164	0,09
S9_10122782	9.01	CL/RL_9.01	5,31E-07	T/A	0,12	10/156	0,16
<i>Poids sec du coléoptile</i>							
S2_55483944	2.04	CDW_2.04(1)	6,01E-08	G/C	6,97	12/230	0,13
S2_56924044	2.04	CDW_2.04(2)	2,18E-05	T/C	4,55	17/256	0,07
S2_61029060	2.04	CDW_2.04(3)	1,44E-05	A/C	5,28	13/241	0,08
S5_11084653	5.02	CDW_5.02	1,51E-05	G/T	6,42	9/135	0,16
S5_214081679	5.08	CDW_5.08	7,67E-06	T/A	5,93	12/122	0,13
S6_3042595	6	CDW_6.00	7,55E-07	G/A	6,29	13/153	0,13
S6_157412647	6.06	CDW_6.06	9,23E-07	T/G	7,12	10/127	0,15
S8_145231325	8.05	CDW_8.05	2,79E-06	T/G	6,61	10/191	0,11
S8_163741873	8.06	CDW_8.06(1)	4,82E-06	C/T	3,68	25/174	0,11
S8_164558505	8.06	CDW_8.06(2)	6,55E-07	A/G	6,87	11/138	0,14
<i>Poids sec de la racine</i>							
S3_10685613	3.03	RDW_3.03	1,18E-05	A/C	2,68	73/116	0,1
S10_127256724	10	RDW_10.00	1,47E-05	A/G	3	51/119	0,11
<i>Poids sec du coléoptile/Poids sec de la racine</i>							
S1_82154624	1.04	CDW/RDW_1.04	1,48E-05	G/A	0,52	6/127	0,14
S2_216786049	2.08	CDW/RDW_2.08(1)	1,79E-05	T/G	0,48	7/147	0,11
S2_217507453	2.08	CDW/RDW_2.08(2)	6,87E-06	T/A	0,52	7/118	0,15
S2_218777697	2.08	CDW/RDW_2.08(3)	3,85E-06	A/G	0,41	11/193	0,1
S9_10122782	9.01	CDW/RDW_9.01	1,48E-05	T/A	0,41	10/153	0,12

^a Le nombre avant le trait de soulignement () indique le numéro du chromosome et le nombre après le trait de souligné () indique la position physique du SNP en bp dans le chromosome. ^b Le nombre après les tirets indique le bin du chromosome et le nombre entre parenthèses indique l'ordre des QTL dans le chromosome. ^c Le seuil de signification basé sur la déviation de F observée par rapport à celle attendue est $p = 1 \times 10^{-4}$. ^d L'allèle avant la barre oblique (/) est l'allèle favorable pour le caractère et l'allèle après la barre oblique est l'allèle défavorable. ^e L'effet additif a été calculé comme étant la moitié de la différence entre la moyenne des homozygotes pour l'allèle qui augmente le caractère et la moyenne de l'homozygote qui diminue le caractère. ^f Obs = nombre de lignées homozygotes pour une variante donnée. Le nombre avant la barre oblique se réfère à l'allèle qui augmente le caractère et le nombre après la barre oblique à l'allèle qui diminue le caractère. ^g R², proportion de la variance phénotypique expliquée par le SNP. Le numéro entre parenthèse dans la colonne des QTLs indique le numéro du QTL dans une même région génomique.

3.3.2. Conditions normales

Dans des conditions normales, aucun SNP n'a été associé de manière significative à la longueur des racines, au poids sec des racines et au rapport poids sec du coléoptile/poids sec des racines. Trois SNPs distribués sur les chromosomes 1 et 4 sont significativement associés à la germination dans ce traitement, et les SNPs S4_18695379 et S4_18695411 dans le bin 4.03 sont proches. L'effet additif associé aux SNPs individuels était compris entre 8,27 et 13,06 (partagé entre les deux SNPs sur le chromosome 4), et le pourcentage de variance expliquée est compris entre 12 et 15 % (partagé entre les deux SNPs sur le chromosome 4). Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que celui des lignées homozygotes avec l'allèle défavorable (Tableau 5).

Un seul SNP sur le chromosome 6 a été significativement associé à la longueur du coléoptile avec une valeur additive de 3.82. Le pourcentage de variance expliquée par cet SNP est de 12 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est inférieur au nombre de lignées avec l'allèle défavorable (Tableau 5).

Onze SNPs répartis le long des chromosomes, à l'exception des chromosomes 4, 5 et 9, sont significativement associés au rapport longueur du coléoptile/longueur de la racine. La valeur additive varie de 0,11 à 0,27 et le SNP S8_171777809 possède la valeur la plus élevée (0,27). Le pourcentage de variance expliquée se situe entre 7 et 14 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est inférieur au nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable (Tableau 5).

Un SNP situé sur le chromosome 7, S7_140235159, est significativement associé au poids sec des coléoptiles. La valeur additive de cet SNP est de 0,36 et le pourcentage de variance expliquée par ce marqueur est de 9 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est inférieur au nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable (Tableau 5).

Certains SNPs sont associés à deux paramètres ; plus précisément, en conditions de stress hydrique, le SNP S9_10122782, situé dans la région bin 9.01 et associé au rapport poids sec du coléoptile/poids sec de la racine, est également associé au rapport longueur du coléoptile/longueur de la racine. Le SNP S6_3045454 situé dans la région bin 6.00 est associé à la longueur du coléoptile et est très proche de S6_3042595, qui est associé au poids sec du coléoptile. Enfin, en conditions normales, S7_140235159, dans la région bin 7.03, est associé à la longueur du coléoptile/la longueur de la racine et au poids sec du coléoptile. La position chromosomique (bin), le nombre de QTLs, la signification de l'association, le nombre de RILs avec des allèles favorables et défavorables, la valeur additive et la variance expliquée par chaque SNP sont donnés dans le tableau 5.

Tableau 5. SNPs significativement associés aux paramètres liés à la germination et au développement des semis sous conditions normales.

SNP ^a	Bin	QTL	P^b	Allèle ^c	Effet ^d	Obs ^e	R^2^f
Germination							
S1_281709337	1.1	G_1.1	6.63E-06	A/T	8,27	116/31	0,15
S4_18695379	4.03	G_4.03(1)	8.67E-07	C/T	13,06	209/12	0,12
S4_18695411	4.03	G_4.03(1)	8.67E-07	C/G	13,06	209/12	0,12
Longueur du coleoptile							
S6_158689148	6.06	CL_6.06	1.74E-05	C/T	3,82	32/141	0,12
Longueur du coléoptile/Longueur de la racine							
S1_42298404	1.03	CL/RL_1.03	4.38E-06	A/C	0,19	9/165	0,1
S1_279913636	1.1	CL/RL_1.1	1.38E-05	C/G	0,15	14/130	0,11
S2_19259124	2.03	CL/RL_2.03	1.28E-07	G/A	0,22	10/197	0,12
S3_165855897	3.05	CL/RL_3.05	1.22E-05	A/G	0,2	8/149	0,12
S6_62741341	6.01	CL/RL_6.01	2.29E-05	G/C	0,11	32/218	0,12
S7_140235159	7.03	CL/RL_7.03	1.11E-06	C/T	0,16	11/168	0,1
S7_161684211	7.04	CL/RL_7.04	1.40E-05	A/G	0,13	23/109	0,07
S8_13332626	8.02	CL/RL_8.02	1.64E-05	A/C	0,22	7/129	0,14
S8_159549553	8.06	CL/RL_8.06	8.90E-06	A/T	0,12	20/232	0,12
S8_171777809	8.08	CL/RL_8.08	9.84E-06	C/G	0,27	5/122	0,12
S10_18140694	10.03	CL/RL_10.03	5.14E-06	A/C	0,19	9/165	0,13
Poids sec du coléoptile							
S7_140235159	7.03	CDW_7.03	1.17E-05	A/G	0,36	28/183	0,09

^a Le nombre avant le trait de soulignement () indique le numéro du chromosome et le nombre après le trait de souligné () indique la position physique du SNP en bp dans le chromosome. ^b Le nombre après les tirets indique le bin du chromosome et le nombre entre parenthèses indique l'ordre des QTLs dans le chromosome. ^c Le seuil de signification basé sur la déviation de F observée par rapport à celle attendue est $p = 1 \times 10^{-4}$. ^d L'allèle avant la barre oblique (/) est l'allèle favorable pour le caractère et l'allèle après la barre oblique est l'allèle défavorable. ^e L'effet additif a été calculé comme étant la moitié de la différence entre la moyenne des homozygotes pour l'allèle qui augmente le caractère et la moyenne de l'homozygote qui diminue le caractère. ^f Obs = nombre de lignées homozygotes pour une variante donnée. Le nombre avant la barre oblique se réfère à l'allèle qui augmente le caractère et le nombre après la barre oblique à l'allèle qui diminue le caractère. ^g R^2 , proportion de la variance phénotypique expliquée par le SNP. Le numéro entre parenthèse dans la colonne des QTLs indique le numéro du QTL dans une même région génomique.

3.4. Gènes candidats détectés dans les régions entourant les SNP significatifs

Sur la base du génome de référence du maïs, une liste de gènes candidats a été récupérée dans un intervalle de 700 kbp de part et d'autre du SNP significatif. Nous avons considéré comme gènes candidats les gènes précédemment signalés dans l'intervalle de 700 kpb de chaque SNP significativement associé à

un caractère, qui ont une certaine relation potentielle avec le caractère associé au SNP significatif, sur la base de la fonction décrite du gène. Il y a 1566 gènes candidats associés à tous les paramètres (Annexe 1.B) ; 631 en conditions normales et 935 en conditions de stress. Les plus significatifs d'entre eux ainsi que leur implication sont rapportés dans la discussion.

En conditions normales, il y a 71 gènes candidats associés à la germination au niveau des chromosomes 1 et 4, et 67 gènes candidats associés à la longueur du coléoptile dans le chromosome 6. Le rapport longueur du coléoptile/longueur de la racine a le plus grand nombre (457) de gènes candidats dans les conditions normales sur les chromosomes 1, 2, 3, 6, 7, 8 et 10. En outre, il y a 36 gènes candidats associés au poids sec du coléoptile dans le chromosome 7.

En conditions de stress hydrique, 70 gènes candidats sont associés à la longueur du coléoptile sur les chromosomes 5, 6 et 7. Il y a 367 gènes candidats pour le poids sec du coléoptile dans les chromosomes 2, 5, 6 et 8. Pour le rapport longueur du coléoptile/longueur de la racine, il y a 261 gènes candidats sur les chromosomes 2, 4, 6 et 9. Il y a 170 gènes candidats associés au rapport poids sec du coléoptile/poids sec de la racine sur les chromosomes 1, 2 et 9. Enfin, 67 gènes candidats ont été associés au poids sec des racines sur les chromosomes 3 et 10.

Parmi ces gènes candidats, seuls ceux liés au stress hydrique, à la germination et aux caractéristiques des plantules sont détaillés dans la section discussion. Les gènes candidats, détectés dans les conditions de stress hydrique et les conditions normales impliqués dans d'autres stress et processus biologiques, sont listés avec leurs implications d'après les résultats des études précédentes dans l'annexe 1.A

4. Discussion

Le stress hydrique est un problème agronomique majeur, et l'un des plus importants facteurs limitant la biomasse et la production de semences du maïs dans presque toutes les régions où il est cultivé. En tant que caractère quantitatif, il nécessite une compréhension des mécanismes génétiques contrôlant les différentes réponses des plantes pour adopter différentes approches de sélection (Ahsan *et al.*, 2013).

Dans cette étude, le stress hydrique a été simulé par une solution de polyéthylène glycol (PEG). La sécheresse induite par le PEG diminue l'absorption d'eau et donc la germination, qui devient soit retardée, soit se produit à un taux réduit (Partheeban *et al.*, 2017). Dans une étude précédente menée par Djemel *et al.* (2018b), le stress appliqué (200 g/l de Polyéthylène glycol) a eu l'effet le plus élevé sur les indices de germination du maïs tempéré (Djemel *et al.*, 2018b).

Les RILS utilisés dans l'étude actuelle ont montré une large gamme de variations phénotypiques au stade précoce du développement en réponse au stress induit. Nos résultats ont révélé que le traitement appliqué a clairement exercé un impact négatif sur la germination et la performance des semis de toutes les lignées de maïs, en affectant tous les paramètres comparativement au traitement normal, ce qui est en accord avec les observations de Ali *et al.* (2013) et Khan *et al.* (2016).

La population MAGIC utilisée a permis dans des études précédentes une dissection plus fine de la génétique de la résistance du maïs à la pyrale et une forte détection de gènes candidats sur la base d'informations fonctionnelles (Butrón *et al.*, 2019 ; Jiménez-Galindo *et al.*, 2019 ; Yi *et al.*, 2020 ; López-Malvar *et al.* 2021a, b ; López-Malvar *et al.* 2022).

Les paramètres phénotypiques ciblés sont considérés comme importants pour l'étude de la tolérance au stress hydrique au stade du semis et dans les programmes de sélection, le pourcentage de germination est le paramètre le plus représentatif à ce stade, comme le soulignent Grzesiak *et al.* (2013), le taux de germination sous stress hydrique peut renseigner sur la capacité de tolérance au stress hydrique de diverses variétés et lignées, la longueur et la densité des racines sont de bons indicateurs de la tolérance à la sécheresse chez les plantes cultivées (Iqbal *et al.*, 2011), le rapport racine/coléoptile a été identifié comme étant un indicateur important de la tolérance à la sécheresse dans le maïs (Akinwale *et al.*, 2017). Avramova *et al.* (2016) ont identifié la longueur totale des racines et le poids sec des pousses comme des mesures fiables de la tolérance à la sécheresse au jeune stade de développement de la culture dans des conditions de terrain chez le maïs.

Ces paramètres ont été utilisés dans plusieurs études pour la sélection et le criblage sous stress hydrique au stade de semis chez le maïs. La principale activité du déficit hydrique imposé par la sécheresse est l'altération de la germination, ce qui entraîne un faible peuplement des plantes au début de la phase de semis et entrave l'établissement précoce des cultures (Cao et Wenjuan, 2004). Li *et al.* (2014) et Naveed *et al.* (2014) ont expliqué que bien que la croissance des pousses et des racines soit inhibée par le stress hydrique, la croissance des pousses était plus sensible que celle des racines, ainsi le rapport coléoptiles/racines était généralement réduit, ce qui est cohérent avec nos résultats et ceux de Ruta *et al.* (2010a). Cela implique que sous stress hydrique, les plantes allouent plus de ressources aux racines qu'au développement des pousses afin d'améliorer l'acquisition de l'eau et de limiter l'évaporation (Lynch et Ho, 2005). Liu M. *et al.* (2015) ont rapporté que d'un point de vue physiologique, un grand ratio racine/pousse est bénéfique pour tolérer le stress hydrique, en général. Shao *et al.* (2008) ont associé la réduction de la croissance des semis à une division cellulaire et un élargissement restreints, car le stress hydrique réduit directement la croissance en diminuant la division cellulaire et l'élongation.

Nos résultats ont révélé des associations entre la germination et d'autres paramètres liés à la germination et au développement des semis, à travers des corrélations significatives obtenues entre la germination et les paramètres ciblés. Radić *et al.* (2007) ont mentionné qu'une mauvaise germination des graines de maïs est directement associée à une mauvaise performance post-germination, Aslam *et al.* (2015) ont également confirmé ce constat. Ces données montrent que le stress hydrique a un impact clair sur la germination et la croissance des graines et d'autres paramètres liés à la performance du maïs, bien que les effets négatifs varient selon les paramètres et qu'il y ait une variation notable entre les génotypes pour la réponse au stress.

Dans la présente étude, une GWAS a été réalisée sur des lignées recombinantes de maïs, qui ont été phénotypées pour des paramètres liés aux racines et aux coléoptiles dans des conditions de stress hydrique et des conditions normales, afin de détecter les SNPs et les régions génomiques impliquées dans la tolérance au stress hydrique pour identifier les gènes candidats qui sont à la base de nos paramètres d'intérêt. Les lignées recombinantes de maïs avec une grande variation phénotypique ont permis de découvrir des SNPs significatifs qui sont à la base des paramètres liés à la germination et au développement des semis. Certains SNPs ont montré une pléiotropie claire avec d'autres paramètres, ce qui est cohérent avec les corrélations significativement positives entre les phénotypes. Dans des conditions de stress, le SNP S9_10122782 est significativement associé aux deux paramètres CDW/RDW et CL/RL, ce qui est cohérent avec les corrélations élevées et significativement positives observées entre ces

paramètres. De plus, le SNP S6_3045454, associé à CL, est très proche de S6_3042595, associé à CDW, et ces paramètres sont également fortement corrélés. En conditions normales, le SNP S7_140235159 est significativement associé au CDW/RDW et au CL/RL, ce qui est cohérent avec les corrélations significatives et positives entre ces paramètres. Basé sur le faible pourcentage de variabilité expliqué par les différents marqueurs significativement associés aux différents paramètres, on peut suggérer que la sélection génomique pourrait être la meilleure stratégie d'amélioration adoptée.

La densité des SNPs détectés dans notre travail a varié entre les chromosomes, le nombre maximale des SNPs a été détecté sur le chromosome 6 (9 SNPs) et le chromosome 2 (8 SNPs) pour tous les paramètres en conditions normales et de stress. Cela pourrait accroître l'intérêt de ces régions génomiques pour les recherches futures. Sur le chromosome 6, le SNP S6_111018551 associé au rapport longueur du coléoptile/longueur des racines dans des conditions de stress hydrique dans notre étude, a été détecté dans une région QTL dans une étude précédente menée par Trampe. (2019) en utilisant une population F_{2:3} dérivée de lignées consanguines A427 et CR1Ht, la région QTL s'étend sur les marqueurs S6_111018551 S6_111368312 à 82 cM, le QTL a montré un effet pléiotropique pour l'émergence des anthères, la production de pollen, la taille de la panicule et les paramètres de fertilité des mâles haploïdes.

Sur le chromosome 2, les SNPs S2_55483944, S2_56924044 et S2_61029060 associés de manière significative au poids sec des coléoptiles en conditions de stress hydrique sont situés dans la région chromosomique bin2.04 où se trouve également le QTL racine-ABA1 (Giuliani *et al.*, 2005), il exerce un effet important sur l'acide L-abscissique et la conductance stomatique, influence la verse des racines par un effet constitutif sur l'architecture racinaire (Giuliani *et al.*, 2005) et affecte le rendement en grain (Landi *et al.*, 2007).

Yi *et al.* (2020) ont étudié les QTLs pour les paramètres liés à la germination et au développement des semis dans la même population MAGIC dans des conditions normales et de froid, et ont détecté des QTLs pour certains paramètres dans les régions proches des intervalles de confiance de ceux détectés dans nos résultats actuels. En conditions de stress hydrique, nous avons trouvé un QTL pour le ratio longueur du coléoptile / longueur de la racine dans la région bin 2.02, et Yi *et al.* (2020) ont rapporté une concentration importante des SNPs associés à la vigueur précoce, au contenu en chlorophylle et à l'efficacité du photosystème II dans des conditions de froid. Bin 2.04 a plusieurs QTLs pour l'efficacité du photosystème II dans des conditions froides proches du QTL du poids sec du coléoptile actuel. La région bin 5.05 a un SNP associé à la chlorophylle dans des conditions froides à au moins un million de paires de bases des

QTLs associés à la longueur des coléoptiles dans l'étude actuelle. Bin 6.04 a un QTL pour la chlorophylle dans des conditions froides proche du QTL pour le ratio longueur du coléoptile / longueur de la racine trouvé ici. Ces similitudes pourraient indiquer une régulation génétique commune pour le développement précoce des plantes sous stress hydrique et celui causé par le froid. Les co-localisations sont moins nombreuses en conditions normales, car nous avons détecté un QTL pour la longueur du coléoptile/racine dans le bin 3.05 et Yi *et al.* (2020) ont signalé deux QTLs proches pour la chlorophylle en conditions normales. Cependant, même si Yi *et al.* (2020) ont trouvé des centaines de QTLs, aucune autre co-localisation fiable n'a été identifiée, en particulier en conditions normales.

- **Gènes candidats**

Sur la base du génome de référence du maïs, plusieurs gènes candidats ont été identifiés à proximité des SNPs significativement associés aux différents paramètres. Parmi ces candidats, il y avait ceux liés aux stress biotiques et abiotiques, à la croissance, au développement des plantes et aux processus biologiques. Nous avons mis en évidence les gènes impliqués dans la germination et le développement des plantules sous stress abiotique, principalement sous stress hydrique, et les autres ont été mentionnés avec leur implication dans l'annexe 1. A.

Le gène candidat Zm00001d035993, associé au rapport CL/RL, et Zm00001d021163, associé au CDW, en conditions normales, et Zm00001d022079 associé à CL et Zm00001d007251 associé au rapport CDW/RDW en conditions de stress hydrique appartiennent à la famille de gènes NCS2 (nucleobase cation symporter 2). Les gènes NCS2 du maïs sont impliqués dans divers processus de développement de la culture et dans les réponses aux stress abiotiques, notamment l'acide abscissique, le sel (NaCl), le polyéthylène glycol et les températures basses (4 °C) et élevées (42 °C). Ces gènes sont importants pour le transport des nucléobases libres, participant à divers processus de croissance et de développement des plantes, ainsi qu'à la réponse aux stress abiotiques (Chai *et al.*, 2018).

- **Gènes candidats révélés dans des conditions normales**

En conditions normales, les gènes Zm00001d038676 et Zm00001d038695 ont été identifiés comme candidats pour la longueur du coléoptile dans notre étude. Zm00001d038676 a été exprimé dans un mutant du maïs tolérant à la sécheresse (C7-2t) impliqué dans l'enrichissement de la paroi cellulaire conférant la tolérance à la sécheresse (Zhang Q. *et al.*, 2020). Dans une étude menée par Wang *et al.* (2020a), le gène Zm00001d038695 (gibbérelline 2-oxydase) était surexprimé après un stress thermique, il est lié à la biosynthèse de l'acide gibbérellique (GA) qui a augmenté après un stress thermique. Les

gibbérellines étaient impliquées dans la réponse au stress thermique des jeunes épis et avaient un effet négatif significatif sur leur développement.

De nombreux gènes candidats ont été associés au rapport longueur du coléoptile/longueur des racines en conditions normales. Dans Li Y. *et al.* (2020), le gène Zm00001d034129 (Peroxydase 73) a été associé aux feuilles des plantules de maïs sous stress causé par le froid et la chaleur, ils ont rapporté que les gènes communs aux deux traitements étaient enrichis dans le processus métabolique de l'hydrogène peroxydase, ce qui est le cas de ce gène. Un membre de la famille des protéines MYB, Zm00001d034160, est impliqué dans la modulation des réponses précoces au nitrate chez le maïs par le mécanisme d'épissage alternatif (AS) qui joue un rôle important dans l'adaptation du maïs aux fluctuations du nitrate (Wang *et al.*, 2020b). Zm00001d002707 a été identifié comme étant la cis-zéatine O-glucosyltransférase avec une spécificité à la cis-zéatine, qui contribue au pool de cytokinine hautement actif en induisant l'expression des isomères trans (Veach *et al.*, 2003), ce gène est très similaire à Evm.model.chr7.511 qui a montré une plus grande expression dans la racine du lotus tempéré (Li H. *et al.*, 2020). Zm00001d012641 est un gène clé impliqué dans les stress biotiques et abiotiques, et également lié à la biosynthèse de la zéatine, il a été sous-exprimé sous stress thermique, dans l'étude de Wang *et al.* (2020a), où la teneur en hormones endogènes comme la zéatine (ZT) dans les jeunes épis a diminué de manière significative.

Zm00001d042482 a été identifié comme étant le facteur de transcription bHLH. De nombreux processus et réponses cellulaires qui sont importants pour la plante dans la tolérance à divers stress abiotiques ont été contrôlés par ce bHLH, qui est une grande famille de facteurs de transcription conservés (Castilhos *et al.*, 2014). Le gène Zm00001d021961 a été reconnu comme étant l'acétylcholinestérase1 (ACHE1). Les plantes indigènes des zones tropicales ont montré une activité élevée de l'acétylcholinestérase (AChE) pendant le stress thermique, et l'activité AChE dans les cellules endodermiques des semis de maïs a été augmentée par le traitement thermique, l'AChE du maïs était principalement exprimée dans les nœuds du coléoptile et dans les graines (Yamamoto *et al.*, 2011). Une augmentation de l'activité AChE du maïs a été observée après un stress thermique, ce qui suggère que l'AChE joue un rôle positif dans la tolérance aux températures élevées chez le maïs (Yamamoto *et al.*, 2011).

Zm00001d008569 associé au ratio CL/RL (Delta(7)-sterol-C5(6) desaturase 1) est l'homologue de Os01g0134500 chez le riz. Gène candidat impliqué dans le métabolisme des brassinostéroïdes, il a été associé à divers phénotypes liés à la surface des vaisseaux du métaxylème en conditions normales chez le maïs et fortement associé aux caractéristiques du métaxylème des racines (Choe, 1999). Une déficience de

son activité est liée à une croissance longitudinale défectueuse, à des faisceaux vasculaires irrégulièrement espacés et à une réduction de la taille et du nombre de vaisseaux du xylème (Choe, 1999).

Un gène qualifié de gène de réponse au stress hydrique d'après des études antérieures a été détecté en conditions normales : Zm00001d036003 associé au ratio CL/RL dans notre étude, appartenant à la famille ERF, les gènes de cette famille sont les régulateurs importants impliqués dans les stress causés par le froid et la chaleur (Guo *et al.*, 2018). Ce gène a été surexprimé dans des conditions de froid et de chaleur dans les études de Li Y. *et al.* (2020).

- **Gènes candidats révélés dans des conditions de stress hydrique**

En conditions de stress hydrique, trois gènes impliqués dans le système d'élimination des ROS (Reactive Oxygen Species) ont été détectés : Zm00001d017240 associé à CL qui est un gène Grx-like améliorant la stabilité du processus biochimique de la membrane plasmique lié au métabolisme de la proline, a été surexprimé chez le maïs transgénique améliorant la tolérance à la sécheresse. Ce gène peut jouer un rôle important dans l'activité enzymatique de détoxification des ROS sous stress hydrique (Chen *et al.*, 2019), Zm00001d003797 associé à CDW (Ferredoxin-3 chloroplastique) qui est une protéine spécifique sensible à la sécheresse du génotype de *Sorghum bicolor*, RTx430 (génotype pré-floraison tolérant à la sécheresse), impliqué dans la production de ferredoxines piégeant les ROS, qui est un mécanisme de tolérance à la sécheresse (Ogden *et al.*, 2020) et Zm00001d037079 associé à CL/RL qui était sous-exprimé au stade de la troisième feuille après un engorgement pendant 6 jours (Hu *et al.*, 2020).

Les gènes Zm00001d017251 (aldéhyde gras décarbonylase) associés à CL et Zm00001d039631 associés à RDW impliqués dans la biosynthèse de la subérine, de la cire et de la cutine ont également été détectés, Zm00001d017251 était surexprimé après un stress hydrique pendant la phase juvénile de la croissance des plantes de maïs, Zm00001d039631 a un rôle dans la liaison et le transport des monomères d'acide gras, de cutine et de cire ; il était également régulé après 2 jours de sécheresse (Castorina *et al.*, 2020). Dans les gènes impliqués dans la biosynthèse de la cire, la quantité totale de cire cuticulaire est augmentée en réponse aux conditions de stress hydrique, améliorant ainsi la protection des plantes contre la perte d'eau (Castorina *et al.*, 2020). Les gènes pertinents liés à la biosynthèse de la paroi cellulaire confirment l'importance de la structure et de la composition de la paroi cellulaire dans la tolérance au stress hydrique.

Zm00001d017258 associé à CL a été identifié comme étant un important gène TCA (acide tricarboxylique) surexprimé dans *Arabidopsis* et associé au développement des racines. La surexpression de ce gène a significativement raccourci la longueur de la racine primaire d'*Arabidopsis*, ce qui suggère

que des niveaux d'expression élevés de ces gènes du cycle TCA pourraient provoquer certains effets négatifs sur les mitochondries et finalement inhiber la croissance des racines (Liu *et al.*, 2019).

Les gènes sensibles au stress hydrique détectés dans notre étude sont : Zm00001d003850, Zm00001d002199 et Zm00001d002126. Zm00001d003850 associé à CDW (Putative BOI-related E3 ubiquitin-protein ligase 2) est un gène spécifique de la lignée tolérante YE8112 du maïs ; il était surexprimé sous stress hydrique et codait pour des protéines impliquées dans l'ubiquitination (Zenda *et al.*, 2019). L'ubiquitination des protéines a été largement reconnue comme étant un régulateur central des facteurs de transcription sensibles au stress et d'autres protéines régulatrices, contribuant efficacement à l'adaptation au stress abiotique (Zhang X. *et al.*, 2018), Zm00001d002126 associé à CL/RL était sous-exprimé dans une lignée consanguine tolérante à la sécheresse (Zenda *et al.*, 2019), Zm00001d002199 récepteur-like serine/thréonine-protéine kinase a été identifié comme un gène pivot. Les kinases réceptrices, un autre type vital de protéines membranaires, se sont exprimées de façon différentielle en réponse au stress hydrique dans le maïs (Liu *et al.*, 2020). Zm00001d037273 associé au rapport CL/RL a été impliqué dans la réponse au stress thermique (HSR) dans l'étude réalisée par Jagtap *et al.* (2020), Zm00001d007215 a été détecté dans les hybrides tolérants au stress hydrique pendant le stade de remplissage du grain de maïs dans une étude précédente, c'est une protéine différentiellement abondante (DAP), impliquée dans la réponse au stress causé par la sécheresse (Dong *et al.*, 2020) et Zm00001d029707 associé à CDW/RDW qui est un gène GST induit et surexprimé après un stress thermique (Li H. *et al.*, 2020).

Zm00001d011406, qui est un candidat pour le CDW est un facteur de transcription appartenant à la famille HSFTF (Heat Shock Factor transcription factor), a été sous-exprimé en réponse à l'ABA (Vendramin *et al.*, 2020). Le facteur de transcription du choc thermique (Hsf) joue un rôle de régulation transcriptionnelle chez les plantes pendant le stress thermique et d'autres stress abiotiques (Zhang H. *et al.*, 2020).

Deux autres gènes candidats contrôlent le rapport CL/RL : Zm00001d002143 associé à la biosynthèse des phénylpropanoïdes, qui est une voie sensible au stress (Zheng *et al.*, 2019) et Zm00001d037112 codant pour une protéine kinase spécifique des racines, dont il a été démontré qu'elle était associée aux réponses au stress abiotique dans Rogers et Benfey (2015).

Zm00001d007229, un candidat pour le CDW/RDW, appartient à la famille des gènes PLC (Phospholipase C family) chez le maïs. La PLC est l'une des principales enzymes hydrolytiques dans le métabolisme du phosphoinositide et joue un rôle important dans une variété de processus de transduction

du signal répondant à la croissance, au développement et au stress des plantes (Zhu *et al.*, 2021). L'annotation fonctionnelle de ces gènes chez le maïs confirme le rôle de ces candidats en ce qui concerne la tolérance à la sécheresse au stade de la germination et du développement précoce des plantules.

Des gènes impliqués dans les stress thermiques (chaleur et froid) ont été trouvés associés au rapport CDW/RDW, ce sont Zm00001d007181 codant pour CML (CaM-like proteins), qui a été surexprimé sous les stress thermiques (chaleur et froid) (Li Y. *et al.*, 2020) et Zm00001d007267, qui était principalement impliqué dans la photosynthèse, un gène candidat identifié comme gène pivot possible impliqué dans les stress thermiques (Li Y. *et al.*, 2020).

Des gènes impliqués dans la tolérance à l'engorgement ont été détectés. Il s'agit de Zm00001d022084 qui est un candidat pour CL était surexprimé dans des conditions d'inondation chez le maïs, il a été observé que l'orthologue du riz était également surexprimé dans la même condition, ce gène est impliqué dans la tolérance à l'inondation pendant la germination des graines et la croissance précoce des semis chez le riz (Hagemeyer, 2018), Zm00001d012103 associé au CDW codant pour l'aldolase2, impliqué dans la voie de la glycolyse/gluconéogenèse, qui produit de l'énergie et recycle le carbone pour que d'autres voies survivent, a été trouvé régulé à la hausse, indiquant le rôle central à la base de cette voie dans le stress causé par l'engorgement en réponse précoce, tardive et à long terme (Yu *et al.*, 2020) et Zm00001d007161 associé au rapport CDW/RDW codant pour une peroxydase, impliquée dans la réponse au stress causé par l'engorgement dans les racines de maïs (Yu *et al.*, 2020).

Parmi les gènes associés à nos paramètres d'intérêt sous stress hydrique, il y avait ceux impliqués dans le stress salin, celui de l'aluminium et du phosphore selon des études précédentes (Chai *et al.*, 2018 ; Pinto *et al.*, 2019 ; Shneider *et al.*, 2020). (Annexe1. A).

5. Conclusion

La présente étude montre l'effet du stress hydrique sur la germination des graines et les paramètres liés au développement des semis au début de leur croissance, où la performance de tous les paramètres était réduite en conditions de stress. Les régions génomiques et les gènes, ainsi que les voies métaboliques identifiées ici, peuvent constituer des ressources génétiques intéressantes ou des cibles de sélection pour le développement de nouveaux cultivars de maïs tolérants au stress hydrique. Certains SNPs avaient des associations significatives avec plusieurs paramètres, suggérant un contrôle génétique pléiotropique. D'autres étaient colocalisés avec des QTLs pour la tolérance au froid précédemment publiés pour cette population MAGIC. Plusieurs gènes candidats détectés, proches des SNPs significatifs, sont liés aux stress biotiques et abiotiques et au développement des plantes. Les gènes candidats ainsi que les QTLs rapportés dans notre étude doivent être validés dans des études ultérieures. En outre, les gènes présentés comme candidats pour les caractères étudiés sont considérés comme des candidats sur la base de leurs fonctions identifiées ; néanmoins, les gènes qui ne sont pas encore caractérisés ou ceux qui codent pour une "protéine hypothétique" pourraient être des gènes d'intérêt potentiels. Les QTLs découverts dans cette étude sont des points de départ importants pour la recherche de gènes et nous ont permis de comprendre la complexité génétique de la tolérance au stress hydrique. Ces résultats peuvent être utilisés pour améliorer la tolérance au stress hydrique pendant le jeune stade de développement du maïs dans le cadre de recherches ultérieures visant à accroître la compréhension de l'architecture génétique des caractères complexes dans des conditions de stress hydrique.

Partie 2 :

*Cartographie d'association pour
la tolérance au stress hydrique
dans un panel mondial de maïs*

1. Introduction

La prévision des effets à long terme du réchauffement climatique incluent une augmentation de la fréquence et la gravité des sécheresses dans une grande partie du monde (Cook *et al.*, 2007). Le maïs est une culture à pollinisation libre qui est sensible au stress hydrique tout au long de son cycle, particulièrement pendant la floraison et le remplissage du grain (Bänziger *et al.*, 2000 ; Lobell *et al.*, 2014).

Le rendement en grain est un caractère quantitatif facilement affecté par les facteurs environnementaux (Messmer *et al.*, 2009 ; Liu L. *et al.*, 2015). Il est particulièrement sensible lorsque le stress hydrique survient pendant la phase reproductive du développement de la plante où les pertes varient de 30 à 90 % (Sah *et al.*, 2020). Ainsi, l'amélioration de la tolérance au stress hydrique a été un objectif majeur pour les chercheurs afin de stabiliser la production mondiale de maïs.

Les paramètres secondaires corrélés avec le rendement, tels que l'ASI, le nombre de grains, le poids de mille grains ainsi que la hauteur des plantes sont généralement plus faciles à mesurer et présentent une héritabilité plus élevée (Bänziger *et al.*, 2000). L'ASI est couramment utilisé comme critère de sélection pour les génotypes de maïs tolérants à la sécheresse, car il a été démontré qu'il est fortement corrélé avec le rendement en grain dans des conditions de stress hydrique (Gutierrez-Rodriguez *et al.*, 1998). Un approvisionnement limité en eau retarde souvent les stades de développement du maïs, réduisant la hauteur de la plante et de l'épi, ce qui entraîne une réduction considérable du rendement (Sari-Gorla *et al.*, 1999 ; Lopes *et al.*, 2011) ; ainsi, la sélection de plantes plus hautes et d'épis plus grands peut améliorer le rendement dans des conditions de sécheresse. Le rendement, ainsi que les paramètres secondaires, pourraient être utilisés pour étudier les effets du stress hydrique sur les plantes et pour identifier les gènes fonctionnels impliqués (Messina *et al.*, 2010). Plusieurs auteurs ont signalé l'importance de différents paramètres dans la sélection du maïs pour la tolérance à la sécheresse, notamment les paramètres liés aux grains et aux épis (Zhang H. *et al.*, 2014 ; Liu L. *et al.*, 2015) ainsi que la surface foliaire et la sénescence (Babic *et al.*, 2011).

La dissection génétique de ces différents paramètres secondaires corrélés suscite donc un intérêt considérable (Zhu, 2016), et représentent une cible plus appropriée pour améliorer la réponse du maïs au stress hydrique (Xue *et al.*, 2013). Cependant, il est clair que les mécanismes génétiques de la tolérance à la sécheresse sont très complexes, et des programmes d'amélioration réussis afin de conférer cette tolérance nécessitent des informations concernant le génotype, l'environnement et l'interaction entre le

génotype et l'environnement ($G \times E$) (Bänziger et Araus, 2007). L'identification et la caractérisation des gènes fonctionnels ou des marqueurs étroitement liés à la tolérance à la sécheresse est une étape clé vers l'amélioration végétale.

Les méthodes conventionnelles ont permis de détecter une variation allélique limitée pour les paramètres de tolérance à la sécheresse. C'est pourquoi l'approche des études d'association à l'échelle du génome (GWAS) a été utilisée pour identifier les allèles favorables à la tolérance à la sécheresse chez le maïs. Contrairement à la cartographie de liaison, la GWAS fait appel à divers génotypes pour la cartographie précise des QTLs (Schaid *et al.*, 2018).

La compréhension de la base génétique contrôlant la tolérance au stress hydrique chez le maïs a été considérablement améliorée par diverses populations génétiques avec des marqueurs à haute densité, y compris des populations biparentales dans les études menées par Ribaut *et al.* (2004) et Welcker *et al.* (2007), dans lesquelles ils ont identifié les régions génomiques probablement responsables des changements dans les paramètres morphologiques, métaboliques et enzymatiques liés à la réponse à la sécheresse ainsi que dans l'étude des populations multi-parentales dans laquelle Rida *et al.* (2021) ont détecté des régions génomiques et gènes candidats impliqués dans la tolérance au stress hydrique pendant la germination et le développement des semis.

Les panels d'association représentant la diversité génétique du maïs à l'échelle mondiale présentent certains avantages par rapport aux populations structurées (populations bi-parentales, NAM ou MAGIC) étant donné la grande diversité entre les lignées (Flint-Garcia *et al.*, 2003 ; Romay *et al.*, 2013 ; Xiao *et al.*, 2017 ; Wang *et al.*, 2019). De plus, dans les grands panels, en raison d'une décroissance rapide du déséquilibre de liaison et de l'existence de nombreux événements de recombinaison historiques, la résolution cartographique augmente et la localisation des QTLs est plus précise. Cependant, s'il existe une structure génétique au sein du panel d'association, les différences de distribution des allèles entre les sous-populations peuvent conduire à des faux positifs (Yu et Buckler, 2006). Par conséquent, l'utilisation d'une matrice de parenté pour éviter les faux positifs est intégrée comme un protocole de base dans l'analyse. D'après les résultats de plusieurs études sur la tolérance au froid conduites par Revilla *et al.* (2016) et Yi *et al.* (2021), un large panel d'association d'une collection mondiale permet une évaluation robuste de la tolérance au froid.

Dans cette partie, 318 lignées consanguines de maïs issues du panel américain « Ames » (Romay *et al.*, 2013) ont été utilisées afin d'étudier l'effet du stress hydrique sur la culture du maïs, et d'identifier les

régions génomiques associées à la tolérance à ce stress pendant les différents stades de développement de la culture.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal

Au cours de cette étude, nous avons utilisé 318 lignées consanguines du panel Ames (Romay *et al.*, 2013) (Annexe 2), ces lignées ont été fournies par the North Central Regional Plant Introduction Station (USA) et utilisées pour l'expérimentation. Ce panel contient du matériel génétique provenant de plusieurs programmes internationaux des États-Unis, du CIMMYT (le Centre International d'Amélioration du maïs et du Blé) et d'autres pays (par exemple, l'Espagne, la France, la Chine, l'Argentine et l'Australie). Nous avons choisi six témoins adaptés à l'environnement de l'étude à partir du germoplasme dent (A619, A632, A662, A665, et PH207) et du germoplasme flint (EP42).

2.2. Caractéristiques pédoclimatiques du site expérimental

L'essai a été mis en place en Mai 2019, au niveau de la station expérimentale de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique (ENSA) (36°43'16" N, 3°09'03" E, 36 m d'altitude, avec 600 mm de précipitations annuelles) (Infoclimat, 2019).

Les données des conditions climatiques qui ont caractérisé la période où la culture était en place (du mois d'Avril jusqu'au mois d'Août) sont rapportées dans le tableau 6 à partir duquel une courbe ombrothermique a été tracée (Figure 4).

Tableau 6: Pluviométrie (mm) et températures (°C) pendant la période du cycle du maïs en 2019

Mois	Précipitations P (mm)	Températures		
		T° min	T° max	T° moy
Avril	47,0	9,6	21,1	15,4
Mai	19,1	11,4	25,3	18,4
Juin	8,4	16,7	29,4	23,1
Juillet	1,5	21,2	34,1	27,6
Août	0,7	22,2	33,7	27,9

T° : degré de température, °C : degré Celsius mm : millimètre, P : précipitations

- **Diagramme ombrothermique**

L'essai s'est déroulé de Mai à Septembre 2019, le cumul pluviométrique est de 29,7 mm pour la période allant de Mai à Août. D'après le diagramme ombrothermique, il y avait une sécheresse durant tout le mois d'Août (0,7 mm). Après l'installation de la culture, la pluviométrie la plus élevée a été enregistrée pendant le mois de Mai (19,1 mm). Les températures moyennes durant la période (Mai- Août) varient de 18,4 °C au mois d'Avril à 27,9 °C au mois d'Août (Infos.climat.2019).

Des analyses de caractérisation du sol de la parcelle expérimentale ont été effectuées avant la plantation. Six échantillons de sol, suivant une diagonale à 30 cm de profondeur, ont été prélevés. Les analyses ont révélé que le sol a une texture limoneuse et présente une teneur en azote total de 109 ppm et qu'il a une faible teneur en matière organique (1,53 %).

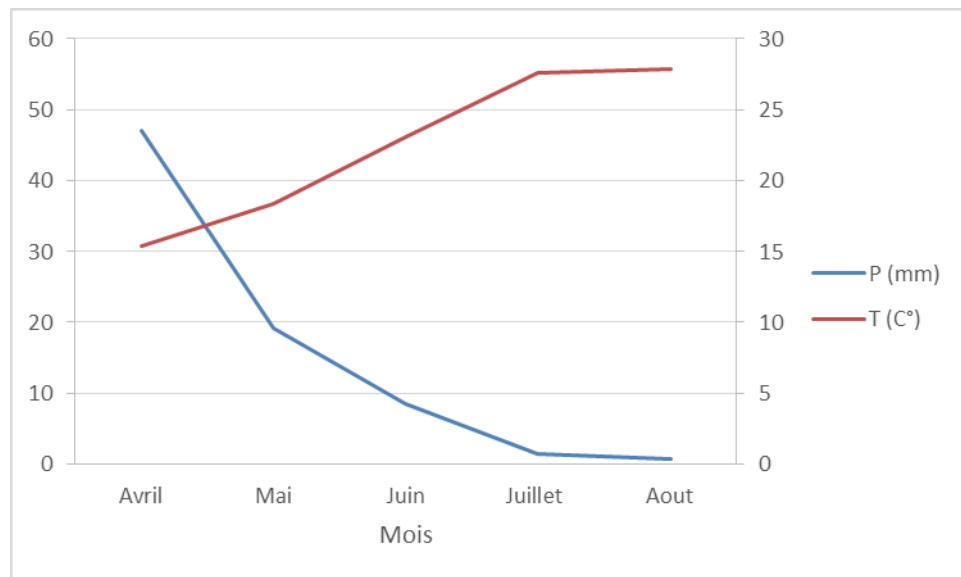


Figure 4: Diagramme ombrothermique de la période allant du mois d'Avril jusqu'au mois d'Août

2.3. Dispositif expérimental

Les 318 lignées pures ont été évaluées pour la tolérance au stress hydrique au niveau de la station expérimentale de l'École Nationale Supérieure Agronomique (ENSA) en 2019.

Le dispositif expérimental utilisé (Annexe 3 A et B) était un « Augmental Block Experimental Design » ou dispositif augmenté développé par Federer (1956) et décrit par Petersen (1985). Ce dispositif est couramment utilisé par les améliorateurs de plantes, notamment lors des évaluations préliminaires quand le nombre de lignées à évaluer est élevé ou la quantité de semences ne permettant pas de faire une répétition (Federer et Raghavarao, 1975), où seulement les témoins ayant des quantités suffisantes de

semences, sont répétés entre les blocs. Ces témoins vont servir à l'estimation de l'erreur expérimentale ainsi que l'effet bloc (Petersen, 1985).

L'essai ayant une superficie de 2108 m² (31 m*68 m) comprenait deux parties, car l'évaluation des lignées a été conduite sous deux régimes hydriques, un control avec 600 mm et un stressé avec 300 mm d'irrigation. Les lignées ont été réparties aléatoirement sur 6 blocs dans chaque partie (53 lignées de maïs non répétées dans chaque bloc) à raison d'une ligne par lignée, alors que les six témoins A619, A632, A662, A665, EP42 et PH207 ont été répétés entre les blocs à raison d'une ligne par témoin également. Chaque partie comprenait 9 sous blocs et chaque lignée est représentée par 15 graines semées manuellement et espacées de 0,2 m. L'espacement entre les lignes dans chaque sous bloc est de 0,8 m, la distance entre les sous blocs est de 0,5 m et l'espace entre les deux parties est de 2 m, ce qui a permis d'obtenir une densité finale de ~ 63 000 plantes ha⁻¹. La position des témoins ainsi que celle des lignées est présentée dans l'annexe 3 (A et B).

2.4. Conduite de l'essai

Un semis manuel a été effectué le 10, 11 et 12 Mai 2019, au niveau de la station expérimentale de l'ENSA. Le maïs en conditions normales a été irrigué avec 600 mm d'eau du semis à la post-floraison, tandis que seulement 300 mm ont été apportés en conditions stressées. Le stress hydrique a été appliqué à partir du stade trois feuilles, où pendant chaque irrigation la durée était calculée selon le débit ainsi que les précipitations, la quantité d'eau apportée était doublée pour la partie conduite en conditions normales. Le système d'irrigation utilisé pendant tout le cycle de la culture est le goutte à goutte, l'urée (46 0 0) a été apporté de manière fractionnée en 2 fois ; une première au stade 3 feuilles et une 2^{ème} au stade 6 feuilles. Un désherbage manuel a été effectué pendant tout le cycle de la culture, ainsi que des pulvérisations d'insecticides en guise de traitement phytosanitaire. La récolte a été effectuée manuellement le 3 et le 4 Septembre 2019.

2.5. Données phénotypiques

Plusieurs paramètres phénotypiques ont été mesurés, pendant toute la période où la culture a été mise en place, suivi pas des paramètres liés au rendement en grain et à ses composantes. Les paramètres mesurés sont :

- **Vigueur précoce**

La vigueur de la plante après 6 semaines du semis est estimée sur la base d'une échelle visuelle de 1 à 9 : 1 = plante chétive, 9 = plante très vigoureuse.

- **Surface foliaire**

La surface foliaire moyenne de trois plantes est estimée à partir de la longueur (L) et la largeur (l) de la feuille de l'épi en pleine floraison. La surface foliaire a été calculée par la formule ci-dessous :

$$SF (cm^2) = 0,75 (L *l)$$

L : la longueur de la feuille exprimée en cm

l : la largeur moyenne de la feuille échantillonnée exprimée en cm

0,75 : le coefficient de régression de la surface foliaire chez le maïs (Elings, 2000).

- **Hauteur de la plante**

La hauteur moyenne des plantes est estimée du collet jusqu'au sommet de la panicule en centimètre en pleine floraison.

- **Floraison**

- La date de floraison mâle : le nombre de jours entre le semis et le jour d'apparition des anthères chez plus de 50 % des plantes.
- La date de floraison femelle : le nombre de jours entre le semis et le jour d'apparition des soies chez plus de 50 % de plantes.
- ASI : intervalle de temps entre la floraison mâle et femelle.

- **Sénescence (SG)** : elle est mesurée selon une échelle visuelle de 1 à 5 où :

- 1 : la plante est verte (0% dessèchement)
- 2 : la plante est desséchée à 25%
- 3 : la plante est desséchée à 50%
- 4 : la plante est desséchée à 75%
- 5 : la plante est desséchée à 100%

- **Paramètres de rendement**

- **Nombre de rangées de grains par épi** : Déterminé par comptage du nombre de rangées de grains au niveau de la partie médiane de tous les épis de chaque génotype.
- **Longueur de l'épi** : La longueur moyenne de tous les épis récoltés par génotype en centimètres.
- **Poids de mille grains (PMG)** : Déterminé par la pesée de 100 graines en grammes.
- **Rendement** :

Il est calculé comme suit :

Le rendement = poids de l'épi (kg) x FC x la surface (m²) x le coefficient des grains; où :

FC (facteur de correction) = poids sec des grains (après passage à l'étuve (80° pendant 72h)) / 86 (pour ajuster à 14% d'humidité) (Tandzi et Mutengwa, 2019).

Le coefficient des grains = poids des grains de cinq épis / le poids total des cinq épis (Tandzi et Mutengwa, 2019).

2.6. Analyses statistiques

Les lignées consanguines de maïs issues du panel américain « Ames » (Romay *et al.*, 2013) ont été préalablement génotypées avec 681 257 SNPs en utilisant la méthode du génotypage par séquençage (GBS). La matrice génotypique a été filtrée, c'est-à-dire que les SNPs avec plus de 50 % de données manquantes et une fréquence d'allèle mineur inférieure à 5 % ont été omis. Les génotypes hétérozygotes ont été considérés comme des données manquantes. Après filtration, 148 730 SNPs répartis sur le génome du maïs ont été retenus.

Le meilleur estimateur linéaire non biaisé (BLUE) de chaque lignée pour chaque traitement a été estimé pour tous les paramètres en utilisant la procédure du modèle mixte (PROC MIXED) (Annexe 5) du logiciel SAS, version 9.4.

Pour chaque paramètre phénotypique, les données des essais ont été analysées séparément comme suit : les données de chaque traitement (normal ou stressé) ont été analysées selon la procédure du modèle mixte PROC MIXED (traitements individuels) du programme SAS (version 9.4) (Annexe 5) et l'analyse des données des traitements combinés (normal et stressé) ainsi que l'analyse des témoins ont été effectuées selon la procédure du modèle linéaire généralisé PROC GLM (traitements combinés) du même programme SAS (Annexe 5).

La comparaison des moyennes a été effectuée en utilisant le test de Fisher (Least Significant Distance, LSD). Les héritabilités (h^2) ont été estimées pour chaque paramètre sur la base de la moyenne familiale comme décrit précédemment par Holland *et al.* (2003). Les corrélations génotypiques et phénotypiques entre chaque paire de caractères pour les témoins ont été calculés en utilisant des estimations REML selon une procédure de modèle mixte SAS publiée par Holland (2006). Les coefficients de corrélations simples de Pearson pour chaque traitement entre les paires de paramètres pour toutes les lignées ont été estimés en utilisant PROC CORR du logiciel SAS.

L'analyse d'association à l'échelle du génome a été réalisée avec Tassel 5 (Bradbury *et al.*, 2007) sur la base d'un modèle linéaire mixte en utilisant une matrice génotype-phénotype (la matricé génotypique obtenue après le génotypage des lignées et la matrice phénotypique composée des BLUEs) ainsi qu'une matrice de parenté en se basant sur la méthode IBS centrée (Endelman et Jannink, 2012). Parmi les options du modèle linéaire mixte, nous avons utilisé le niveau de compressions optimales et P3D pour estimer les composantes de la variance. Deux cent quarante-quatre lignées uniquement ont été utilisées pour effectuer l'analyse d'association, suite à la non disponibilité des informations génotypiques relatives au reste des lignées (244 de 318 lignées ont été retenues pour l'analyse GWAS).

- **Sélection des SNPs et des QTLs**

Afin de déclarer qu'une association est significative entre un paramètre et un SNP, le seuil de signification a été considéré comme étant le point où les statistiques du test F observées et attendues divergent dans le diagramme quantile-quantile du modèle (Gao *et al.*, 2010 ; Gowda *et al.*, 2015), et en s'appuyant également sur d'autres études utilisant le même panel d'association (Yi *et al.*, 2021), ce qui donne $p = 1 \times 10^{-4}$.

Dans le panel actuel, avec une grande diversité allélique et une décroissance rapide du déséquilibre de liaison (DL), la distance moyenne de décroissance du DL a atteint un R^2 moyen de 0,2 dans les 1 kb environ présentés par Romay *et al.* (2013) et Yi *et al.* (2021). Étant donné que les variantes régulatrices causales peuvent être éloignées des gènes fonctionnels (Wallace *et al.*, 2014), tous les SNPs significatifs dans un rayon de ± 5 kb pour le même caractère sont déclarés comme étant le même QTL.

3. Résultats

3.1. Variation phénotypique, moyennes et analyse de la variance

Des différences significatives ont été obtenues entre les moyennes des témoins ainsi que les moyennes des lignées consanguines dans les deux conditions. Une grande variation phénotypique pour tous les paramètres a été constatée en conditions normales et sous stress hydrique.

Les moyennes des lignées consanguines, des témoins, ainsi que les rangs et les héritabilités sont représentées dans les tableaux 7 et 8. Les moyennes de tous les paramètres ont été significativement réduites en conditions de stress hydrique comparativement aux conditions normales sauf pour la FM, la FF et l'ASI où la moyenne du nombre de jours afin d'atteindre la floraison en conditions de stress est plus élevée que celle en conditions normales car la floraison a été retardée en conditions de stress, ainsi que pour la sénescence car le dessèchement a été accéléré, ce qui fait que la moyenne de la SG était plus élevée en conditions de stress hydrique.

Le stress hydrique a un effet significativement négatif sur tous les paramètres (Tableau 9), et l'interaction génotype-traitement était significative pour la SF, le RDT, la LE et le PMG.

Dans les conditions normales, les valeurs de l'héritabilité variaient entre les différents paramètres, où les valeurs les plus élevées ont été obtenues par la FM, la FF et la SF (0,83, 0,79 et 0,79, respectivement) (Tableau 8). Alors que dans les conditions de stress, le PMG, la FM, la SF présentent les valeurs les plus élevées (0,77, 0,69 et 0,70, respectivement) (Tableau 7). Les valeurs de l'héritabilité de tous les paramètres ont été réduites sous stress hydrique par rapport aux conditions normales sauf pour NRE, PMG, RDT et SG. Les tableaux comportant les estimations des moyennes de toutes les lignées pour les différents paramètres dans les deux conditions sont présentés dans l'annexe 4 (A et B).

Tableau 7. Moyennes, héritabilités et rangs observés pour les différents paramètres mesurés chez les lignées consanguines d'un panel de maïs évaluées en conditions de stress hydrique. Les moyennes pour les testeurs ainsi que les LSD^c sont également incluses.

	Vig	FM (j)	FF (j)	ASI (j)	HP (cm)	SF (cm ²)	SG	RDT (q/ha)	LE (cm)	NRE	PMG (g)
Lignées											
Moy	5,07	70,94	78,01	9,00	100,33	194,14	2,37	0,97	8,64	9,18	166,80
h ² ^a ±	0,08 ±	0,69 ±	0,54 ±	0	0,19 ±	0,70 ±	0,12 ±	0,55 ±	0	0,49 ±	0,77 ±
SE ^b	0,11	0,07	0,11		0,14	0,08	0,11	0,18		0,16	0,09
Rang	2,44 - 7,06	43,89 - 86,27	49 - 98	1-25	36,22 - 191,16	48,96 - 470,29	1 - 5	0,01 - 12,46	3 - 22,5	5,68 - 15,88	61,67 - 430
Témoins											
A619	5,83	65,50	75,00	9,50	122,47	177,06	1,83	0,18	9,42	10,78	192,34
A632	5,17	72,50	77,00	7,25	119,03	259,60	2,00	0,29	9,96	8,51	129,76
A662	5,39	54,26	61,00	6,50	98,45	135,88	3,57	2,98	9,01	7,69	157,34
A665	5,39	68,60	76,00	9,83	89,75	163,42	2,00	1,56	9,47	10,86	192,97
EP42	5,49	63,83	74,14	10,14	106,97	117,07	2,86	1,04	8,17	6,97	145,67
PH207	4,33	69,83	78,80	8,80	80,64	153,82	2,00	1,80	8,17	8,73	110,03
LSD ^c	1,19	5,83	8,4767	5,66	28,37	54,72	1,17	1,72	3,78	2,57	45,48
a: Héritabilité; b: Erreur standard; c: Least Significant Distance Vig= Vigueur, FM= Floraison mâle, FF= Floraison femelle, ASI= Intervalle entre la floraison mâle et femelle, HP= Hauteur de la plante, SF= Surface foliaire, LE= Longueur de l'épi, NRE= Nombre de rangées par épi, PMG= Poids de mille grains, RDT= Rendement en grain, SG: Sénescence, j : Nombre de jours, cm : Centimètres, q/ha : Quintaux par hectare, g : Grammes.											

Tableau 8 : Moyennes, héritabilités et rangs observés pour les différents paramètres mesurés chez les lignées consanguines d'un panel de maïs évaluées en conditions normales. Les moyennes pour les testeurs ainsi que les LSD^c sont également incluses.

	Vig	FM (j)	FF (j)	ASI (j)	HP (cm)	SF (cm ²)	SG	RDT (q/ha)	LE (cm)	NRE	PMG (g)
Lignées											
Moyenn e	6,29	68,42	73,32	4,99	134,31	275,24	1,51	1,89	10,28	10,78	192,03
h ^{2a} ± SE ^b	0,29 ± 0,15	0,83 ± 0,04	0,79 ± 0,05	0,34 ± 0,17	0,62 ± 0,09	0,79 ± 0,05	0	0,47 ± 0,18	0,54 ± 0,13	0,35 ± 0,15	0,57 ± 0,13
Rang	2,42 - 8,98	40,71 - 86,99	45,40 - 89,92	1 - 14	61,47 - 192,64	68,32 - 541,86	0,93 - 4,93	0,01 - 37,89	3,73 - 17,30	5,83 - 16,19	72,87 - 432,58
Témoins											
A619	6,17	65,83	71,00	5,17	146,47	293,33	1,50	3,15	12,18	10,56	219,47
A632	7,17	68,17	72,17	4,00	151,92	309,71	1,67	3,98	11,39	11,11	185,91
A662	5,97	54,03	60,65	6,57	106,80	145,47	1,87	0,74	7,27	8,85	135,09
A665	7,14	63,66	68,52	4,86	130,37	227,13	1,58	4,55	10,01	10,48	179,82
EP42	7,36	63,24	65,94	3,67	126,03	219,57	1,85	2,30	10,80	8,21	129,69
PH207	6,00	64,83	71,50	6,67	123,94	225,38	1,17	2,53	11,27	10,83	213,98
LSD ^c	1,09	3,58	3,96	2,11	16,93	43,93	0,82	2,98	2,42	1,96	45,48
a: Héritabilité; b: Erreur standard; c: Least Significant Distance Vig= Vigueur, FM= Floraison mâle, FF= Floraison femelle, ASI= Intervalle entre la floraison mâle et femelle, HP= Hauteur de la plante, SF= Surface foliaire, LE= Longueur de l'épi, NRE= Nombre de rangées par épi, PMG= Poids de mille grains, RDT= Rendement en grain, SG: Sénescence, j : Nombre de jours, cm : Centimètres, q/ha : Quintaux par hectare, g : Grammes.											

Tableau 9. Effet du traitement sur les différents paramètres ainsi que l'effet de l'interaction génotype-traitement

Traitement	Paramètres										
	Vig	FM (j)	FF (j)	ASI (j)	HP (cm)	SF (cm ²)	SG	RDT (q/ha)	LE (cm)	NRE	PMG (g)
Control	6,34	67,78	72,71	5,01	133,76	270,93	1,52	2,0270	10,35	10,69	190,51
Stress	5,11	70,32	77,43	9,00	100,54	190,02	2,38	1,02	8,68	9,10	165,35
LSD	0,26	0,83	0,85	0,29	4,84	12,69	0,14	0,59	0,54	0,40	9,08
Interaction génotype-traitement	NS	NS	NS	NS	NS	**	NS	**	*	NS	*

NS: effet non significatif; *, ** Significatif à $P < 0,05$ et $< 0,01$, respectivement.
Vig= Vigueur, FM= Floraison mâle, FF= Floraison femelle, ASI= intervalle entre la floraison mâle et femelle, HP= Hauteur de la plante, SF= Surface foliaire, LE= Longueur de l'épi, NRE= Nombre de rangées par épi, PMG= Poids de mille grain, RDT= Rendement, SG: Sénescence, j : Nombre de jours, cm : Centimètres, q/ha : Quintaux par hectare, g : Grammes.

3.2. Corrélations phénotypiques et génotypiques

3.2.1. Corrélations génotypiques

De très fortes corrélations génotypiques ont été obtenues entre les paires de paramètres pour les témoins dans les deux conditions. En conditions normales, la FM, la FF, l'ASI et le RDT sont fortement corrélés avec tous les autres paramètres avec des valeurs proches de +1 ou de -1. En conditions de stress hydrique, la FF est fortement corrélée négativement avec le RDT (-1) et la SG (-1), et corrélée positivement avec la FM (+1) (Tableau 10).

3.2.2. Corrélations phénotypiques

Plusieurs corrélations phénotypiques significatives ont été obtenues entre les différents paramètres dans les deux conditions. La FM et la FF ont été fortement corrélées dans les deux conditions. En conditions normales, la HP est fortement corrélée avec la SF (0,87) et la LE (0,73), de même la SF est fortement corrélée avec la LE (0,73). En conditions de stress hydrique, le RDT est fortement corrélé avec la Vig (0,65) et la LE (0,59) et négativement corrélé avec la FM (-0,57), la FF (-0,48) et l'ASI (-0,41) (Tableau 11).

Tableau 10: Coefficients de corrélations génotypiques entre les différents paramètres mesurés et évalués en conditions de stress (en dessous de la diagonale) et en conditions normales (au-dessus de la diagonale) pour les testeurs.

	Vig	FM	FF	ASI	HP	SF	LE	NRE	PMG	RDT	SG
Vig		0,59	0,27	-1	0,37	0,33	0,17	- 0,18	- 0,37	0,97	0,82
FM	- 0,33		0,99	- 0,68	1	1	1	0,96	0,78	1	- 1
FF	- 0,43	1		-0,48	1	0,99	1	1	1	1	-1
ASI	.	.	.		- 0,96	- 0,71	- 0,60	- 0,12	0,37	- 0,57	-1
HP	0,94	0,28	0,38	.		1	0,97	0,84	0,62	0,90	- 0,67
SF	0,05	0,73	0,61	.	0,58		1	0,94	0,73	1	- 0,91
LE		0,81	0,96	1	- 1
NRE	0,64	0,24	0,33	.	- 0,08	0,10	.		1	1	- 1
PMG	1	- 0,36	- 0,25	.	0,30	- 0,21	.	1		0,98	- 1
RDT	0,24	- 0,88	-1	- 1	-1	- 0,57	1	- 0,57	0,09		- 0,73
SG	0,33	- 1	-1	.	- 0,07	- 0,55	.	- 0,68	- 0,08	1	

Vig = Vigueur, FM = Floraison Mâle, FF = Floraison femelle, ASI = Intervalle entre la floraison mâle et femelle, HP = Hauteur de la plante, SF = Surface foliaire, LE = Longueur de l'épi, NRE = Nombre de rangées par épi, PMG = Poids de mille grains, RDT = Rendement en grain, SG : Sénescence, j : Nombre de jours, cm : Centimètres, q/ha : Quintaux par hectare, g : Grammes.
 . : corrélation non estimable ;

Tableau 11 : Coefficients de corrélations phénotypiques entre les différents paramètres mesurés et évalués en conditions de stress (en dessous de la diagonale) et en conditions normales (au-dessus de la diagonale) pour les témoins.

	Vig	FM (j)	FF (j)	ASI (j)	HP (cm)	SF (cm ²)	LE (cm)	NRE	PMG (g)	RDT (q/ha)	SG
Vig		0,07 ***	- 0,04 ***	-0,27 ****	0,30 ***	0,35 ***	0,41 ***	0,18 **	- 0,26 ***	0,25 ***	0,33 *
FM	- 0,44 ****		0,94****	- 0,28 ****	0,43 ***	0,63 ****	0,37 ***	0,33 ****	0,57 ***	0,59 ***	- 0,19 ****
FF	- 0,26 ****	0,92****		0,09 ***	0,25 ***	0,50 ****	0,33 ***	0,38 ****	0,38 ***	0,31 ***	-0,08 ****
ASI	.	.	.		- 0,59	- 0,44 ****	- 0,22	0,03	- 0,17 ***	-0,53 *	0,33 ****
HP	0,54 ****	- 0,28 ***	- 0,40 ***	.		0,87 ****	0,73 ***	0,56 ****	0,57 ***	0,54 ***	- 0,20 ****
SF	- 0,18 ***	0,16 ****	0,04 ***	.	0,55 ****		0,73 ***	0,45 ****	0,54 ***	0,41 ***	- 0,19 ****
LE		0,44 ****	0,39 ***	0,29	- 0,15 ****
NRE	0,24 **	0,14 ****	0,07 ***	.	0,25 ***	0,38 ****	.		0,42 ****	0,17 **	- 0,08 ****
PMG	0,23 ****	- 0,33 ****	- 0,29 ****	.	0,08	- 0,21 **	.	0,54		0,41 ***	- 0,49 ****
RDT	0,65	- 0,57 ****	- 0,48 ****	- 0,41	- 0,22 ****	- 0,20 ****	0,59****	0,14 **	0,06 ***		- 0,27 ****
SG	- 0,05	- 0,35 ****	- 0,11 ****	.	- 0,40 ****	- 0,58 ****	.	- 0,60 ****	- 0,11****	0,01 **	

Vig= Vigueur, FM= Floraison Mâle, FF= Floraison femelle, ASI= Intervalle entre la floraison mâle et femelle, HP= Hauteur de la plante, SF= Surface foliaire, LE= Longueur de l'épi, NRE= Nombre de rangées par épi, PMG= Poids de mille grains, RDT= Rendement en grain, SG : Sénescence, j : Nombre de jours, cm : Centimètres, q/ha : Quintaux par hectare, g : Grammes.
 . : corrélation non estimable, *, ** et *** = significatif respectivement à $p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$; $p \leq 0,001$

3.3. Corrélations simples

Les coefficients de corrélations phénotypiques de Pearson (r) obtenues entre les différents paramètres, sont regroupés dans le tableau 12 où les corrélations obtenues en conditions normales sont au-dessus de la diagonale alors que celles obtenues sous stress hydrique sont mentionnées en dessous de la diagonale.

Dans les conditions normales, la majorité des corrélations obtenues entre les différents paramètres sont significatives, une forte corrélation significative positive était obtenue entre la FM et la FF (0,94), et aussi entre la HP et la SF (0,61). L'ASI présente des corrélations significatives avec tous les paramètres sauf avec la Vig, le NRE et le PMG. Le RDT présente des corrélations significatives avec tous les paramètres sauf avec la FM et la FF, la corrélation entre le RDT et l'ASI est négative (-0,14).

Dans les conditions de stress hydrique, de fortes corrélations significatives et positives ont été obtenues entre la FM et la FF (0,86), entre l'ASI et la FF (0,60), et entre la SF et la FM (0,53). L'ASI présente des corrélations significatives négatives avec la LE (-0,30), et le RDT (-0,28) et positives avec la SG (0,22). Le RDT présente des corrélations significatives avec la Vig, la FM, la FF, l'ASI et la LE (0,31, -0,27, -0,37, -0,28 et 0,25, respectivement).

Tableau 12: Coefficients de corrélations entre les différents paramètres mesurés et évalués en conditions de stress hydrique (au-dessous de la diagonale) et en conditions normales (au-dessus de la diagonale)

	Vig	FM (j)	FF (j)	ASI (j)	HP (cm)	SF (cm ²)	LE (cm)	NRE	PMG (g)	RDT (q/ha)	SG
Vig		-0,34***	-0,37***	-0,07	0,30***	0,23***	0,20***	0,05	0,02	0,19**	0,19***
FM	-0,29		0,94***	-0,16**	0,25***	0,44***	-0,004	0,1	0,17**	-0,05	-0,29***
FF	-0,22***	0,86***		0,17**	0,18***	0,37***	-0,06	0,09	0,16**	-0,09	-0,20***
ASI	-0,11	0,12	0,60***		-0,24***	-0,17**	-0,18**	-0,06	-0,009	-0,14*	0,25***
HP	0,32***	-0,12	-0,1	-0,27		0,61***	0,37***	0,29***	0,23***	0,27***	-0,34***
SF	0,18**	0,53***	0,38***	-0,08	0,46***		0,43***	0,33***	0,31***	0,16**	-0,23***
LE	0,19*	-0,09	-0,23**	-0,30***	0,34***	0,26***		0,24***	0,20**	0,24***	-0,27***
NRE	0,06	0,22**	0,12	-0,01	0,27***	0,19**	0,35***		0,27***	0,19**	-0,15**
PMG	-0,02	0,18*	0,11	-0,06	0,21*	0,20*	0,20*	0,21*		0,21***	-0,23***
RDT	0,31***	-0,27**	-0,37***	-0,28***	0,16	0,14	0,25**	0,04	0,13		-0,17**
SG	0,09	-0,21***	-0,12*	0,22***	-0,43***	-0,24***	-0,13	-0,19*	-0,22*	-0,02	

Vig = Vigueur, FM = Floraison Mâle, FF = Floraison femelle, ASI = Intervalle entre la floraison mâle et femelle, HP = Hauteur de la plante, SF = Surface foliaire, LE = Longueur de l'épi, NRE = Nombre de rangées par épi, PMG = Poids de mille grains, RDT = Rendement, SG = Sénescence, j = Nombre de jours, cm = Centimètres, q/ha = Quintaux par hectare, g = Grammes.

*, ** et *** = significatif respectivement à $p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$; $p \leq 0,001$

3.4. Régions génomiques associées aux différents paramètres en conditions normales

Une étude d'association à l'échelle du génome (GWAS) de 244 lignées consanguines dans ce présent travail a été réalisée afin d'identifier les régions génomiques associées avec les paramètres étudiés. Un total de 94 SNPs ont été significativement associés aux différents paramètres en conditions normales (Tableau 13) et 114 SNPs en conditions de stress hydrique (Tableau 14). En raison de la décroissance rapide du déséquilibre de liaison de ce panel, et étant donné que les variantes régulatrices causales peuvent être éloignées des gènes fonctionnels (Wallace *et al.*, 2014), tous les SNPs significatifs dans un rayon de ± 5 kb pour le même caractère sont déclarés comme étant le même QTL. Par conséquent, nous avons identifiés 62 et 89 QTLs associés aux différents paramètres dans les conditions normales et de stress hydrique, respectivement. En conditions normales, la majorité de ces QTLs sont associés au rendement (19 QTLs) et à l'intervalle anthèse-soie (ASI) (17 QTLs) (Tableau 13). Par contre en conditions de stress hydrique, un nombre plus élevé de QTLs a été détecté, où la majorité de ces derniers sont associés au rendement (65 QTLs) (Tableau 14).

3.4.1. Conditions normales

Dans cette étude, aucun SNP n'a été significativement associé à la LE et le PMG en conditions normales. L'analyse a révélé trois SNPs significativement associés à la vigueur, situés sur les chromosomes 3 et 6 dont deux appartiennent au bin 3.06. L'effet additif pour les SNPs individuels varie entre 0,45 et 0,83 et les SNPs ont contribué à expliquer entre 9 à 11 % de la variance. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable pour le caractère sauf pour le SNP S6_151038463.

Les deux SNPs S3_181124320 et S3_181124343, situés dans le bin 3.06, ont été significativement associés à la FM, avec un effet additif de 3,84 et 3,83 respectivement, et partagent le même pourcentage de la variance qui était de 9 % pour chaque SNP. Le nombre de lignées homozygotes portant l'allèle défavorable est plus élevé que le nombre de celles avec l'allèle favorable pour le caractère.

Deux SNPs situés sur le chromosome 3 dans le bin 3.05 sont associés à la FF, avec un effet additif de 2,68 et un pourcentage de variance exprimé par chaque SNP de 9 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de lignées homozygotes portant l'allèle défavorable pour le caractère.

Vingt-quatre SNPs répartis sur tous les chromosomes du génome sauf les chromosomes 4 et 10, sont significativement associés à l'ASI en conditions normales, les SNPs S5_178261027 et S5_178261049 détectés au niveau du chromosome 5 sont très proche avec environ 22 pb, et situés dans le bin 5.05. L'effet additif varie de 0,73 à 1,71. Le pourcentage de la variation expliqué par chaque SNP varie de 8 % à 11 % où le SNP S8_158091001 a le pourcentage le plus élevé. Le nombre de lignées homozygotes portant l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de lignées homozygotes portant l'allèle défavorable sauf pour le SNP S5_213819861.

Sept SNPs, situés le long des chromosomes 1, 2, 4, 5, 6 et 10, sont significativement associés à la HP, où les deux SNPs situés sur le chromosome 5 appartiennent à la même région bin 5.05, avec un même effet additif et ces SNPs ont le même pourcentage de variation expliqué par chacun qui est de 8 %. Pour les autres SNPs l'effet additif varie de 2,08 à 9,57, et le pourcentage de variation expliqué par chaque SNP varie de 8 % à 10 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable sauf pour les SNPs S1_233446588 et S2_189516277.

L'étude a révélé 17 SNPs significativement associés à la SF, répartis sur les chromosomes 1, 3, 5 et 7. Les deux SNPs S1_295436743 et S1_295436773 situés sur le premier chromosome sont très proches d'environ 30 pb et appartiennent à la région bin 1.12. Tous les SNPs détectés sur le chromosome 3 appartiennent à la région bin 3.07. La distance entre les SNPs S7_156744364 et S7_156744331 situés sur le chromosome 7 avoisine 33 pb et ces deux derniers sont situés dans la région bin 7.04. L'effet additif varie entre 28,81 et 54,72. Le pourcentage de variation expliqué par les SNPs individuels varie de 9 % à 13 % où le SNP S3_201181989 a le pourcentage le plus élevé. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable est plus élevé que celui de lignées homozygotes avec l'allèle favorable sauf pour les SNPs S3_201181879, S3_201181989 et S5_208900593.

Huit SNPs distribués sur les chromosomes 1, 3, 6, 9 et 10 sont significativement associés à la SG, où les SNPs situés sur le chromosome 6 appartiennent au bin 6.01 et ont le même effet additif (0,22) ainsi que le même pourcentage de variation expliqué par chaque SNP (10 %). Pour les autres chromosomes, l'effet additif varie de 0,22 à 0,33, et le pourcentage de variation expliqué par chaque SNP individuel varie de 9 % à 11 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que celui de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable.

Vingt-deux SNPs distribués le long de tous les chromosomes sauf les chromosomes 3 et 4 sont significativement associés au RDT. L'effet additif varie de 1,12 à 2,44. Ces SNPs expliquent un pourcentage de variance qui va de 10 % à 20 %, où le SNP S1_291560141 situé sur le premier

chromosome a atteint le pourcentage le plus élevé. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que celui de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable.

Neuf SNPs, situés sur les chromosomes 1, 4 et 5, sont significativement associés au NRE, où la région 4.05 comprend 4 SNPs situés sur le chromosome 4. L'effet additif varie de 0,85 à 1,23, et le pourcentage de variation exprimé par chaque SNP est compris entre 9 % et 11 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que celui des lignées homozygotes avec l'allèle défavorable sauf pour le SNP S4_17900496. La position chromosomique (bin), la signification de l'association, le nombre de RILs avec des allèles favorables et défavorables, la valeur additive et la variance expliquée par chaque SNP sont donnés dans le tableau 13.

Tableau 13: SNPs significativement associés aux différents paramètres étudiés en conditions normales.

Paramètre	Marqueur ^a	Bin	QTL ^b	P ^c	Allèle ^d	Effet additif ^e	Lignées ^f	R ² ^g
Vigreur								
	S3_187534820	3.06	qVig_3.06(1)	3.9898E-5	A/G	0,73	184/12	0,09
	S3_187534854	3.06	qVig_3.06(1)	7.0763E-6	A/G	0,83	185/11	0,11
	S6_151038463	3.05	qVig_3.05	4.8903E-5	G/C	0,46	49/153	0,09
Floraison mâle								
	S3_181124320	3.06	qFM_3.06(1)	5.1477E-5	C/T	3,84	14/184	0,09
	S3_181124343	3.06	qFM_3.06(1)	5.2413E-5	G/A	3,83	14/183	0,09
Floraison femelle								
	S3_137147065	3.05	qFF_3.05(1)	7.1777E-5	A/C	2,68	165/29	0,09
	S3_137147068	3.05	qFF_3.05(1)	7.1777E-5	T/A	2,68	165/29	0,09
Intervalle anthèse-soie								
	S1_176837987	1.06	qASI_1.06	2.5674E-5	T/C	1,71	10/189	0,09
	S2_12257363	2.02	qASI_2.02	8.4752E-5	G/C	1,56	11/181	0,08
	S3_19940325	3.04	qASI_3.04	5.5174E-5	C/G	1,15	21/174	0,08
	S5_178261027	5.05	qASI_5.05(1)	4.0853E-5	C/A	1,27	19/160	0,09
	S5_178261049	5.05	qASI_5.05(1)	4.0853E-5	T/C	1,27	19/160	0,09
	S5_213819861	5.08	qASI_5.08(1)	5.4661E-5	G/T	0,76	91/90	0,09
	S5_214499542	5.08	qASI_5.08(2)	5.5483E-5	T/C	1,16	20/178	0,08
	S6_96673185	6.02	qASI_6.02	9.2257E-5	T/C	1,13	20/180	0,08
	S6_122727732	6.05	qASI_6.05(1)	7.6568E-5	T/C	1,44	12/176	0,08
	S6_122727730	6.05	qASI_6.05(1)	7.6568E-5	G/A	1,44	12/176	0,08
	S6_122727725	6.05	qASI_6.05(1)	7.6568E-5	T/A	1,44	12/176	0,08
	S7_170567382	7.05	qASI_7.05	9.365E-5	A/G	1,30	15/180	0,08
	S8_40679505	8.03	qASI_8.03(1)	9.0924E-5	G/A	0,76	70/118	0,08
	S8_40682203	8.03	qASI_8.03(1)	8.615E-5	A/G	0,73	78/123	0,08
	S8_158091001	8.06	qASI_8.06(1)	8.261E-6	A/G	1,69	11/165	0,11

Partie II

Résultats

	S8_158112270	8.06	qASI_8.06(2)	3.0977E-5	C/T	1,42	14/179	0,09
	S8_158112290	8.06	qASI_8.06(2)	4.1795E-5	T/G	1,40	14/182	0,08
	S8_159953748	8.06	qASI_8.06(3)	2.6891E-5	T/C	1,67	10/170	0,09
	S8_159985976	8.06	qASI_8.06(4)	2.7809E-5	C/G	1,33	16/190	0,09
	S9_77619209	9.03	qASI_9.03(1)	2.4926E-5	G/C	1,33	16/191	0,08
	S9_77619210	9.03	qASI_9.03(1)	6.3477E-5	C/G	1,23	17/191	0,08
	S9_77619212	9.03	qASI_9.03(1)	6.3477E-5	G/C	1,23	17/191	0,08
	S9_97141086	9.03	qASI_9.03(2)	4.6642E-5	A/T	1,41	13/183	0,08
	S9_100190820	9.03	qASI_9.03(2)	6.5049E-5	T/C	1,56	10/183	0,08
Hauteur de la plante								
	S1_233446588	1.08	qHP_1.08	9.5669E-5	A/G	10,19	27/172	0,08
	S2_189516277	2.07	qHP_2.07	4.2886E-5	A/G	14,87	13/193	0,08
	S4_1047482	4.01	qHP_4.01	7.0636E-5	C/G	8,33	117/56	0,10
	S5_192230237	5.05	qHP_5.05(1)	8.2318E-5	G/T	9,31	149/36	0,08
	S5_192230247	5.05	qHP_5.05(1)	8.2318E-5	C/T	9,31	149/36	0,08
	S6_147973405	6.05	qHP_6.05	6.0916E-5	G/T	14,85	186/12	0,08
	S10_126490323	10.04	qHP_10.04	2.0831E-5	C/T	9,61	143/40	0,10
Surface foliaire								
	S1_295436743	1.12	qSF_1.12(1)	1.1288E-5	T/C	47,00	21/171	0,10
	S1_295436773	1.12	qSF_1.12(1)	1.3586E-5	C/A	47,42	20/172	0,10
	S3_200192445	3.07	qSF_3.07(1)	5.3401E-5	A/G	39,21	30/153	0,09
	S3_200192438	3.07	qSF_3.07(1)	4.4812E-6	G/C	37,16	45/137	0,12
	S3_200192414	3.07	qSF_3.07(1)	3.905E-5	T/C	39,84	30/155	0,10
	S3_201177425	3.07	qSF_3.07(2)	8.8518E-6	A/T	31,90	74/120	0,11
	S3_201180168	3.07	qSF_3.07(2)	1.0337E-6	G/A	36,67	62/123	0,14
	S3_201180209	3.07	qSF_3.07(2)	2.0395E-5	C/T	34,41	44/154	0,09
	S3_201180630	3.07	qSF_3.07(2)	4.6529E-5	T/C	32,87	43/166	0,08
	S3_201181271	3.07	qSF_3.07(2)	1.8125E-5	C/T	35,48	41/161	0,09

Partie II

Résultats

	S3_201181879	3.07	qSF_3.07(2)	3.6027E-5	T/C	28,91	120/79	0,09
	S3_201181883	3.07	qSF_3.07(2)	3.7016E-5	C/T	28,81	79/123	0,09
	S3_201181965	3.07	qSF_3.07(2)	4.0038E-5	C/T	34,11	40/161	0,09
	S3_201181989	3.07	qSF_3.07(2)	1.5382E-6	C/A	35,88	121/65	0,13
	S5_208900593	5.07	qSF_5.07	6.2246E-5	T/G	31,25	159/45	0,08
	S7_156744364	7.04	qSF_7.04(1)	7.5934E-5	T/C	54,72	13/180	0,08
	S7_156744331	7.04	qSF_7.04(1)	7.5934E-5	G/C	54,72	13/180	0,08
Sénescence								
	S1_269024133	1.10	qSG_1.10	1.6522E-5	C/T	0,32	26/157	0,11
	S3_6931858	3.02	qSG_3.02	2.585E-5	G/A	0,30	26/166	0,10
	S6_75630715	6.01	qSG_6.01(1)	3.4677E-5	A/G	0,22	58/124	0,10
	S6_75630716	6.01	qSG_6.01(1)	3.4677E-5	C/A	0,22	58/124	0,10
	S6_75630719	6.01	qSG_6.01(1)	3.4677E-5	G/A	0,22	58/124	0,10
	S9_4067522	9.01	qSG_9.01	3.3339E-5	T/G	0,33	20/172	0,10
	S10_145942142	10.07	qSG_10.07(1)	7.4928E-5	T/C	0,28	30/159	0,09
	S10_147134380	10.07	qSG_10.07(2)	5.1863E-5	T/C	0,25	53/140	0,09
Rendement								
	S1_272348203	1.10	qRDT_1.10(1)	1.591E-5	A/T	1,95	8/143	0,13
	S1_277849997	1.10	qRDT_1.10(2)	4.206E-5	C/A	1,11	32/101	0,13
	S1_291560141	1.11	qRDT_1.11	1.4427E-6	T/C	2,17	9/125	0,20
	S2_71551342	2.04	qRDT_2.04	6.8047E-6	T/C	2,20	7/146	0,13
	S2_83551748	2.05	qRDT_2.05	4.6043E-5	A/C	1,20	24/124	0,11
	S5_4430206	5.01	qRDT_5.01	9.4922E-6	A/G	2,06	8/139	0,13
	S6_96916219	6.03	qRDT_6.03	1.9373E-5	G/C	2,40	5/140	0,18
	S6_131142748	6.05	qRDT_6.05	7.5969E-5	T/G	1,42	13/136	0,10
	S6_159719235	6.06	qRDT_6.06	6.653E-5	G/C	1,78	8/138	0,11
	S7_107693777	7.02	qRDT_7.02(1)	1.4869E-6	G/C	2,44	7/135	0,17
	S7_107693791	7.02	qRDT_7.02(1)	1.4869E-6	C/G	2,44	7/135	0,17

Partie II

Résultats

S7_107693801	7.02	qRDT_7.02(1)	1.4869E-6	A/G	2,44	7/135	0,17
S7_128433598	7.03	qRDT_7.03(1)	7.1679E-5	T/G	1,77	8/149	0,10
S7_140402686	7.03	qRDT_7.03(2)	2.4515E-5	G/T	1,50	14/130	0,13
S7_159908124	7.04	qRDT_7.04(1)	2.5018E-5	A/G	1,51	14/128	0,12
S7_159908133	7.04	qRDT_7.04(1)	2.5018E-5	T/G	1,51	14/128	0,12
S8_881319	8.00	qRDT_8.00	3.8352E-5	G/A	1,15	24/125	0,12
S8_66991387	8.03	qRDT_8.03	3.4311E-5	A/C	2,13	6/138	0,12
S8_149891760	8.06	qRDT_8.06	1.8572E-6	T/C	2,05	9/139	0,16
S9_99364928	9.03	qRDT_9.03(1)	2.835E-5	G/C	1,76	10/134	0,13
S9_101099665	9.03	qRDT_9.03(2)	4.3934E-6	C/G	1,90	10/148	0,14
S10_2761129	10.01	qRDT_10.01	3.7712E-6	C/T	1,92	10/124	0,16
Nombre de rangées par épi							
S1_295439172	1.11	qNRE_1.11	3.291E-5	T/A	0,85	34/149	0,10
S4_17900496	4.03	qNRE_4.03	5.7422E-5	C/A	1,24	140/16	0,11
S4_81598986	4.05	qNRE_4.05(1)	5.9493E-5	G/A	1,15	15/170	0,09
S4_81598987	4.05	qNRE_4.05(1)	5.9493E-5	A/G	1,15	15/170	0,09
S4_81598988	4.05	qNRE_4.05(1)	7.0494E-5	G/T	1,14	15/171	0,09
S4_81598990	4.05	qNRE_4.05(1)	7.0494E-5	C/G	1,14	15/171	0,09
S4_173817044	4.07	qNRE_4.07(1)	7.2424E-5	C/T	1,14	15/169	0,09
S4_173817068	4.07	qNRE_4.07(1)	9.2361E-6	G/A	1,19	18/164	0,11
S5_213038583	5.08	qNRE_5.08	1.2642E-5	T/C	1,05	24/154	0,11
<p>^a Le nombre avant le tiret de soulignement () indique le numéro du chromosome et le nombre après le tiret de soulignement () indique la position physique du SNP en bp dans le chromosome. ^b Le nombre après les tirets indique le bin du chromosome et le nombre entre parenthèses indique l'ordre des QTLs dans le chromosome. ^c Le seuil de signification basé sur l'écart de F observé par rapport à celui attendu est $p = 1 \times 10^{-4}$. ^d L'allèle avant la barre oblique (/) augmente le trait et l'allèle après la barre oblique diminue le trait. ^e L'effet additif a été calculé comme la moitié de la différence entre le nombre moyen d'homozygotes pour l'allèle qui augmente le trait et le nombre moyen d'homozygotes pour l'allèle qui le diminue. ^f Obs = nombre de lignées homozygotes pour une variante donnée. Le nombre avant la barre oblique se réfère à l'allèle qui augmente le trait et le nombre après la barre oblique à l'allèle qui diminue le trait. ^g R², proportion de la variance phénotypique expliquée par le SNP.</p>							

3.4.2. Conditions de stress hydrique

En conditions de stress hydrique, aucune association significative n'a été détectée entre les marqueurs et les caractères suivants : la LE, le NRE et le PMG.

Les SNPs S2_167402816 et S3_24745488, situés sur les chromosomes 2 et 3 respectivement, sont significativement associés à la vigueur, avec un effet additif de 0,50 et 0,34 et un pourcentage de variation expliqué par chaque SNP individuel de 8 % et 10 %, respectivement. Le nombre de lignées homozygotes portant l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de celles avec l'allèle défavorable.

Deux SNPs, situés sur les chromosomes 3 et 4, sont significativement associés à la FM, avec un effet additif de 4,72 et 4,16, et le pourcentage de variation expliqué par chaque SNP est de 9 % et 11 %. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de lignées avec l'allèle défavorable.

Dix SNPs distribués le long des chromosomes 1, 2, 7, 8 et 10 sont significativement associés à la FF, les quatre SNPs situés sur le chromosome 10 sont très proches et appartiennent au bin 10.04. L'effet additif de tous les SNPs détectés est compris entre 3,41 et 5,94 et le pourcentage de variation exprimé par chaque SNP individuel varie de 11 % à 17 % où le SNP S1_228318152 situé sur le premier chromosome possède le pourcentage le plus élevé. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable est plus élevé que le nombre de lignées avec l'allèle favorable.

Seuls trois SNPs répartis sur les chromosomes 1, 6 et 9 sont détectés en association avec l'ASI, avec un pourcentage de variation identique et égale à 11 %, où l'effet additif varie de 1,5 à 3,39. Le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de lignées avec l'allèle défavorable.

Deux SNPs sont significativement associés à la HP, S2_49978725 et S5_10106081 situés sur les chromosomes 2 et 5, avec un effet additif de 8,87 et 9,78 et un pourcentage de variation égal à 11 % et 10 %, respectivement. Pour ce caractère, le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de lignées avec l'allèle défavorable.

Sept SNPs sont significativement associés à la SF en conditions de stress, tous les marqueurs se situent au niveau du chromosome 3 sauf S8_141956595 qui est sur le chromosome 8. Tous les SNPs sur le chromosome 3 appartiennent à la région bin 3.07. L'effet additif varie de 27,22 à 32,08. L'intervalle du pourcentage de variation expliqué par chaque SNP n'est pas distant entre ces marqueurs et varie de 11 % à 13 %, où la majorité des SNPs expliquent un pourcentage de 12 %. Pour ce caractère, le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de lignées avec l'allèle défavorable.

Sept SNPs répartis sur les chromosomes 1, 2, 3 et 4 sont significativement associés à la SG. Les SNPs S4_16301958, S4_16301966 et S4_16301973 situés sur le chromosome 4 appartiennent à la région bin 4.03 avec un effet additif identique et égale à 0,35 et un pourcentage de variation égale à 8 %. Pour tous les SNPs, l'effet additif est compris entre 0,35 et 0,46, avec un pourcentage de variation expliqué par chaque SNP de 8 % à 10 %. Pour ce caractère, le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle favorable est plus élevé que le nombre de lignées avec l'allèle défavorable.

Quatre-vingt et un SNPs ont été significativement associés au RDT, répartis sur tous les chromosomes du génome, avec une densité plus élevée au niveau du premier chromosome. La majorité des SNPs sont situés dans les régions bin 1.02, bin 1.08, bin 1.09, bin 1.10, bin 7.02, bin 10.06 et bin 10.07. L'effet additif est compris entre 1,14 et 5,75. Les pourcentages de variation expliqués par chaque SNP présentent des différences entre les SNPs, et varient de 25 % à 71 % et le SNP S1_278605479 a atteint le pourcentage le plus élevé. Pour ce caractère, le nombre de lignées homozygotes avec l'allèle défavorable est plus élevé que le nombre de lignées avec l'allèle favorable. La position chromosomique (bin), la signification de l'association, le nombre de RILs avec des allèles favorables et défavorables, la valeur additive et la variance expliquée par chaque SNP sont inclus dans le tableau 14.

Tableau 14: SNPs significativement associés aux différents paramètres étudiés en conditions de stress hydrique.

Paramètre	Marqueur ^a	Bin	QTL ^b	P ^c	Allèle ^d	Effet additif ^e	Lignées ^f	R ² ^g
Vigueur								
	S2_167402816	2.06	qVig_2.06	7.83E-5	A/G	0,50	188/15	0,08
	S3_24745488	3.04	qVig_3.04	2.80E-5	C/T	0,34	139/53	0,10
Floraison mâle								
	S3_191997692	3.07	qFM_3.07	3.45E-5	C/A	4,72	186/16	0,09
	S7_27650088	7.02	qFM_7.02	4.91E-5	C/A	4,16	163/17	0,11
Floraison femelle								
	S1_228318152	1.08	qFF_1.08	1.84E-6	G/C	5,93	145/11	0,17
	S2_183944084	2.06	qFF_2.06	9.90E-5	C/A	3,41	112/31	0,11
	S2_224118437	2.09	qFF_2.09	6.78E-5	A/G	4,98	130/12	0,12
	S7_125320393	7.02	qFF_7.02	9.86E-5	A/G	4,50	137/15	0,11
	S8_154466260	8.06	qFF_8.06(1)	3.42E-5	G/A	5,76	133/9	0,13
	S8_154524065	8.06	qFF_8.06(2)	3.07E-5	T/G	4,76	122/14	0,13
	S10_110591325	10.04	qFF_10.04(1)	2.30E-6	C/T	5,16	140/15	0,16
	S10_110591330	10.04	qFF_10.04(1)	2.25E-5	T/G	4,46	139/16	0,13
	S10_110591334	10.04	qFF_10.04(1)	6.65E-5	C/A	4,27	145/15	0,11
	S10_110925789	10.04	qFF_10.04(2)	6.11E-6	A/C	5,91	142/10	0,15
Intervalle anthèse-soie								
	S1_253277884	1.09	qASI_1.09	5.31E-5	G/T	2,19	18/136	0,11
	S6_156533099	6.06	qASI_6.06	8.64E-5	A/G	1,51	47/97	0,11
	S9_18623540	9.03	qASI_9.03	5.50E-5	A/G	3,39	7/133	0,11
Hauteur de la plante								
	S2_49978725	2.04	qHP_2.04	2.52E-5	C/G	8,87	77/96	0,11
	S5_10106081	5.02	qHP_5.02	1.78E-5	G/T	9,78	59/142	0,10

Partie II

Résultats

Surface foliaire								
	S3_201180209	3.07	qSF_3.07(1)	4.52E-5	C/T	31,28	36/113	0,12
	S3_201180630	3.07	qSF_3.07(1)	7.99E-5	T/C	29,82	36/122	0,11
	S3_201181271	3.07	qSF_3.07(1)	3.04E-5	C/T	32,06	35/120	0,12
	S3_201181879	3.07	qSF_3.07(1)	3.54E-5	T/C	27,33	63/90	0,12
	S3_201181883	3.07	qSF_3.07(1)	3.38E-5	C/T	27,22	63/93	0,12
	S3_201181965	3.07	qSF_3.07(1)	4.88E-5	C/T	31,84	33/121	0,12
	S8_141956595	8.05	qSF_8.05	6.30E-5	T/A	30,54	35/108	0,13
Sénescence								
	S1_96690750	1.05	qSG_1.05	2.32E-5	G/C	0,46	54/145	0,09
	S2_18210934	2.03	qSG_2.03	9.26E-5	G/C	0,38	51/145	0,08
	S3_197276926	3.07	qSG_3.07	7.29E-5	A/T	0,42	43/144	0,09
	S4_5370427	4.02	qSG_4.02	3.50E-5	C/G	0,45	38/152	0,10
	S4_16301958	4.03	qSG_4.03	8.10E-5	C/G	0,35	75/119	0,08
	S4_16301966	4.03	qSG_4.03	8.10E-5	G/A	0,35	75/119	0,08
	S4_16301973	4.03	qSG_4.03	8.10E-5	T/A	0,35	75/119	0,08
Rendement								
	S1_12663335	1.02	qRDT_1.02(1)	4.3E-5	A/G	1,97	4/61	0,27
	S1_12663336	1.02	qRDT_1.02(1)	4.3E-5	T/G	1,97	4/61	0,27
	S1_12663337	1.02	qRDT_1.02(1)	4.56E-5	G/A	1,96	4/60	0,27
	S1_12663339	1.02	qRDT_1.02(1)	4.3E-5	C/G	1,97	4/61	0,27
	S1_41581467	1.03	qRDT_1.03(1)	3.06E-5	C/G	2,03	4/56	0,30
	S1_45922308	1.03	qRDT_1.03(2)	8.02E-5	T/C	1,57	6/58	0,30
	S1_238818087	1.08	qRDT_1.08(1)	9.84E-5	G/C	1,43	8/56	0,25
	S1_238818090	1.08	qRDT_1.08(1)	9.84E-5	T/G	1,43	8/56	0,25
	S1_238818093	1.08	qRDT_1.08(1)	9.84E-5	T/C	1,43	8/56	0,25
	S1_240380682	1.08	qRDT_1.08(2)	6.75E-5	A/C	2,24	3/60	0,31
	S1_245484491	1.08	qRDT_1.08(3)	8.51E-5	A/G	1,90	4/59	0,27

Partie II

Résultats

S1_253135198	1.09	qRDT_1.09(1)	7.15E-5	A/G	1,75	5/54	0,26
S1_253380003	1.09	qRDT_1.09(2)	1.27E-6	C/G	3,42	2/56	0,45
S1_259274007	1.09	qRDT_1.09(3)	2.18E-8	A/C	5,72	1/57	0,64
S1_265410511	1.09	qRDT_1.09(4)	1.99E-5	T/A	2,88	2/61	0,33
S1_266163099	1.09	qRDT_1.09(5)	9.02E-5	C/G	2,63	2/56	0,26
S1_268812900	1.10	qRDT_1.10(1)	2.01E-8	T/A	5,70	1/59	0,70
S1_269118379	1.10	qRDT_1.10(2)	8.73E-5	G/C	2,14	3/65	0,25
S1_271977775	1.10	qRDT_1.10(3)	5.82E-5	G/T	2,75	2/55	0,31
S1_272349082	1.10	qRDT_1.10(4)	6.06E-5	T/C	2,74	2/54	0,28
S1_272349159	1.10	qRDT_1.10(4)	5.94E-5	A/G	2,71	2/63	0,27
S1_275029470	1.10	qRDT_1.10(5)	4.69E-5	T/C	2,75	2/64	0,28
S1_276325128	1.10	qRDT_1.10(6)	4.82E-5	C/T	2,76	2/60	0,32
S1_278605479	1.10	qRDT_1.10(7)	1.88E-8	A/C	5,72	1/59	0,71
S1_280196615	1.10	qRDT_1.10(8)	1.93E-8	G/A	5,71	1/59	0,70
S1_296205790	1.11	qRDT_1.11	6.28E-5	T/G	2,71	2/59	0,27
S2_1546659	2.00	qRDT_2.00	2.07E-5	T/C	2,91	2/59	0,31
S2_232348904	2.09	qRDT_2.09	6.63E-5	A/G	2,25	3/56	0,27
S3_1349427	3.00	qRDT_3.00(1)	6.23E-5	C/G	2,69	2/63	0,26
S3_1482129	3.00	qRDT_3.00(2)	5.64E-5	G/C	2,69	2/69	0,26
S3_2083488	3.01	qRDT_3.01	7.99E-5	T/C	1,93	4/62	0,26
S4_18911894	4.03	qRDT_4.03(1)	4.02E-5	T/C	1,14	15/53	0,28
S4_18911895	4.03	qRDT_4.03(1)	4.02E-5	A/C	1,14	15/53	0,28
S4_213521367	4.03	qRDT_4.03(2)	1.47E-5	A/C	1,96	5/57	0,33
S5_43147130	5.03	qRDT_5.03(1)	9.25E-5	G/C	1,56	6/57	0,29
S5_49825154	5.03	qRDT_5.03(2)	1.02E-5	A/G	2,99	2/66	0,32
S5_211444003	5.07	qRDT_5.07	8.54E-5	C/G	2,63	2/64	0,25
S5_214114186	5.08	qRDT_5.08	5.48E-5	G/A	1,97	4/64	0,26

Partie II

Résultats

S6_34928540	6.01	qRDT_6.01(1)	4.84E-5	C/G	2,72	2/62	0,31
S6_75401172	6.01	qRDT_6.01(2)	9.18E-9	A/G	5,75	1/68	0,70
S6_97116695	6.03	qRDT_6.03	4.53E-5	T/C	2,30	3/57	0,29
S6_112589660	6.04	qRDT_6.04	2.77E-5	G/C	2,11	4/52	0,32
S6_112589662	6.04	qRDT_6.04	2.77E-5	T/C	2,11	4/52	0,32
S6_112589664	6.04	qRDT_6.04	2.77E-5	A/G	2,11	4/52	0,32
S6_128469425	6.05	qRDT_6.05(1)	1.65E-5	T/C	2,16	4/57	0,33
S6_129473547	6.05	qRDT_6.05(2)	9.23E-6	C/T	2,18	4/65	0,33
S7_17534472	7.02	qRDT_7.02(1)	2.66E-6	A/G	2,35	4/63	0,38
S7_26553226	7.02	qRDT_7.02(2)	2.48E-5	T/C	2,33	3/62	0,31
S7_28763389	7.02	qRDT_7.02(3)	2.71E-8	G/C	5,64	1/58	0,60
S7_29920992	7.02	qRDT_7.02(4)	7.61E-5	A/G	2,67	2/60	0,26
S7_29921017	7.02	qRDT_7.02(4)	7.61E-5	T/C	2,67	2/60	0,26
S7_32246527	7.02	qRDT_7.02(5)	1.36E-5	A/C	2,95	2/60	0,34
S7_36625070	7.02	qRDT_7.02(6)	5.78E-5	G/T	2,72	2/61	0,29
S7_39182941	7.02	qRDT_7.02(7)	8.58E-5	T/G	2,14	3/66	0,25
S7_39182974	7.02	qRDT_7.02(7)	8.58E-5	T/C	2,14	3/66	0,25
S7_39183316	7.02	qRDT_7.02(7)	8.16E-5	G/A	2,15	3/68	0,25
S7_39183398	7.02	qRDT_7.02(7)	1.10E-5	C/T	2,97	2/68	0,32
S7_69372398	7.02	qRDT_7.02(8)	4.99E-5	C/T	2,70	2/64	0,27
S7_88518685	7.02	qRDT_7.02(9)	2.02E-5	A/G	2,89	2/58	0,31
S7_88526547	7.02	qRDT_7.02(10)	2.03E-5	G/A	2,87	2/61	0,31
S7_92393234	7.02	qRDT_7.02(11)	9.15E-5	T/C	2,60	2/69	0,24
S7_98614651	7.02	qRDT_7.02(12)	9.51E-5	A/G	2,61	2/58	0,26
S8_6107520	8.01	qRDT_8.01	3.80E-5	T/G	2,00	4/57	0,32
S8_14108818	8.02	qRDT_8.02(1)	9.98E-6	G/A	2,43	3/69	0,32
S8_20829415	8.02	qRDT_8.02(2)	5.97E-6	A/G	2,54	3/60	0,36

Partie II

Résultats

S8_138557626	8.05	qRDT_8.05	2.16E-6	G/A	3,28	2/62	0,39
S9_154545768	9.07	qRDT_9.07	5.19E-5	C/G	1,97	4/64	0,27
S10_136246500	10.05	qRDT_10.05(1)	1.57E-5	T/C	1,95	5/57	0,32
S10_136479753	10.05	qRDT_10.05(2)	1.18E-6	T/C	2,46	4/59	0,42
S10_138093508	10.06	qRDT_10.06(1)	9.55E-5	A/G	1,48	7/49	0,26
S10_138832677	10.06	qRDT_10.06(2)	4.66E-5	T/A	1,55	7/54	0,28
S10_141020319	10.06	qRDT_10.06(3)	2.33E-5	G/C	2,10	4/56	0,31
S10_141020344	10.06	qRDT_10.06(3)	2.33E-5	A/G	2,10	4/56	0,31
S10_141020347	10.06	qRDT_10.06(3)	2.33E-5	A/G	2,10	4/56	0,31
S10_142034531	10.06	qRDT_10.06(4)	3.23E-5	T/C	1,85	5/61	0,29
S10_142966055	10.07	qRDT_10.07(1)	6.69E-5	T/C	1,92	4/61	0,26
S10_142966054	10.07	qRDT_10.07(1)	6.69E-5	A/C	1,92	4/61	0,26
S10_143738769	10.07	qRDT_10.07(2)	6.36E-5	A/C	2,26	3/54	0,27
S10_147855650	10.07	qRDT_10.07(3)	1.99E-5	A/G	2,09	4/64	0,30
S10_148262848	10.07	qRDT_10.07(4)	2.17E-5	A/C	2,12	4/54	0,33
S10_148436430	10.07	qRDT_10.07(5)	8.51E-5	G/A	1,39	8/59	0,25

^a Le nombre avant le tiret de soulignement () indique le numéro du chromosome et le nombre après le tiret de soulignement () indique la position physique du SNP en bp dans le chromosome. ^b Le nombre après les tirets indique le bin du chromosome et le nombre entre parenthèses indique l'ordre des QTL dans le chromosome. ^c Le seuil de signification basé sur l'écart de F observé par rapport à celui attendu est $p = 1 \times 10^{-4}$. ^d L'allèle avant la barre oblique (/) augmente le paramètre et l'allèle après la barre oblique diminue le paramètre. ^e L'effet additif a été calculé comme la moitié de la différence entre le nombre moyen d'homozygotes pour l'allèle qui augmente le paramètre et le nombre moyen d'homozygotes pour l'allèle qui le diminue. ^f Obs = nombre de lignées homozygotes pour une variante donnée. Le nombre avant la barre oblique se réfère à l'allèle qui augmente le paramètre et le nombre après la barre oblique à l'allèle qui diminue le paramètre. ^g R^2 , proportion de la variance phénotypique expliquée par le SNP.

Afin de visualiser les résultats de l'analyse GWAS, les diagrammes Quantile-Quantile et Manhattan du modèle linéaire mixte ont été réalisés pour chaque paramètre dans les deux conditions (Figure 5 à 26).

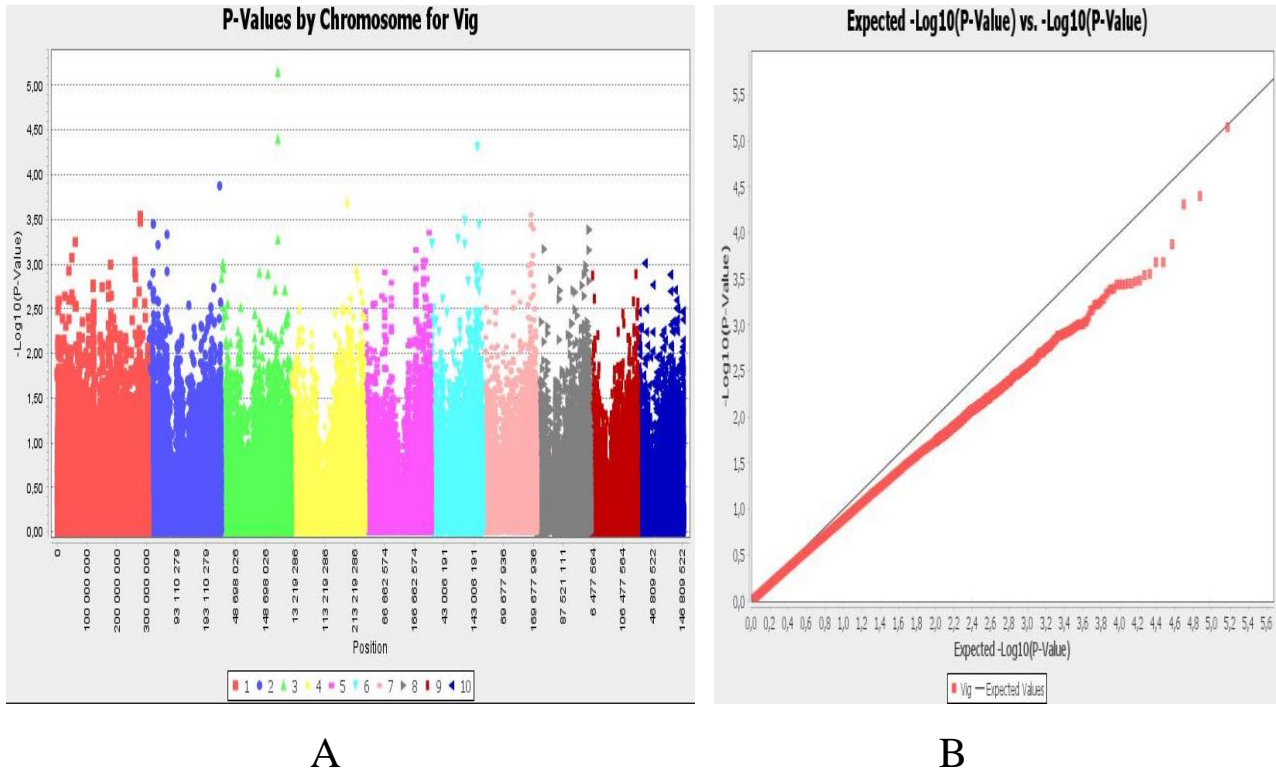
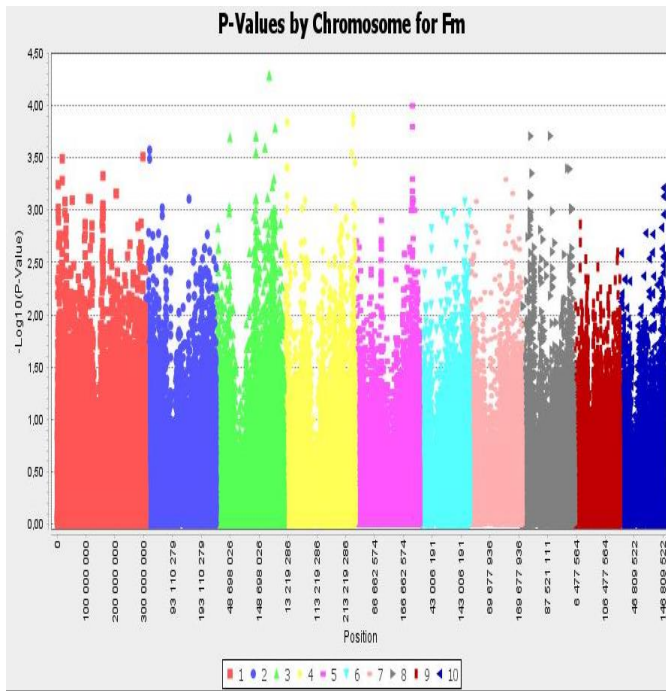
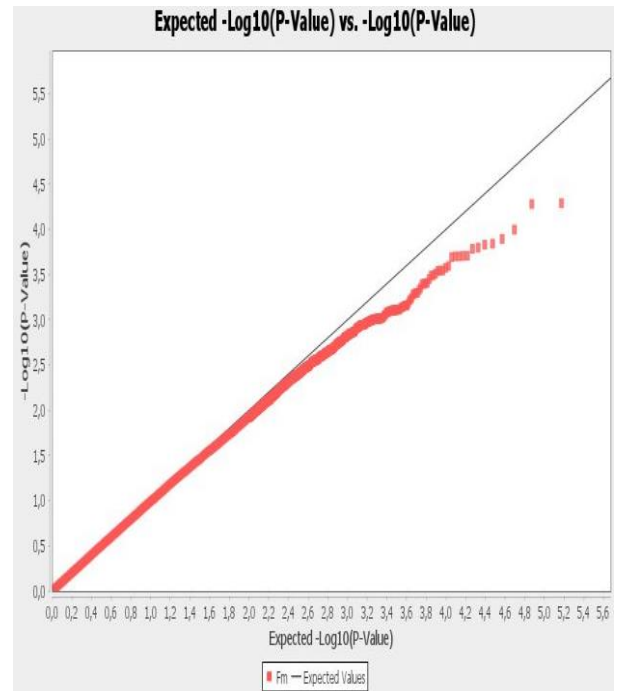


Figure 5: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la vigueur en conditions normales.

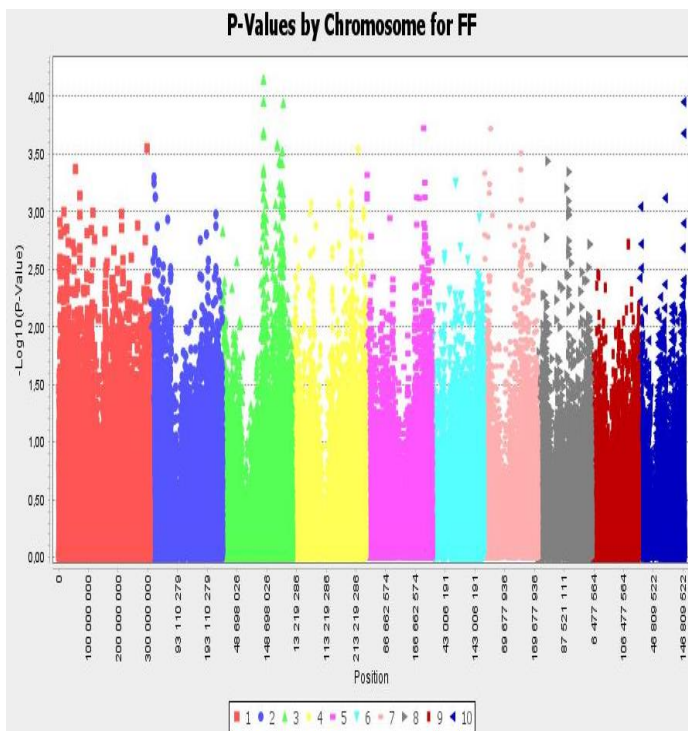


A

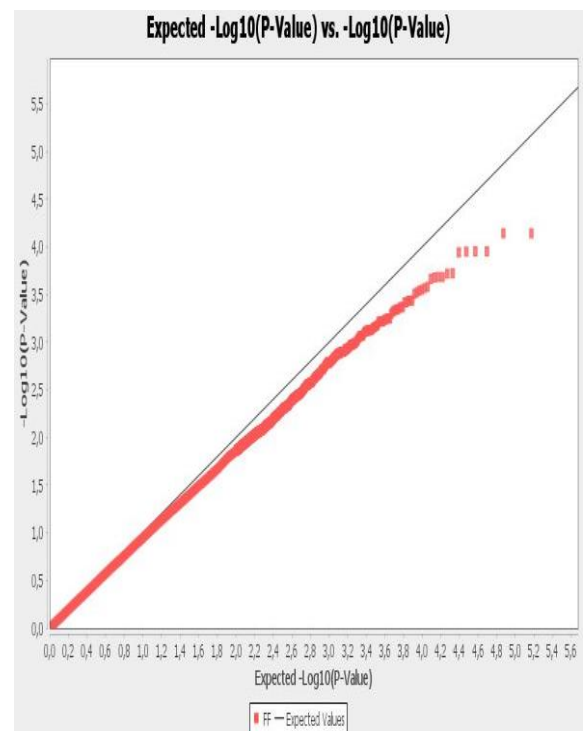


B

Figure 6: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la floraison mâle en conditions normales.

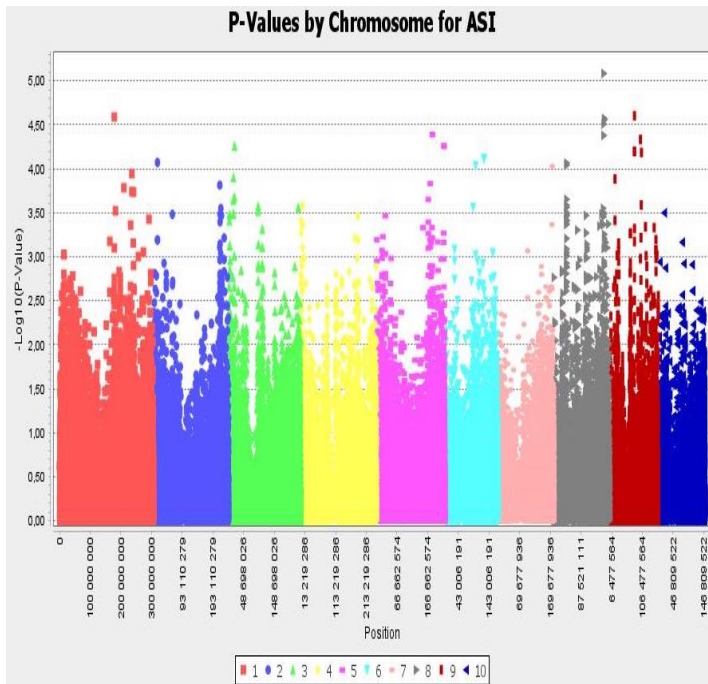


A

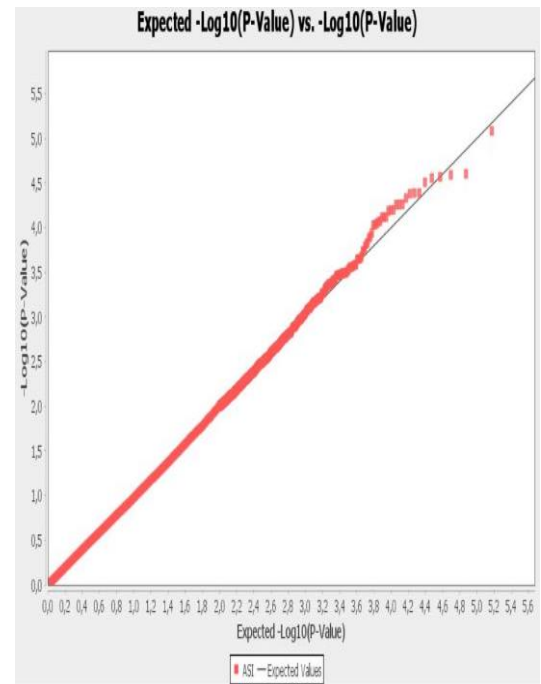


B

Figure 7: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la floraison mâle en conditions normales.

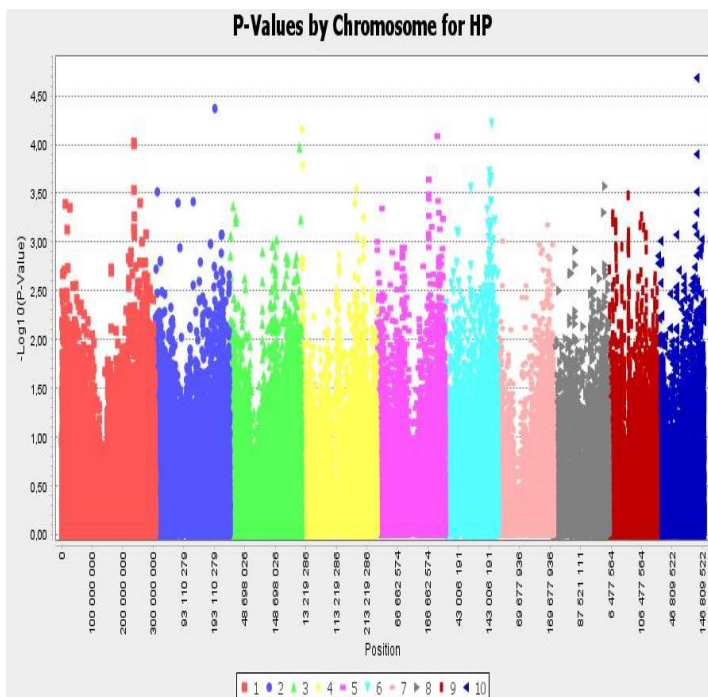


A

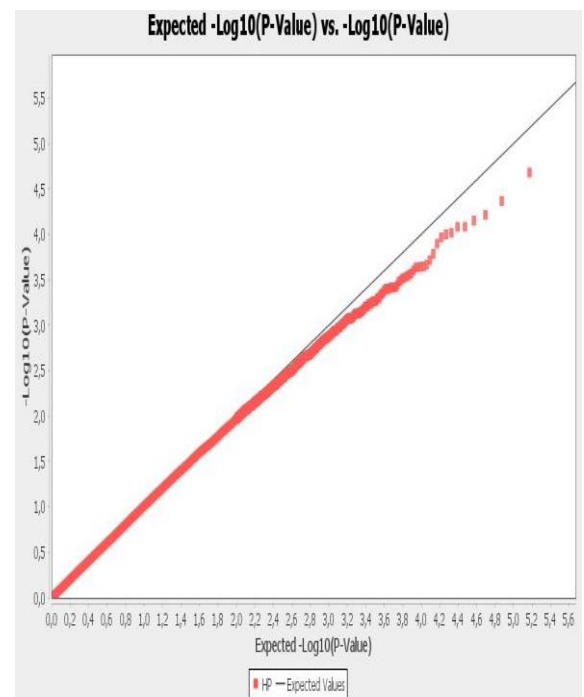


B

Figure 8: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour l'intervalle anthèse-soie en conditions normales.

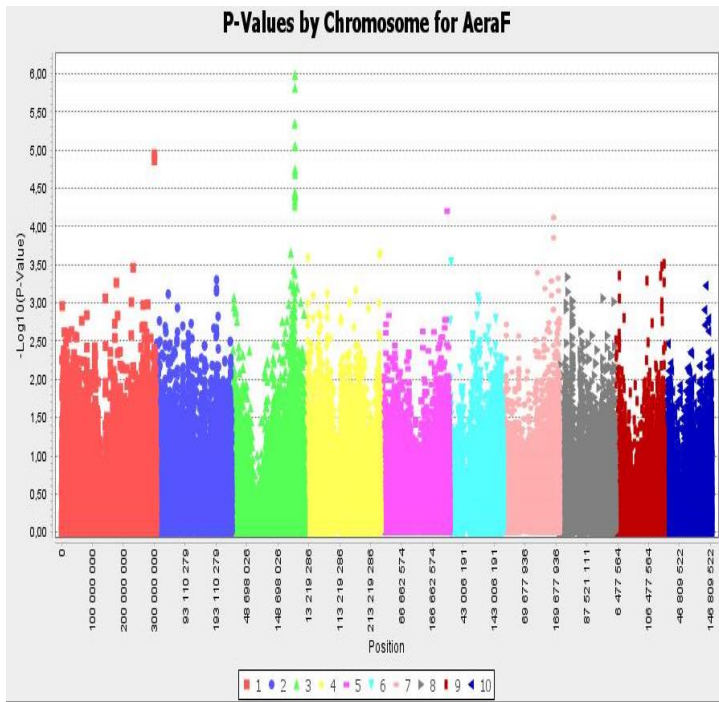


A

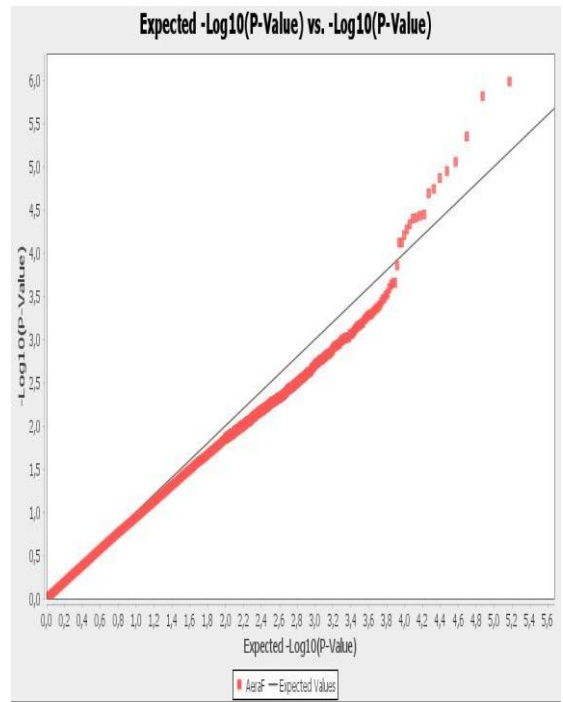


B

Figure 9: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la hauteur de la plante en conditions normales.

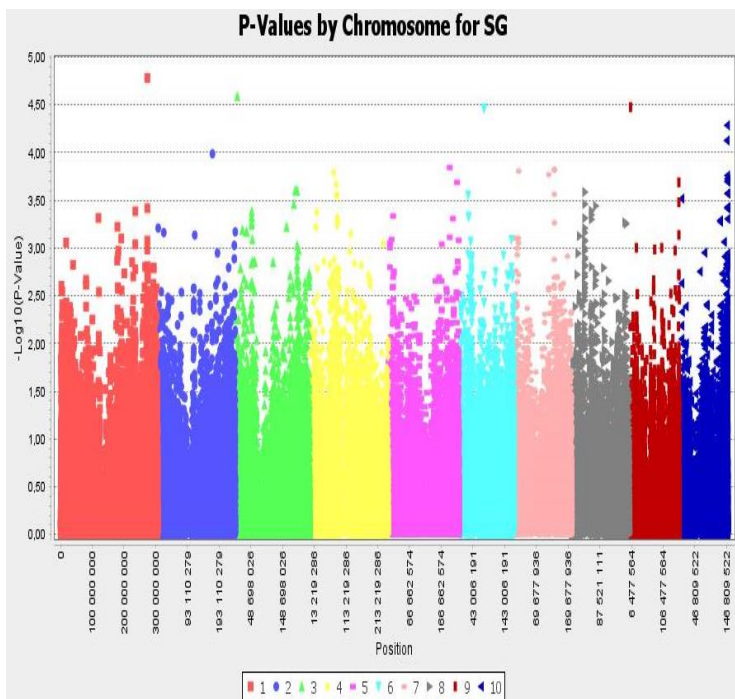


A

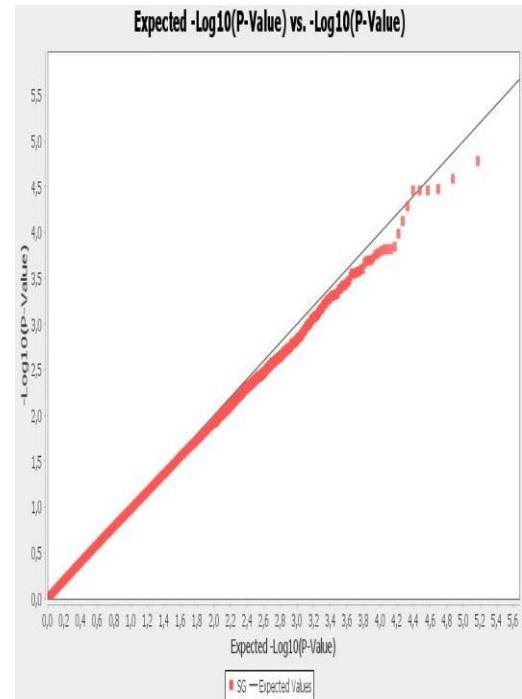


B

Figure 10: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la surface foliaire en conditions normales.

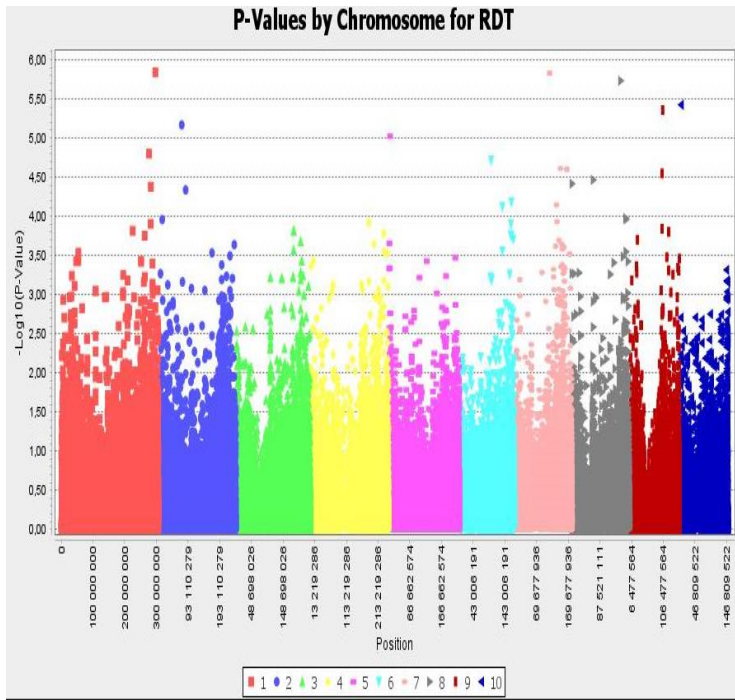


A

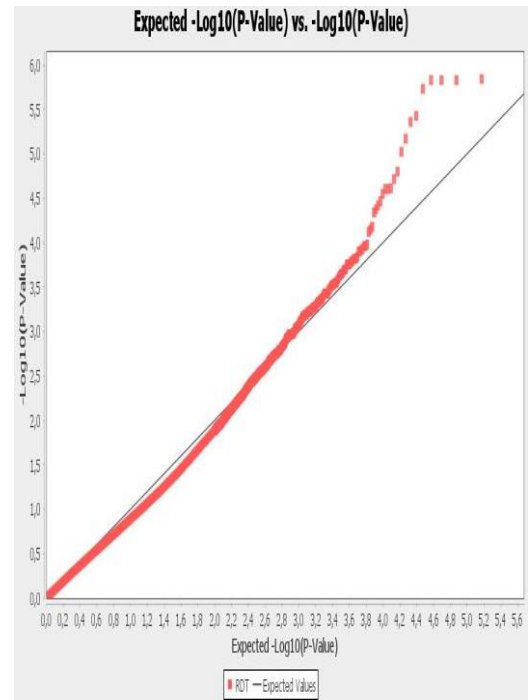


B

Figure 11: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la sénescence en conditions normales.

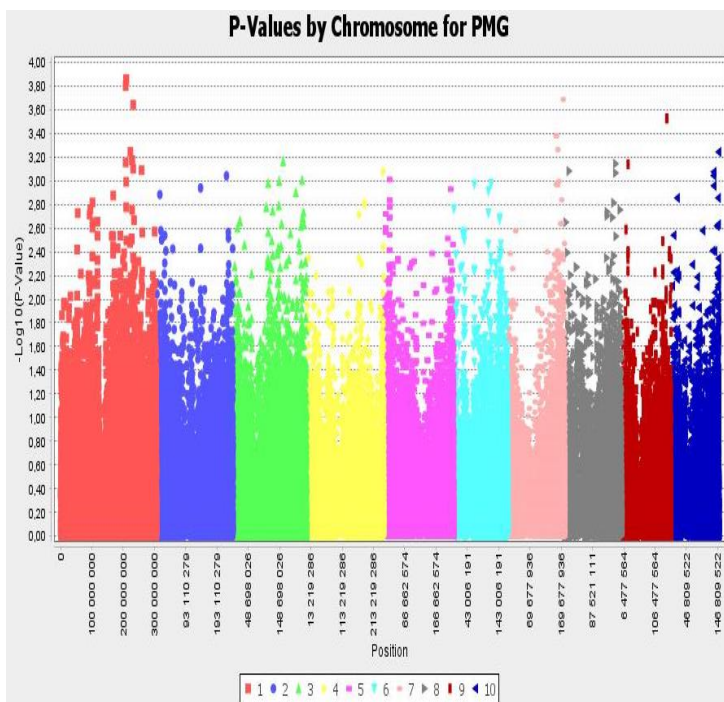


A

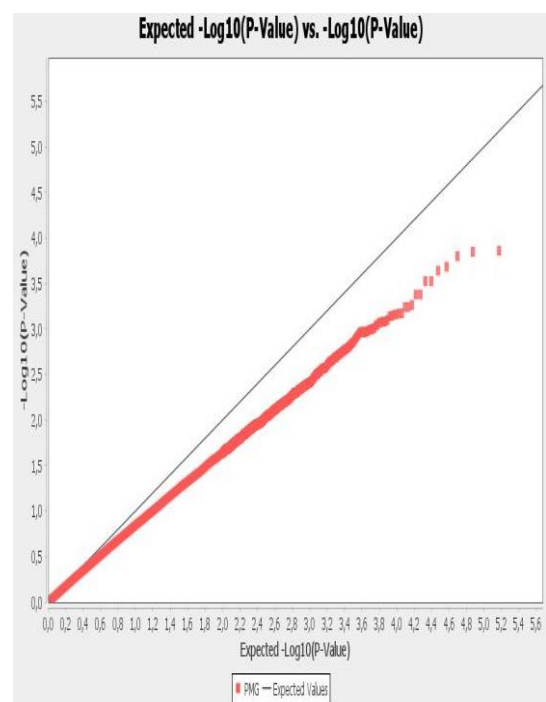


B

Figure 12: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le rendement en conditions normales.

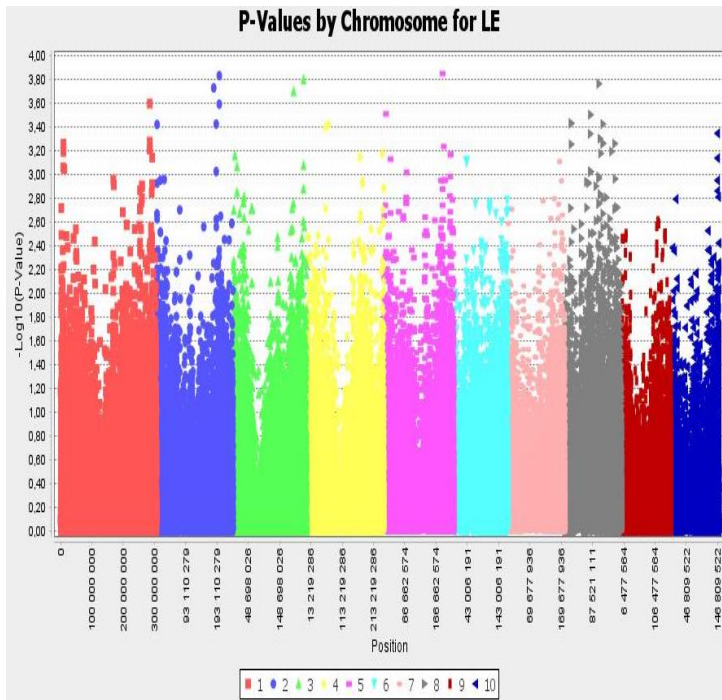


A

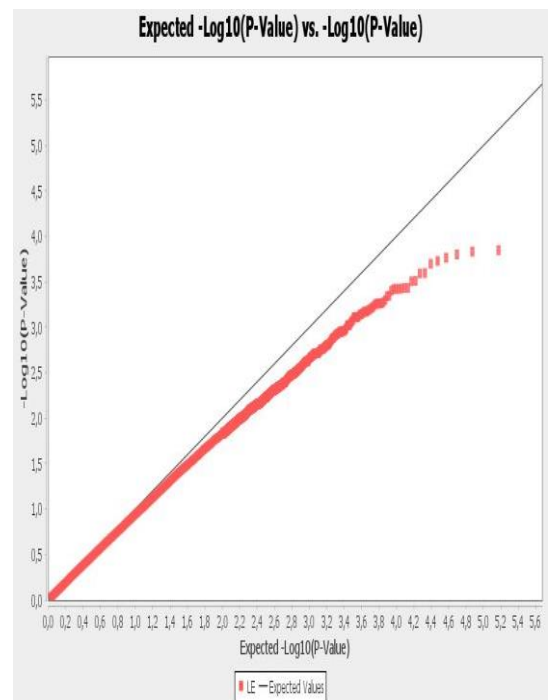


B

Figure 13 : Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le poids de mille grains en conditions normales.

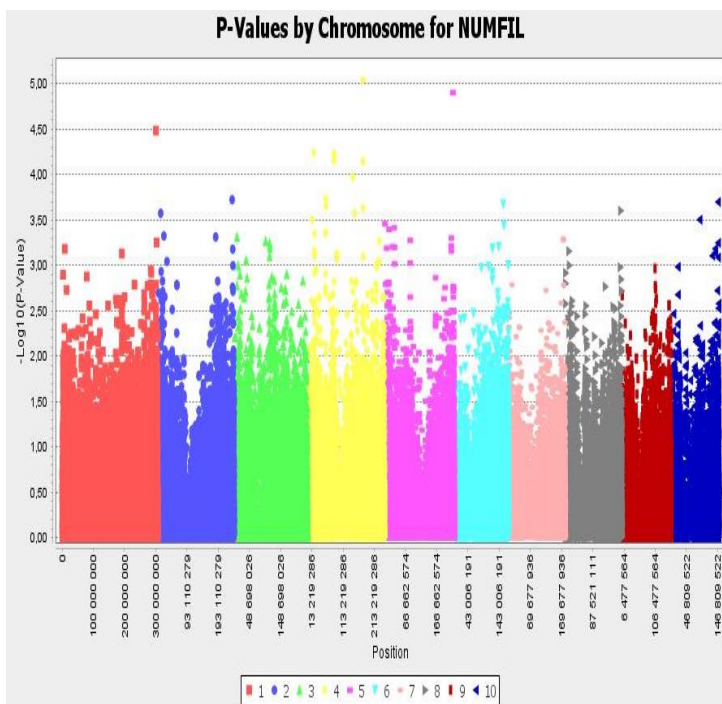


A

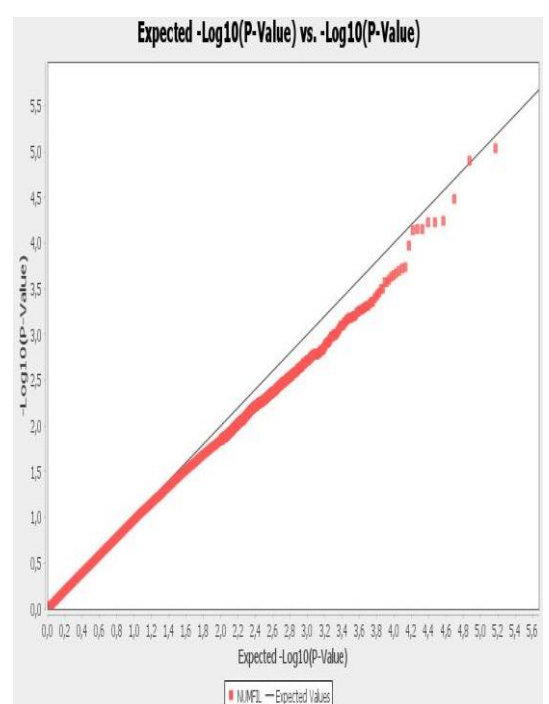


B

Figure 14: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la longueur de l'épi en conditions normales.



A



B

Figure 15: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le nombre de rangées par épi en conditions normales.

En conditions de stress hydrique, le nombre d'associations détectées est plus élevé qu'en conditions normales.

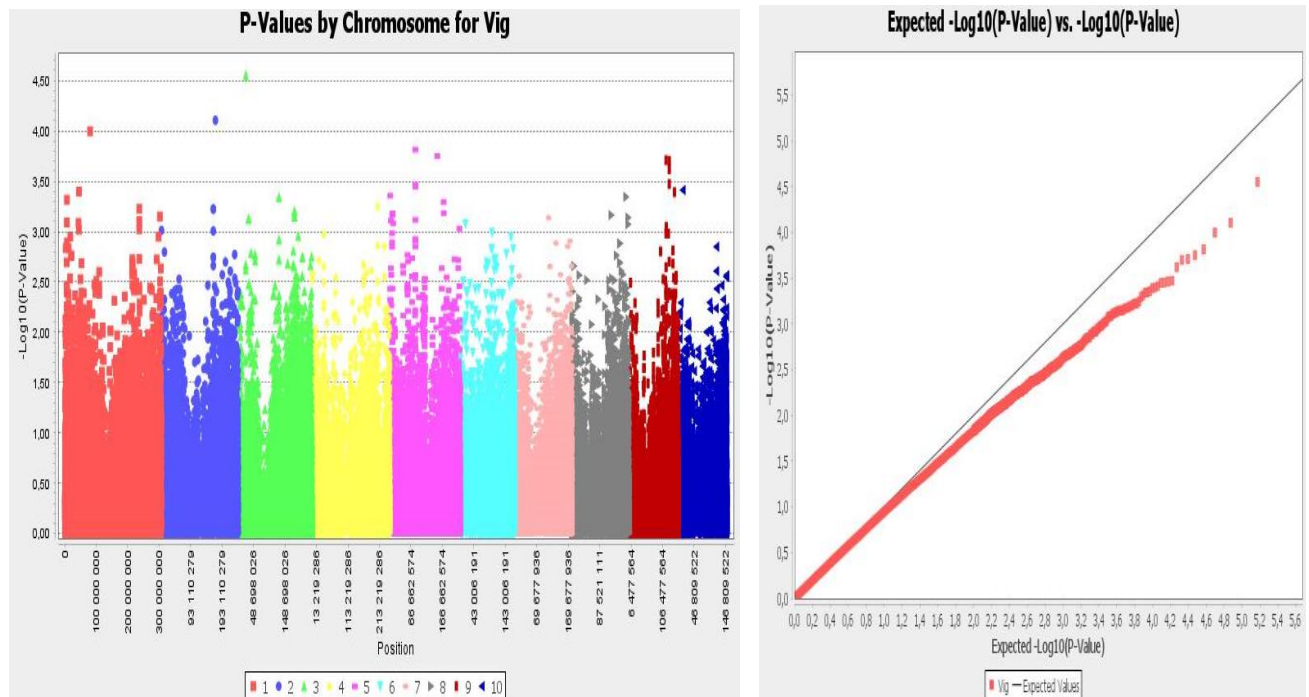


Figure 16: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la vigueur en conditions de stress hydrique.

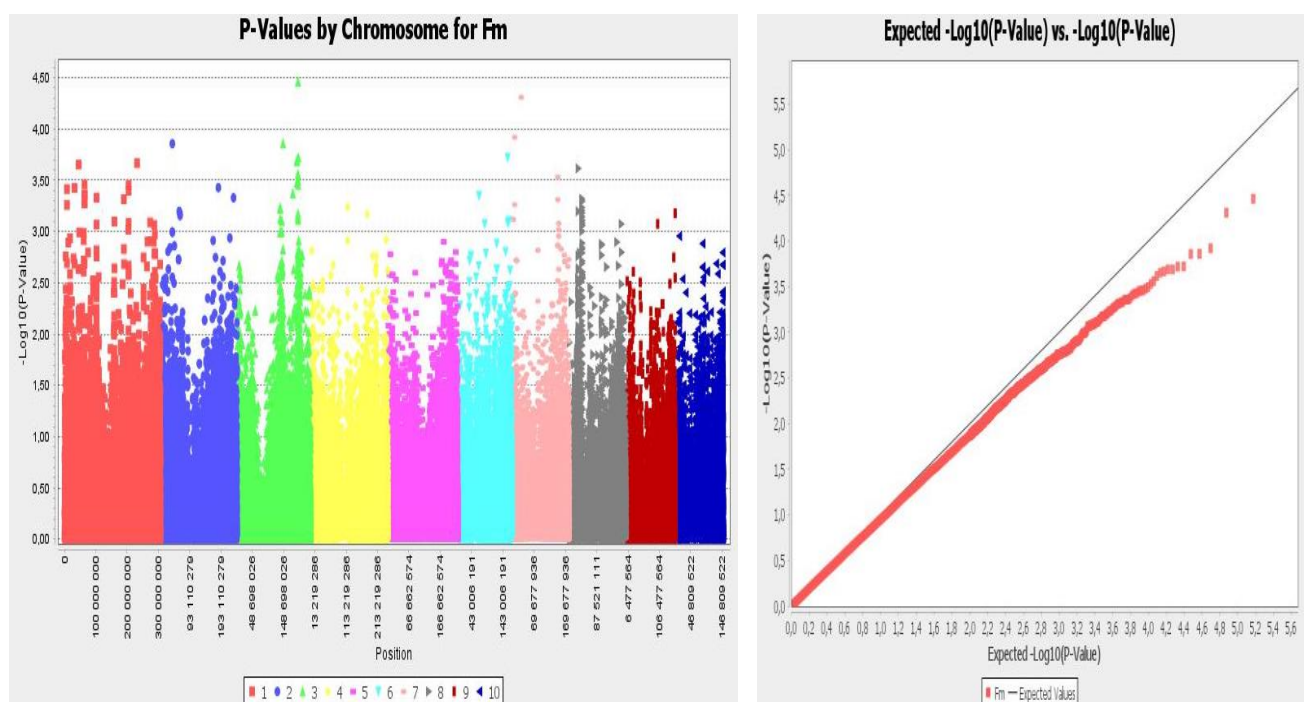


Figure 17: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la floraison mâle en conditions de stress hydrique.

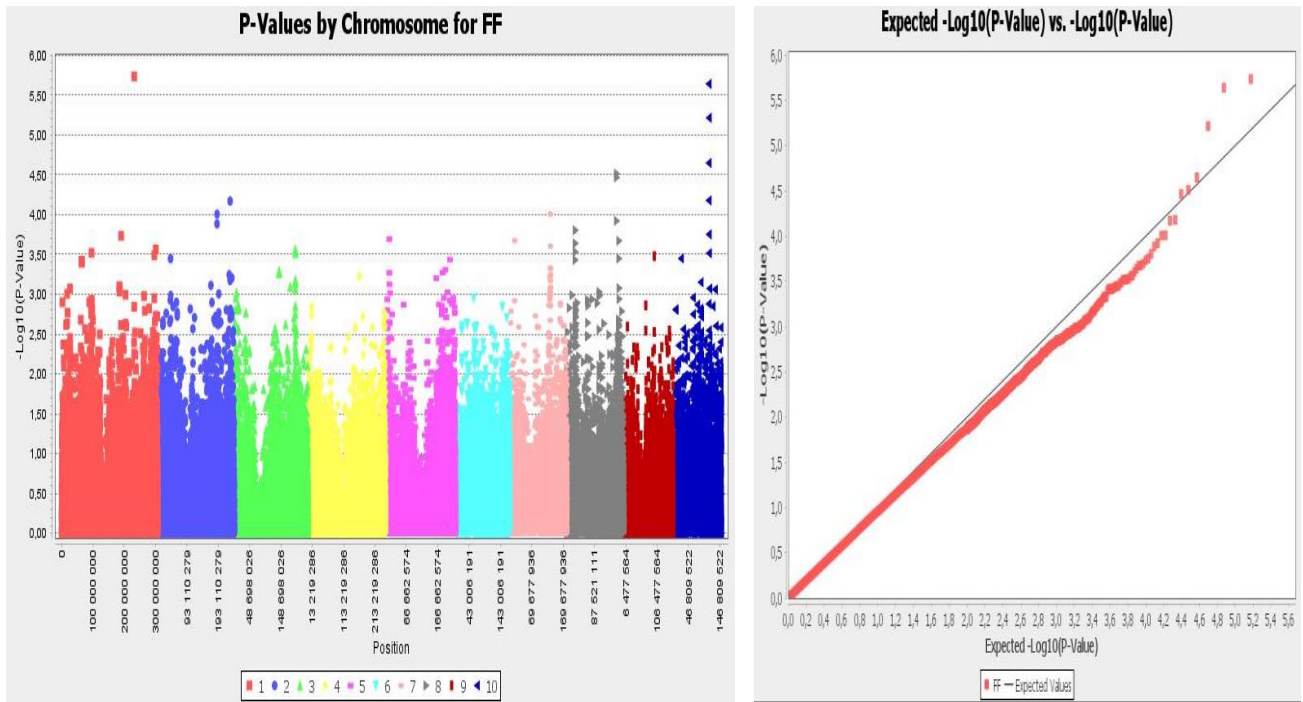


Figure 18: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la floraison femelle en conditions de stress hydrique.

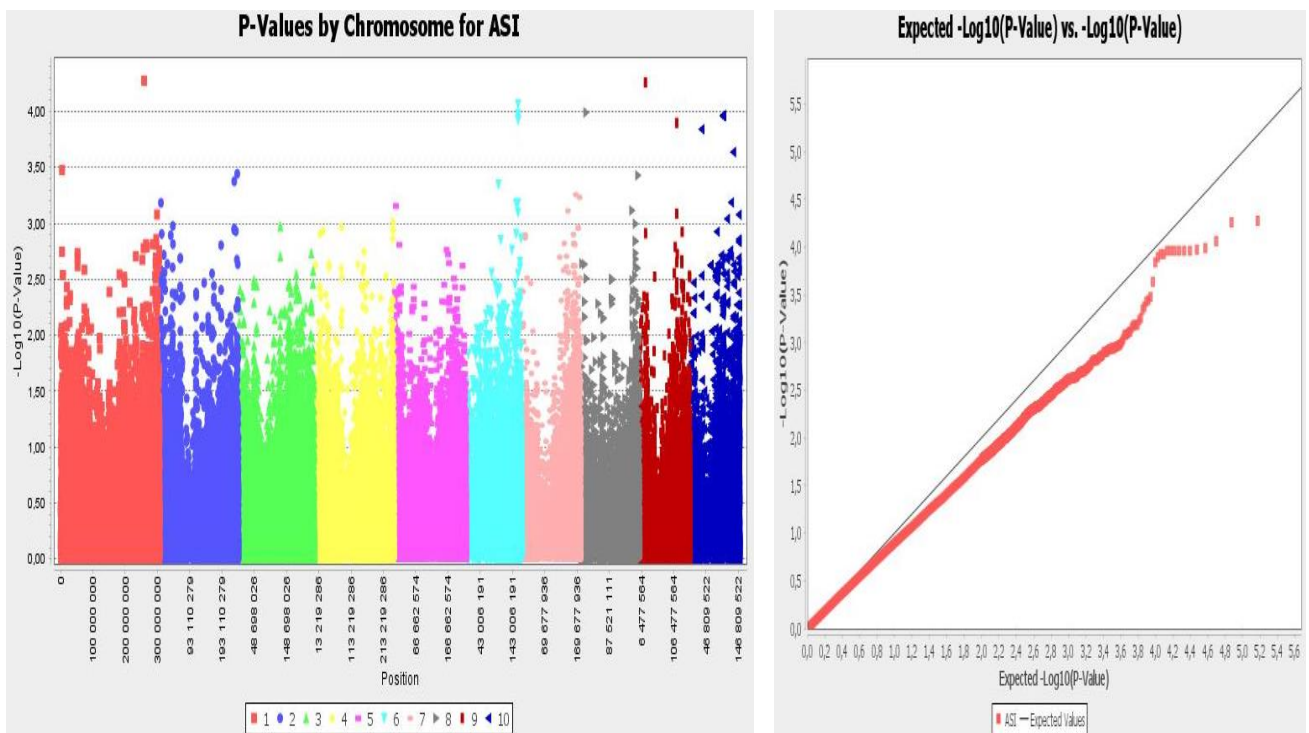


Figure 19: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour l'intervalle anthèse-soie en conditions de stress hydrique.

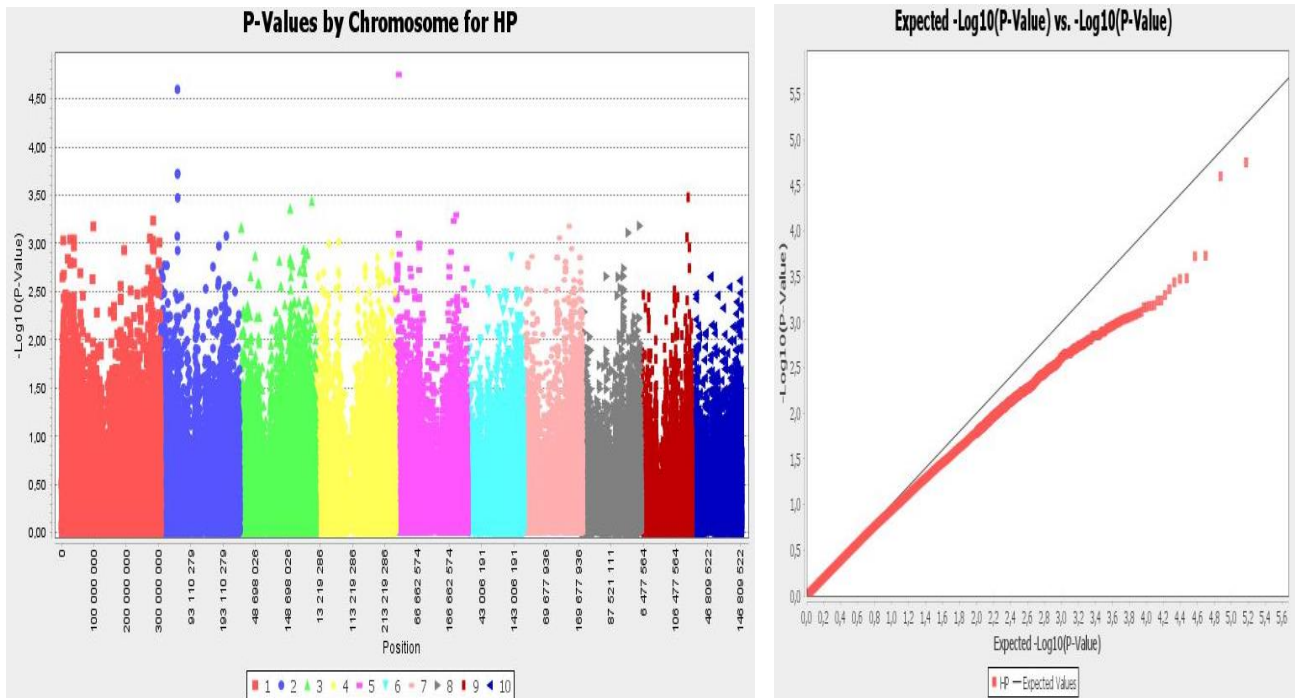


Figure 20: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la hauteur de plante en conditions de stress hydrique.

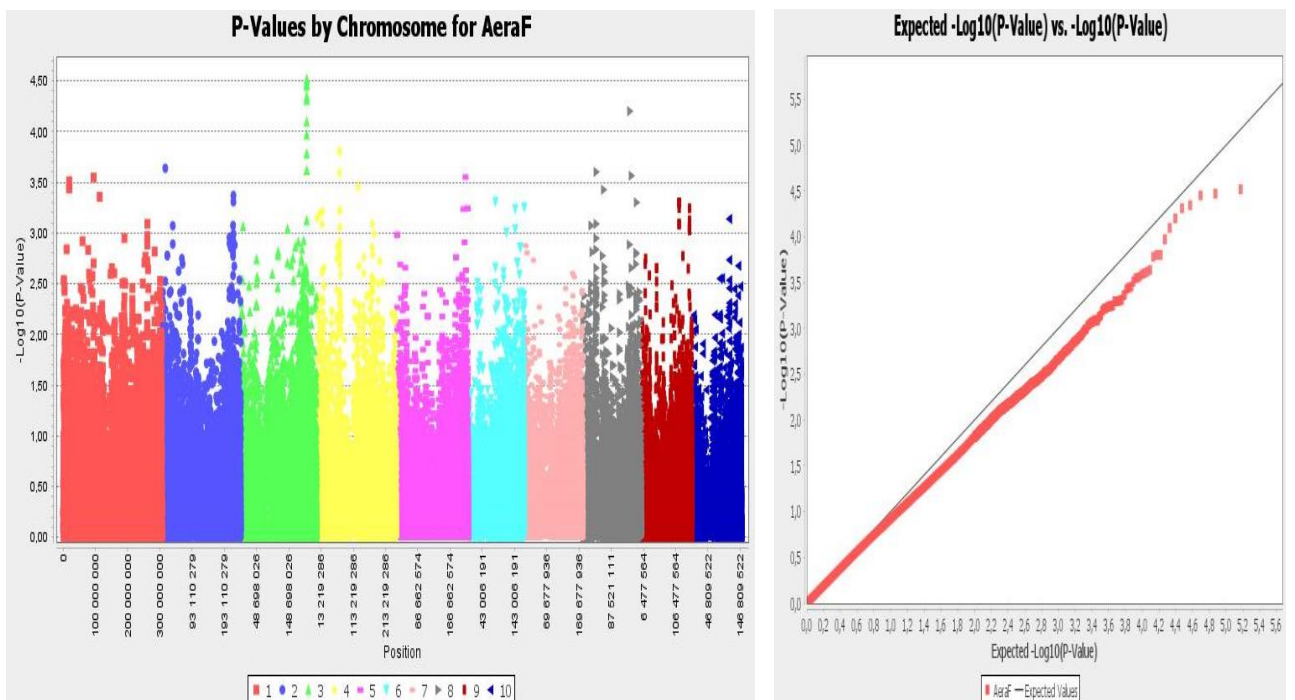


Figure 21: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la surface foliaire en conditions de stress hydrique.

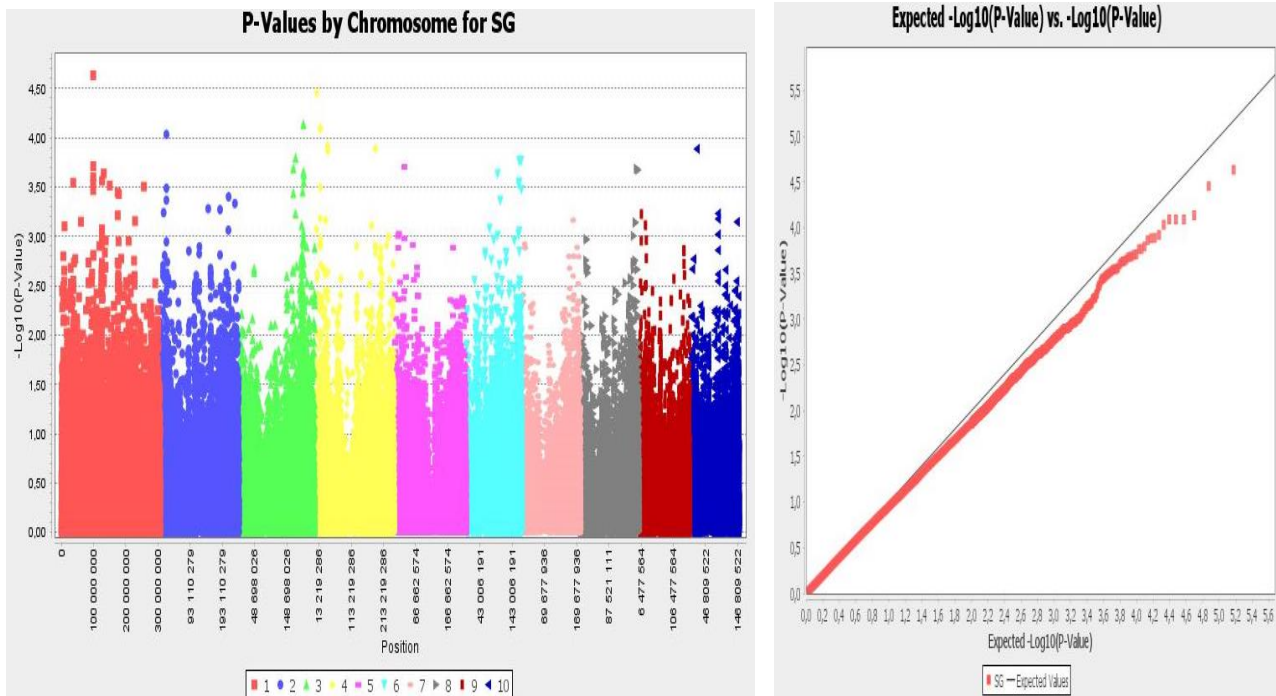


Figure 22: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la sénescence en conditions de stress hydrique.

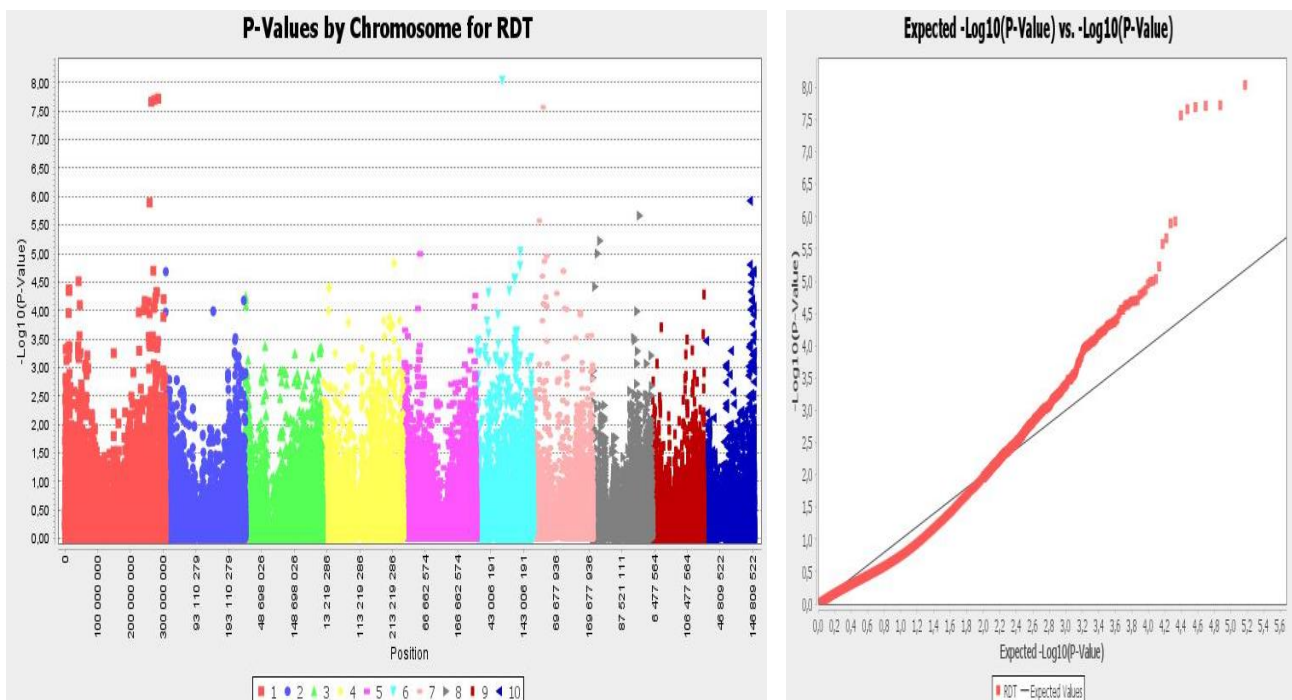


Figure 23: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le rendement en conditions de stress hydrique.

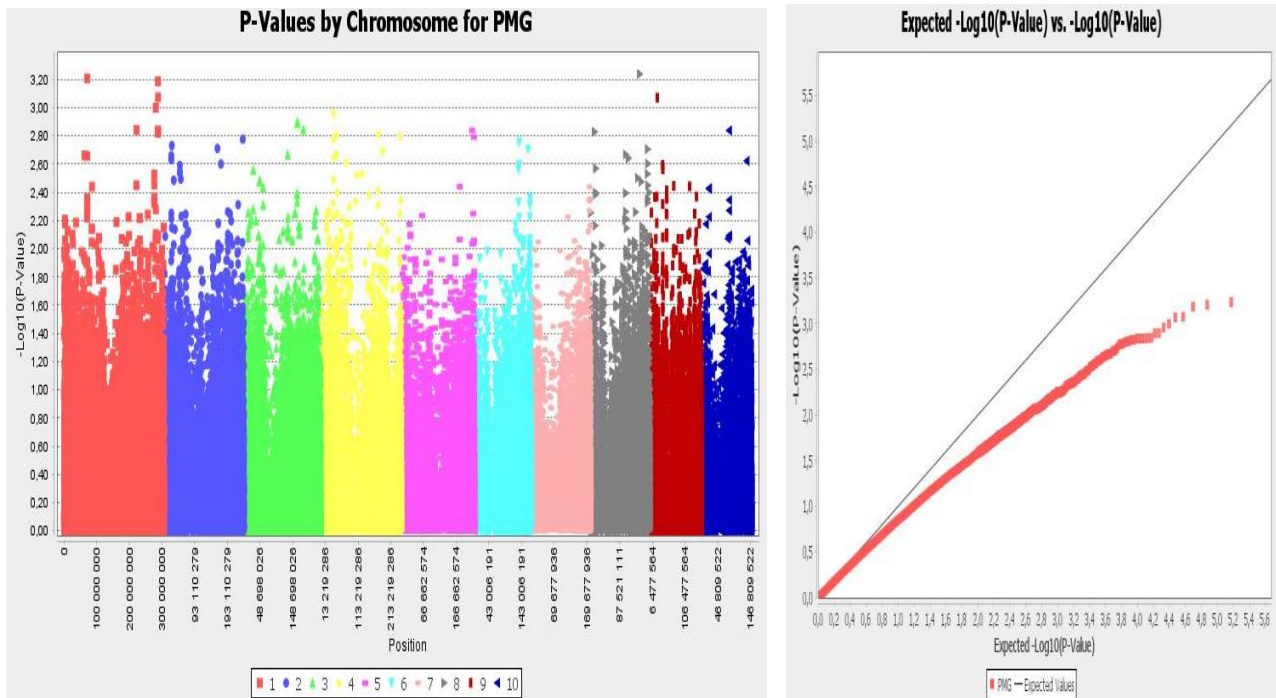


Figure 24: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le poids de mille grains en conditions de stress hydrique.

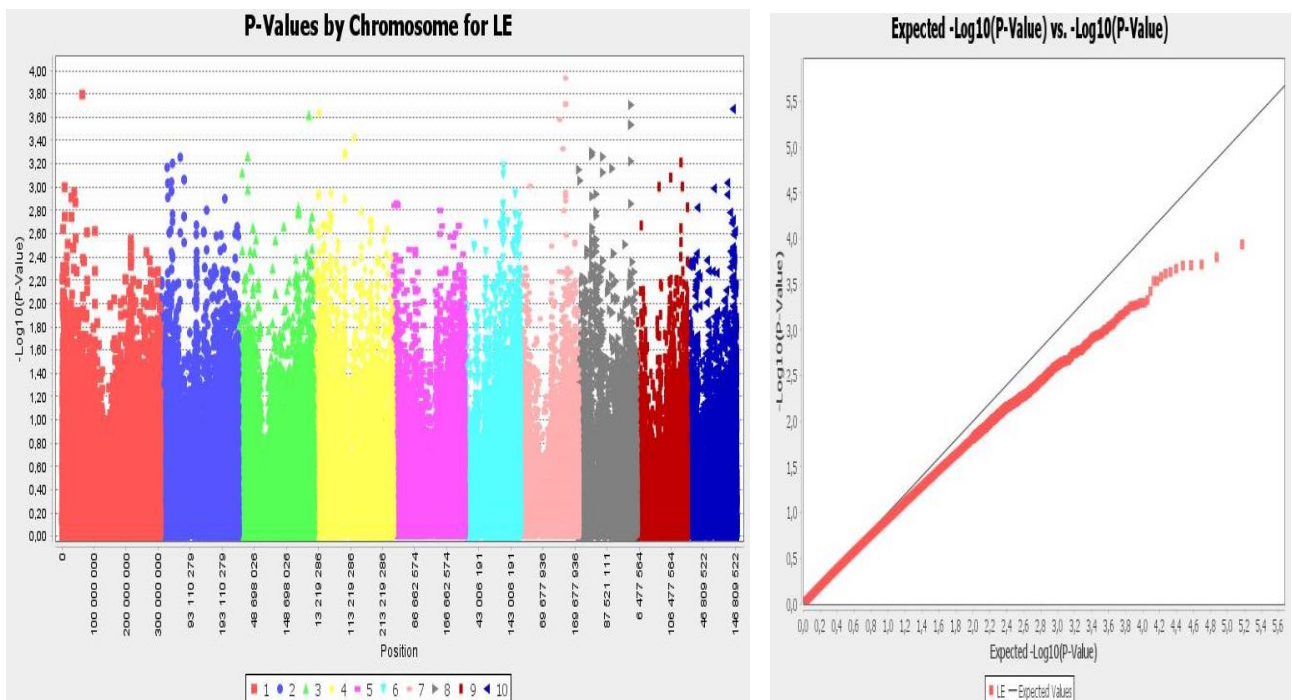


Figure 25: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour la longueur de l'épi en conditions de stress hydrique.

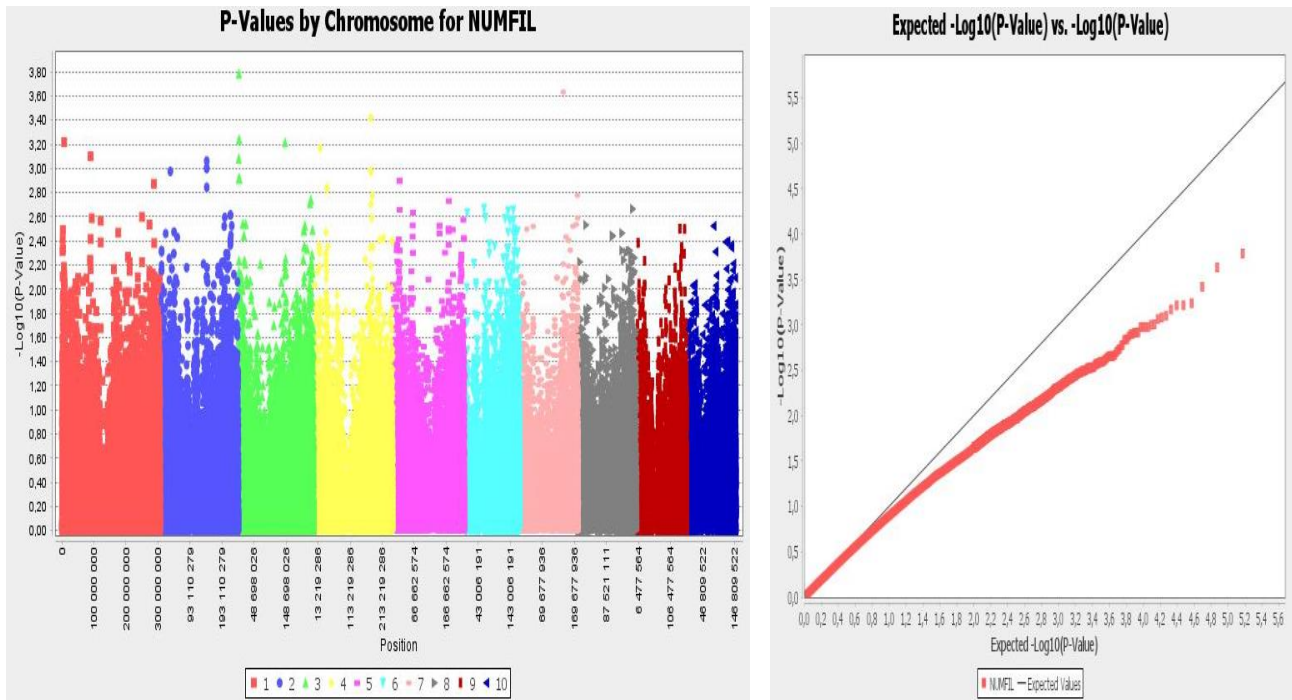


Figure 26: Diagrammes Manhattan (A) et quantile-quantile (B) combinés dérivés de l'analyse d'association à l'échelle du génome (GWAS) pour le nombre de rangées par épi en conditions de stress hydrique.

4. Discussion

Dans la présente étude nous avons procédé à la détection des régions génomiques associées au stress hydrique pendant le développement de la culture du maïs en plein champs, en utilisant des lignées pures issues du panel américain « Ames » dans des conditions normales et de stress hydrique, pour cela, différents paramètres ont été mesurés.

D'après les résultats obtenus, le stress hydrique exerce un effet négatif sur tous les paramètres, et réduit significativement la performance des lignées comme cela a été déjà signalé (Bolaños et Edmeades 1993; Banziger *et al.*, 1999; Tabu *et al.*, 2011 ; Djemel *et al.*, 2018a). Les écarts entre la moyenne maximale et la moyenne minimale pour les lignées consanguines sont très importants dans les deux conditions, de même, le degré de variation de la réponse au stress hydrique dépend du génotype, ce qui révèle une grande variabilité génotypique pour la tolérance au stress hydrique chez les lignées consanguines de maïs utilisées du panel « Ames », ceci a déjà été rapporté par d'autres auteurs (Herrero et Johnson, 1981 ; Betran *et al.*, 2003 ; Djemel *et al.*, 2018a) en utilisant d'autres populations de maïs.

Différents sous-ensembles du panel de lignées consanguines de maïs « Ames » (Romay *et al.*, 2013) présentant une diversité génétique comparable à celle testée dans cette étude ont été utilisés pour l'évaluation de la tolérance à la fusariose de l'épi (Zila *et al.*, 2014), du développement racinaire des semis (Pace *et al.*, 2015) et dans une étude récente conduite par Yi *et al.* (2021) sur la tolérance au froid.

La sélection directe pour le rendement en conditions de stress hydrique n'est pas facile, car le rendement est un caractère quantitatif caractérisé par une faible héritabilité et de fortes interactions génotype \times environnement ainsi qu'une régulation génétique complexe. Les améliorateurs utilisent plusieurs paramètres génétiquement variables et corrélés avec le rendement en grain, afin d'augmenter l'efficacité de la sélection pour la tolérance à la sécheresse (Babic *et al.*, 2011 ; Tabu *et al.*, 2011 ; Wegary *et al.*, 2012), d'où le choix des différents paramètres phénotypiques étudiés dans la présente étude.

Après l'émergence et le début de la formation des feuilles, la vigueur précoce de la plante est le premier paramètre affecté par le stress hydrique, ce dernier réduit la vigueur comparativement aux conditions normales (Ruta *et al.*, 2010a ; Araus *et al.*, 2012), ce qui est cohérent avec les résultats obtenus.

Le maïs est très sensible au stress hydrique pendant les périodes de floraison et de remplissage des grains (NeSmith et Ritchie 1992 ; Setter *et al.* 2001 ; Bruce *et al.* 2002 ; Bai *et al.* 2006). Witt *et al.*

(2012) ont également signalé que la période la plus critique pour le rendement se situe approximativement entre 2 semaines avant la floraison et 2 semaines après la floraison. L'un des meilleurs indicateurs de la tolérance des plantes au stress hydrique pendant la floraison est l'intervalle anthèse-soie (ASI), et est couramment utilisé comme critère de sélection pour les génotypes de maïs tolérants à la sécheresse, car il a été démontré qu'il est fortement corrélé négativement au rendement en grain dans des conditions de stress hydrique (Bolaños et Edmeades 1996 ; Bruce *et al.*, 2002 ; Lu *et al.*, 2010 ; Xue *et al.*, 2013 ; Thirunavukkarasu *et al.*, 2014 ; Farfan *et al.*, 2015). Dans la présente étude, la FM, la FF et l'ASI présentent des corrélations phénotypiques négatives significatives avec le RDT dans les conditions de stress hydrique. Tabu *et al.* (2011), dans une étude menée sur des populations locales du Kenya, ont constaté que les génotypes avec l'ASI réduit ont des pertes de rendement les plus faibles. Quelques lignées ont montré des valeurs négatives de l'ASI en raison de l'émergence des soies avant l'émission du pollen. Cette caractéristique pourrait être bénéfique en conditions de sécheresse (Ribaut *et al.*, 1996) entraînant un retard dans l'émergence des soies, ce qui favorise la synchronisation entre la floraison mâle et la floraison femelle ainsi qu'un meilleur rendement en grain. D'autres lignées présentent des valeurs courtes de l'ASI en conditions de stress hydrique. A cet égard, l'ASI négatif et court comme paramètre secondaire utilisé pour les programmes de sélection pour la tolérance à la sécheresse a été précédemment rapporté (Ngugi *et al.*, 2013).

Nos résultats montrent que l'ASI est très élevé en conditions de stress hydrique, ceci s'est répercuté négativement sur les autres stades de développement de la plante, car pendant la floraison, la sécheresse inhibe le développement de l'épi. Ce fait provoque une différenciation anormale des épillets et des changements dans la signalisation hormonale impliquée dans la division cellulaire, la croissance et le développement des primordia (Wu *et al.*, 1996), ce qui entraîne un développement asynchrone de la panicule et de l'épi, une extension considérable de l'intervalle entre la floraison mâle et femelle (ASI) et une réduction de la réceptivité de la soie (NeSmith et Ritchie, 1992 ; Saini et Westgate, 1999). Par conséquent, ce décalage dans le temps entre la libération du pollen et l'émergence des soies affecte négativement la pollinisation et la formation du grain et entraîne une réduction du rendement en grain (Bolaños et Edmeades 1996 ; Bruce *et al.*, 2002). Dans cette étude, le développement de la soie a été nettement retardé et l'architecture de la plante a été fortement affectée par le stress hydrique. Ces résultats sont en accord avec des rapports précédents qui ont indiqué une extension significative de l'ASI et une réduction notable de la hauteur de la plante et de l'épi dans des conditions de stress hydrique (Xue *et al.*, 2013 ; Khan *et al.*, 2022). De même, Avramova *et al.* (2015) ont affirmé que le manque d'eau entraîne une réduction de la croissance de la plante de maïs. Selon Tardieu (2000) et West *et al.* (2004), la réduction de la croissance causée par des facteurs abiotiques est souvent due à

une combinaison de la réduction de la production de cellules et de la taille des cellules matures. Les résultats obtenus par Avramova *et al.* (2016) et Tardieu (2000) indiquent que la réduction de la division cellulaire est la principale cause de la réduction de la croissance des feuilles. D'après Blum et Ebercon (1981), la surface foliaire a été fortement réduite par le stress hydrique en raison de la diminution de la turgescence cellulaire, ce qui a affecté négativement l'élongation cellulaire. Il a été démontré par Nelissen *et al.* (2013), qu'un pic local d'acide gibbérellique détermine la position de la limite du méristème, ouvrant la possibilité que ce mécanisme soit également impliqué dans les réponses de croissance aux stress abiotiques. Selon Granier *et al.* (2000), le stress hydrique entraîne un raccourcissement du méristème des feuilles de blé et de maïs et augmente la durée du cycle cellulaire en raison de la diminution de l'activité de la cyclin dépendent kinase (CDK) qui est une famille des sérine/thréonine kinases, responsable de la régulation des divisions cellulaires en contrôlant la progression du cycle cellulaire.

Le PMG et le NRE ont été nettement affectés par le stress hydrique ; Barutçular *et al.* (2016) ont constaté que la sécheresse pendant le stade de remplissage du grain a entraîné une réduction de la qualité et de la quantité d'amidon, ce qui a conduit à une grande perte de poids et de qualité du grain. Une diminution du nombre de rangées de grains par épis et du poids de 1000 grains a également été remarquée dans des conditions de sécheresse (Saeed *et al.*, 1997 ; Khayatnezhad *et al.*, 2011). Les causes de la réduction du nombre de grains par épi peuvent être l'avortement de l'embryon ou l'apparition retardée des soies dans des conditions de stress hydrique (Wasson *et al.*, 2000). La sénescence des feuilles a été accélérée en conditions de stress hydrique, où le jaunissement des feuilles a commencé plutôt qu'en conditions normales, ce constat va dans le même sens que celui de Bänziger *et al.*, (2000) où il a déclaré que la sécheresse entraîne une sénescence accrue des feuilles. La sénescence des feuilles détermine le rendement en grain et la production de biomasse des cultures (Hollmann *et al.*, 2014) et une sénescence prématurée entraîne des pertes de production importantes (Li *et al.*, 2006).

Les héritabilités des caractères Vig ($h^2 = 0,08$), FM ($h^2 = 0,69$), FF ($h^2 = 0,54$), ASI ($h^2 = 0$), HP ($h^2 = 0,19$), SF ($h^2 = 0,70$) et LE ($h^2 = 0$) sous conditions stressées sont inférieures à celles enregistrées sous conditions normales ($h^2 = 0,29$; $0,83$; $0,79$; $0,34$; $0,62$; $0,79$ et $0,54$ respectivement), ce qui pourrait indiquer une grande variation environnementale associée à ces caractères. Selon Bolaños et Edmeades (1996), l'héritabilité est plus faible en conditions de stress hydrique qu'en conditions normales. Par contre, les caractères NRE ($h^2 = 0,49$), PMG ($h^2 = 0,77$), RDT ($h^2 = 0,55$) et SG ($h^2 = 0,12$) ont présenté des héritabilités plus élevées dans les conditions stressées que dans les conditions normales, indiquant ainsi leur potentiel lors des programmes de sélection. L'ASI présente une

héritabilité nulle dans les conditions stressées, cela peut être dû à la sévérité du stress hydrique et son effet significativement négatif sur la floraison, l'héritabilité de l'ASI dans une étude menée par Ngugi *et al.* (2013), était très faible ($h^2 = 0,02$) dans des conditions de stress hydrique.

Dans la présente étude, une GWAS a été réalisée sur des lignées pures du panel « Ames » de maïs, qui ont été phénotypées pour différents paramètres, afin de détecter les SNPs et les régions génomiques impliquées dans la tolérance à la sécheresse. Les lignées de maïs avec une grande variation phénotypique ont permis de détecter des SNPs significatifs qui sont à la base de nos paramètres d'intérêt. Quarante-deux et 114 SNPs ont été significativement associés aux différents paramètres dans les conditions normales et de stress hydrique, respectivement. Les résultats de cette étude ont permis de trouver une certaine cohérence avec les QTLs signalés dans des études précédentes (Yi *et al.*, 2021).

Les SNPs S3_201180209, S3_201180630, S3_201181271, S3_201181879, S3_201181883, S3_201181965 regroupés dans un même QTL et situés dans la région génomique bin 3.07 ont été significativement associés à la SF dans les deux conditions ce qui suggère un contrôle génétique commun dans les deux conditions, ce qui est peut être expliqué par une expression ou répression des mêmes gènes tout dépend de la situation. Cette région (bin 3.07) abrite des QTLs associés à l'efficacité du photosystème II, en conditions normales et en plein champ au moment du semis précoce dans l'étude de Yi *et al.* (2021) conduite sur des lignées de maïs issues du panel « Ames ». L'étude conduite par Shi *et al.* (2014) a révélé des associations significatives entre des SNPs dans cette région et la résistance à la tache grise chez le maïs qui est une maladie foliaire dominante.

Les SNPs S3_187534820 et S3_187534854 associés à la vigueur et S3_181124320 et S3_181124343 associés à la FM en conditions normales, se situe dans le bin 3.06, cette région abrite 2 QTLs dans notre étude et comprend le transcript GRMZM2G399433, qui est fortement exprimé dans le péricarpe, l'embryon et l'endosperme, les soies et l'épi pendant la floraison et la post-floraison (Sekhon *et al.*, 2011). Dans cette même région, un QTL de résistance à l'aflatoxine et/ou à la pourriture de l'épi causée par *Aspergillus* a été signalé précédemment (Xiang *et al.*, 2010 ; Warburton *et al.*, 2011).

Un QTL pour la hauteur des plantes a été signalé précédemment dans le bin 3.05 dans une étude menée par Bohn *et al.* (1997), en utilisant un croisement bi-parental entre les lignées Ki3 et CML139. Rida *et al.* (2021) ont détecté un QTL pour le rapport longueur du coléoptile/longueur de la racine dans la même région (bin 3.05) et Yi *et al.* (2020) ont rapporté deux QTLs proches pour la chlorophylle dans des conditions normales. Li *et al.* (2017) ont considéré cette région comme hotspots de QTLs liés

aux caractéristiques des parois cellulaires. Cette région a été détectée dans notre étude où elle était associée à la vigueur (1 QTL) et la floraison femelle (1 QTL) en conditions normales.

La région bin 5.05 possède les SNPs : S5_178261027 et S5_178261049 correspondant au QTL (qASI_5.05) et associés à l'ASI et S5_192230237 et S5_192230247 correspondant au QTL (qHP_5.05) et associés à la hauteur de la plante en conditions normales. D'après Weng *et al.* (2011), des gènes candidats pour la hauteur de la plante ont été détectés dans cette région chromosomique. Bin 5.05 abrite un QTL de résistance à la fusariose de l'épi déjà identifié dans Robertson *et al.* (2006), qui a expliqué 13 % de la variation phénotypique totale. Quatre SNPs associés au RDT et regroupés dans le même QTL (qNRE_4.05) en conditions normales ont été situés dans le bin 4.05, cette même région abrite un QTL majeur de l'efficacité du photosystème II en conditions froides, selon Yi *et al.* (2021).

Le nombre élevé des SNPs, de QTLs ainsi que de régions génomiques associées au rendement dans les deux conditions confirme la complexité de ce caractère primaire, et indique que plusieurs gènes sont impliqués dans son expression. Glowinski et Flint-Garcia, (2018) ont affirmé que plus il y a de QTLs, plus le caractère est complexe.

En conditions de stress hydrique, six SNPs dans la région bin 1.08 correspondant à cinq QTLs ont été détectés, ces marqueurs sont significativement associés à la FF (1 SNP) et le RDT (5 SNP). Selon Hao *et al.* (2010), cette région chromosomique (bin 1.08) abrite certains gènes régulateurs et facteurs de transcription, où la majorité des facteurs de transcription régulateurs sont liés à la synthèse et à la dégradation de l'ABA (Hao *et al.*, 2010). Quatre SNPs sont localisés dans le bin 10.04, et sont significativement associés à la FF en conditions de stress hydrique. Cette région abrite deux QTLs en conditions de stress hydrique et un seul en conditions contrôlées dans la présente étude. Dans Yi *et al.* (2020), en plus de plusieurs QTLs de la tolérance au froid, situés dans cette même région, le gène candidat GRMZM2G047065 dans bin 10.04 est associé de manière significative à la teneur en chlorophylle et Yu *et al.* (2016), rapporte que le remodeleur de chromatine ZmCHB101 régule négativement l'expression de ce gène. La surexpression de GRMZM2G047065 contribue à l'enroulement des feuilles dans les lignées RNAi de ZmCHB101 de maïs, et il est notable que ZmCHB101 joue des rôles importants dans le développement des plantes, la photosynthèse, la régulation métabolique, la réponse au stress ainsi que la régulation de l'expression des gènes.

Dans la région bin 9.03, les résultats de l'analyse ont révélé cinq SNPs associés à l'ASI correspondant à deux QTL, et deux SNPs associés au RDT chacun correspondant à un QTL différent en conditions normales ainsi qu'un autre associé à l'ASI en conditions de stress hydrique. Un gène de nanisme chez le maïs a été cartographié avec cette région (bin 9.03), où il s'est avéré qu'il agit sur la voie de la biosynthèse de la gibbérelline (Spray *et al.*, 1996). En outre, plusieurs facteurs régulateurs de transcription liés à la synthèse et à la dégradation de l'ABA sont situés dans le bin 9.03 (Hao *et al.*,

2010). Dans une étude menée par Li C. *et al.* (2013), un QTL pour la longueur des graines a été détecté dans cette même région.

Le bin 1.10 abrite 11 QTLs et plusieurs SNPs dans notre étude, un SNP associé au RDT en conditions normales, neuf associés au RDT et un autre associé à la SG en conditions de stress hydrique. D'après des études antérieures, un SNP est localisé dans le bin 1.10 et associé significativement au diamètre de l'épi dans une analyse conduite par Zhu *et al.* (2018) sur la diversité génétique et l'étude d'association à l'échelle du génome sur les principaux caractères quantitatifs de l'épi. Jiménez-Galindo *et al.* (2017) ont détecté un QTL lié au rendement et à la résistance des grains à la pyrale méditerranéenne du maïs. Dans le même sens, Samayoa *et al.* (2015) ont détecté un QTL dans cette région, lié au rendement en grain.

Des QTLs pour le poids des racines secondaires et pour le RDT en conditions normales et de stress hydriques étaient colocalisés dans la région bin 7.02 (Tuberosa *et al.*, 2003). Upadyayula *et al.* (2006) ont trouvé des QTLs importants pour le contrôle de l'architecture des inflorescences, expliquant la plus grande partie de la variation phénotypique. Dans cette région, un nombre élevé de QTLs a été signalé par Yi *et al.* (2021), où ils étaient associés à l'efficacité du photosystème II en conditions normales. Un total de 20 SNPs, correspondant à 15 QTLs situés dans cette région (bin 7.02), ont été détectés dans notre étude, seize SNPs associés au RDT, un associé à la FM et un autre associé à la FF en conditions de stress hydrique, en plus de deux associés au RDT en conditions normales.

Six SNPs associés au RDT en conditions de stress hydrique ont été détectés au bin 10.06 correspondant à quatre QTLs, Six SNPs associés au RDT correspondant à cinq QTLs en conditions de stress hydrique et deux associés à la SG chacun correspondant à un QTL différent en conditions normales, sont localisés dans le bin 10.07, ces deux régions (bin 10.06 et 10.07) abritent des QTLs pour les caractéristiques liées aux graines dans une étude conduite par Zhang Z. *et al.* (2014), sur une population F₂ de maïs. Deux QTLs pour le nombre total de racines (primaires et séminales) et deux pour les paramètres de RDT colocalisés au niveau de bin 10.06 dans Ju *et al.* (2018). Des QTLs pour le RDT en conditions normales et de stress hydriques, ainsi que des QTLs pour le poids des racines séminales adventives colocalisés dans bin 10.07 (Tuberosa *et al.*, 2003). Zm00001d026286 (40S ribosomal protein S11) est un gène candidat pour l'ASI en conditions de stress hydrique est localisé dans le bin 10.07 (Khan *et al.*, 2022). Zm00001d024783 (BHLH transcriptional factor 117) pour la HP en conditions normales a été localisé dans cette même région dans une étude menée par Leng *et al.* (2018) sur le maïs fourrager. Plusieurs QTLs pour la hauteur de la plante ont été identifiés en conditions normales et de stress hydrique dans le bin 10.07 (Lu *et al.*, 2012).

5. Conclusion

Les résultats indiquent collectivement une variabilité génétique importante et potentielle dans les 318 lignées consanguines du panel « Ames ». L'étude d'association à l'échelle du génome a permis de détecter 94 et 114 SNPs significativement associés aux différents paramètres dans les conditions normales et de stress hydrique, respectivement. Les régions génomiques concordantes entre cette étude et les études antérieures seraient particulièrement intéressantes pour l'amélioration de la tolérance au stress hydrique chez le maïs.

Conclusion générale

Actuellement, le secteur agricole est confronté au plus grand défi du changement climatique avec des périodes fréquentes de sécheresse, et compte tenu de la régulation complexe de la tolérance au stress hydrique chez les plantes, l'identification de diverses sources de tolérance est d'une importance capitale. Les allèles favorables impliqués dans la tolérance à la sécheresse pourraient être incorporés dans les génotypes élités afin de diffuser des variétés élités améliorées et permettre l'étude d'un nouveau mécanisme de tolérance à la sécheresse et son interaction avec les facteurs agronomiques. Afin de rechercher les allèles favorables tout en exploitant la diversité génétique, l'utilisation de populations avec une base génétique large est recommandée.

C'est dans ce contexte que la présente étude a été menée, où l'objectif principal est d'étudier la régulation génétique de la tolérance au stress hydrique chez le maïs lors de différents stades de son développement allant de la germination jusqu'à l'achèvement du cycle de la culture, en utilisant une population multi-parentale (MAGIC) et un panel d'association, afin de bénéficier de la diversité allélique et phénotypique présentes et d'augmenter la résolution de la cartographie d'association comme plusieurs études antérieures l'ont rapporté.

Les résultats obtenus dans cette étude, divisée en deux parties, une première, en évaluant une population multi parentale pour les caractères liés à la germination et au développement des semis et une deuxième, en évaluant des lignées issues d'un panel d'association pour les caractères de développement jusqu'à la plante adulte, ont démontré qu'effectivement la réponse au stress hydrique est un caractère complexe faisant intervenir plusieurs gènes. Les résultats obtenus ont affirmé aussi que le stress hydrique exerce un effet négatif sur la culture du maïs pendant les différents stades de son développement où la performance de tous les paramètres est réduite en conditions de stress.

L'étude nous a permis d'identifier de nouvelles régions génomiques associées à la tolérance au stress hydrique qui n'ont pas été rapportées dans la littérature, en plus d'autres régions génomiques qui abritent des QTLs majeurs impliqués dans plusieurs processus biologiques selon des études précédentes tel que la tolérance au stress dû au froid. Dans la population MAGIC, un total de 15 et 28 QTLs ont été détectés en conditions normales et de stress hydrique, respectivement. En conditions de stress hydrique huit QTLs sont associés au ratio longueur du coléoptile/longueur de la racine (CL/RL) qui expriment un pourcentage de variation phénotypique de 8 % à 16 %, et cinq QTLs sont associés au ratio poids sec du coléoptile/poids sec de la racine (CDW/RDW) avec un pourcentage de variation phénotypique qui varie entre 10 % et 15 %. Dans le panel d'association, 62 et 89 QTLs ont été identifiés dans les conditions normales et de stress hydrique, respectivement. Trois QTLs sont associés avec l'ASI en conditions de stress hydrique, avec un pourcentage de variation phénotypique de 11 %

et la majorité des QTLs sont associés avec le rendement où le pourcentage de variation phénotypique en conditions de stress hydrique varie entre 24 et 71 %. Le nombre élevé et variable de QTLs entre les deux populations confirme la complexité de la régulation génétique de la tolérance à la sécheresse.

Plusieurs gènes candidats détectés sont déjà qualifiés de « gènes de réponse au stress hydrique » et figurent dans des rapports précédents visant à accroître la compréhension de l'architecture génétique des caractères complexes dans des conditions de stress hydrique. D'autres gènes sont impliqués dans la tolérance à divers stress biotiques et abiotiques, tels que la tolérance au stress salin ainsi que la résistance à certaines maladies et ravageurs. Plusieurs allèles favorables pour la tolérance à la sécheresse ont été identifiés, et en allant de la population multi-parentale vers le panel où la diversité génétique est plus grande, nous avons identifié des allèles plus favorables à la tolérance au stress hydrique. L'absence de colocalisation de QTLs entre les deux parties de l'étude confirme le fait qu'il n'y a pas de lien entre la tolérance à la sécheresse au stade germination et celle aux stades adultes du développement de la plante.

Plusieurs types de gènes candidats ont été détectés, la majorité appartient à des familles de facteurs de transcription comme la bHLH, d'autres sont des gènes responsables de différents processus de régulation tels que : la régulation hormonale, la régulation de la division cellulaire, l'élimination des ROS, la biosynthèse de la paroi cellulaire ainsi que celle de la cire. Les gènes candidats ainsi que les QTLs rapportés dans cette étude doivent être validés dans des études ultérieures. En outre, les gènes présentés comme candidats pour les caractères étudiés sont considérés comme des candidats sur la base de leurs fonctions annotées ; néanmoins, les gènes qui ne sont pas encore caractérisés ou ceux qui codent pour une "protéine hypothétique" pourraient être des gènes d'intérêt potentiels. Les QTLs découverts dans cette étude sont des points de départ importants pour la recherche de gènes et nous ont permis de comprendre la complexité génétique de la tolérance au stress hydrique.

Par conséquent, les résultats obtenus indiquent que la sélection génomique en utilisant le génome entier est la méthode la plus appropriée pour améliorer la tolérance au stress hydrique chez le maïs, car de nombreux QTLs à faible effet sont impliqués dans les analyses menées sur les deux populations utilisées, les améliorateurs peuvent adopter la stratégie de sélection recombinante pour pyramider les gènes souhaitables, afin de conférer la tolérance au stress hydrique au maïs.

Les connaissances acquises au terme de cette étude, vont permettre d'approfondir la compréhension de la base génétique de la tolérance au stress hydrique et d'émettre certaines perspectives en vue d'améliorer la génétique de cette tolérance, ces dernières sont les suivantes :

- ✓ Une étude de l'expression des gènes candidats détectés, afin d'approfondir les connaissances relatives à la réponse au stress hydrique ;

Conclusion générale

- ✓ Sur la base des gènes considérés comme candidats et de leur fonction annotée, il serait recommandable de poursuivre la caractérisation de ce matériel végétal pour d'autres paramètres concernant la physiologie du stress. De plus, les associations trouvées entre les paramètres ainsi que les gènes candidats doivent être validés dans des études ultérieures ;
- ✓ Une étude sur la détection des régions génomiques et gènes candidats sous stress hydrique, en utilisant des populations naturelles se trouvant dans des milieux extrêmes, car elles peuvent constituer des sources d'allèles favorables avec des effets importants pour l'amélioration de la tolérance au stress hydrique du maïs.

Références bibliographiques

1. Abdel-Ghani A., Sanchez D., Kumar B., Lubberstedt T., (2016). Paper roll culture and assessment of maize root parameters. *Bio-Protocol*, 6(18):e1926. <https://doi.org/10.21769/BioPr otoc.1926>
2. Achakzai A., (2009). Effect of water stress on imbibition, germination and seedling growth of maize. *Sarhad J Agric* 25(2):165–172
3. Acquaah G., (2009). *Principles of Plant Genetics and Breeding*; John Wiley & Sons: Malden, MA, USA,
4. Agrama, H. A. S., Moussa, M. E. (1996). Mapping QTLs in breeding for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica*, 91(1), 89–97. <https://doi.org/10.1007/BF00035278>
5. Ahmed H.G.M., Sajjad M., Li M., Azmat M.A., Rizwan M., Maqsood R.H., Khan S.H., (2019). Selection criteria for drought-tolerant bread wheat genotypes at seedling stage. *Sustainability*, 11, 2584.
6. Ahsan M., Farooq A., Khaliq I., Ali Q., Aslam M., Kashif M., (2013). Inheritance of various yield contributing traits in maize (*Zea mays* L.) at low moisture condition. *Afr J Agr Res* 8: 413-420. <http://dx.doi.org/10.5897/AJAR13.004>.
7. Akinwale R. O., Awosanmi F. E., Ogunniyi O., Fadoju, A. O., (2017). Determinants of drought tolerance at seedling stage in early and extra-early maize hybrids. *Maydica*, 62(1): 9.
8. Ali Q., Ahsan M., Ali F., Muhammad S., Manzoor M., Khan N.H., Basra S.M.A., Mustafa H.S.B., (2013). Genetic advance, heritability, correlation, heterosis and heterobeltiosis for morphological traits of maize (*Zea mays* L). *Albanian Journal of Agricultural Science* 12: 689-698.
9. Alqudah A. M., Sallam A., Stephen Baenziger P., Börner, A. (2019). GWAS: Fast-forwarding gene identification and characterization in temperate Cereals: lessons from Barley – A review. *Journal of Advanced Research*, 22, 119–135. <https://doi.org/10.1016/j.jare.10.013>
10. Álvarez-Iglesias L., Roza-Delgado B. D. L., Reigosa M. J., Revilla P., Pedrol N., (2017). A simple, fast and accurate screening method to estimate maize (*Zea mays* L) tolerance to drought at early stages. *Maydica*, 62(3).
11. Álvarez-Iglesias L, Djemel A, Malvar RA, Gutiérrez J, Reyes R, Pedrol N, Revilla P., (2018). Variability and mechanisms of drought tolerance in maize populations from Honduras. *Maydica* 63 N. 2 Ms. 20
12. Andorf C. M., Cannon E. K., Portwood J. L., Gardiner J. M., Harper L. C., Schaeffer M. L., Lawrence-Dill C. J., (2015). *MaizeGDB update: new tools, data and interface for the maize*

- model organism database. *Nucleic Acids Research*, 44(D1), D1195–D1201. doi:10.1093/nar/gkv1007
13. Anjum S. A., Xie X., Wang L., Saleem M. F., Man C., Lei W., (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026–2032. <https://doi.org/10.5897/AJAR10.027>
 14. Antunes C., Pereira A. J., Fernandes P., Ramos M., Ascensão L., Correia O., Máguas C., (2018). Understanding plant drought resistance in a Mediterranean coastal sand dune ecosystem: Differences between native and exotic invasive species. *Journal of Plant Ecology*, 11(1), 26–38. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx014>
 15. Araus J.L., Serret M.D., Edmeades G.O., (2012). Phenotyping maize for adaptation to drought. *Front Physiol* 3:1–20
 16. Ariani A., Berny Mier y Teran J.C., Gepts P., (2016). Genome-wide identification of SNPs and copy number variation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) using genotyping-by-sequencing (GBS). *Molecular Breeding* **36**, 87. <https://doi.org/10.1007/s11032-016-0512-9>
 17. Arrones A., Vilanova S., Plazas M., Mangino G., Pascual L., Díez M. J., Gramazio P., (2020). The Dawn of the Age of Multi-Parent MAGIC Populations in Plant Breeding: Novel Powerful Next-Generation Resources for Genetic Analysis and Selection of Recombinant Elite Material. *Biology*, 9(8), 229. doi:10.3390/biology9080229
 18. Arruda M. P., Brown P., Brown-Guedira G., Krill A. M., Thurber C., Merrill K. R., Foresman B. J., Kolb F. L., (2016). Genome-Wide Association Mapping of Fusarium Head Blight Resistance in Wheat using Genotyping-by-Sequencing. *The Plant Genome*, 9(1). <https://doi.org/10.3835/plantgenome2015.04.0028>
 19. Ashraf M., Foolad M.R., (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*; 59(2): 206–16
 20. Aslam M., Maqbool M. A., Cengiz R., (2015). Effects of Drought on Maize. *Drought Stress in Maize (Zea Mays L.)*, 5–17. doi:10.1007/978-3-319-25442-5_2
 21. Avramova V., AbdElgawad H., Zhang Z., Fotschki B., Casadevall R., Vergauwen, L., Beemster, G. T. S., (2015). Drought Induces Distinct Growth Response, Protection, and Recovery Mechanisms in the Maize Leaf Growth Zone. *Plant Physiology*, 169(2), 1382–1396. doi:10.1104/pp.15.00276
 22. Avramova V., Nagel K. A., AbdElgawad H., Bustos D., DuPlessis M., Fiorani F., Beemster G. T. S., (2016). Screening for drought tolerance of maize hybrids by multi-scale analysis of root and shoot traits at the seedling stage. *Journal of Experimental Botany*, 67(8), 2453–2466. doi:10.1093/jxb/erw055

23. Aylor D.E., (2002) Settling speed of corn (*Zea mays*) pollen. *Journal of Aerosol Science*. 33:1599–1605
24. Aylor D.E., (2004) Survival of maize (*Zea mays*) pollen exposed in the atmosphere. *Agricultural and Forest Meteorology*; 123:125–133
25. Babic M., Andelkovic V., Drinic Mladenovic S., Konstantinov K., (2011). The conventional and contemporary technologies in maize (*Zea mays* L) breeding at Maize Research Institut Zemun Polje. *Maydica* 56:155–163
26. Badji A., Kwemoui D. B., Machida L., Okii D., Mwila N., Agbahoungba S., Kumi F., Ibanda A., Bararyenya A., Solemanegy M., Odong T. , Wasswa P. , Otim M., Asea G., Ochwo-Ssemakula M. , Talwana H. , Kyamanywa S., Rubaihayo P., (2020). Genetic Basis of Maize Resistance to Multiple Insect Pests: Integrated Genome-Wide Comparative Mapping and Candidate Gene Prioritization. *Genes*, 11(6), 689. doi:10.3390/genes11060689
27. Badr A., El-Shazly H. H., Tarawneh R. A., Börner, A., (2020). Screening for Drought Tolerance in Maize (*Zea mays* L.) Germplasm Using Germination and Seedling Traits under Simulated Drought Conditions. *Plants*, 9(5), 565. <https://doi.org/10.3390/plants9050565>
28. Bai L. P., Sui F. G., Ge T. D., Sun Z. H., Lu Y. Y., Zhou G. S., (2006). Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. *Pedosphere* 16:326–332
29. Balding D. J., (2006). A tutorial on statistical methods for population association studies. *Nature Reviews Genetics*, 7(10), 781–791. <https://doi.org/10.1038/nrg1916>
30. Bänziger M., Araus J.L., (2007). Recent Advances in Breeding Maize for Drought and Salinity Stress Tolerance. *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops*, 587–601. doi:10.1007/978-1-4020-5578-2_23
31. Bänziger M., Edmeades GO., Lafitte HR., (1999). Selection for drought tolerance increases maize yields across a range of nitrogen levels. *Crop Science*39:1035–1040
32. Bänziger M., Edmeades G.O., Beck D., Bellon M., (2000). Breeding for Drought and Nitrogen Stress Tolerance in Maize: From Theory to Practice; CIMMYT: Mexico, DF, USA, 2000; pp. 1–68.
33. Barrett J.C., Fry B., Maller J., Daly M.J., (2004). Haploview: Analysis and visualization of LD and haplotype maps. *Bioinformatics* , 21, 263–265
34. Barutçular C., Dizlek H., El-Sabagh A., Sahin T., EL-Sabagh M., Islam M.S., (2016). Nutritional quality of maize in response to drought stress during grain-filling stages in Mediterranean climate condition. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences*, 4, 644–652.

35. Bassetti P., Westgate M.E., (1993). Water deficit affects receptivity of maize silks. *Crop Science*, 33:279–282
36. Basu S., Ramegowda V., Kumar A., Pereira A., (2016). Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5(0), 1–10. <https://doi.org/10.12688/F1000RESEARCH.7678.1>
37. Battenfield S. D., Guzmán C., Gaynor R. C., Singh R. P., Peña R. J., Dreisigacker S., Fritz A. K., Poland, J. A., (2016). Genomic Selection for Processing and End-Use Quality Traits in the CIMMYT Spring Bread Wheat Breeding Program. *The Plant Genome*, 9(2). <https://doi.org/10.3835/plantgenome2016.01.0005>
38. Belknap J. K., Bennett B., Blankenhorn E. P., Blizard D. A., Bolivar V., Flaherty L., Flint J., Gershenfeld H., Gibson J. P., Gu J., Gu W., Lammert F., Lu L., Manly K. F., Matthews D. B., Medrano J. F., Mehrabian M., Mittleman G., Mock B. A., Settle S., (2003). The nature and identification of quantitative trait loci: a community's view. *Nature Reviews Genetics*, 4(November), 1–6.
39. Bell J., (2017). Corn growth stages and development. Texas A&M AgriLife Extension and Research Agronomist, Amarillo. USA
40. Benavente E., Giménez E., (2021). Modern approaches for the genetic improvement of rice, wheat and maize for abiotic constraints-related traits: A comparative overview. *Agronomy*, 11(2). <https://doi.org/10.3390/AGRONOMY11020376>
41. Benchikh-Lehocine M., Revilla P., Malvar RA., Djemel A., (2021). Response to selection for reduced anthesis-silking interval in four Algerian maize populations. *Agronomy*. 11(2):382.
42. Bennetzen J.L., Wang H., (2014). The contributions of transposable elements to the structure, function, and evolution of plant genomes. *The Annual Review of Plant Biology*, 65:505–530
43. Betran F.J., Beck D., Banziger M., Edmeades G.O., (2003). Genetic analysis of inbred and hybrid grain yield under stress and nonstress environments in tropical maize. *Crop Science* 43:807–817
44. Blum A., (2005). Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*; 56(11): 1159–1168
45. Blum, A., Ebercon, A. (1981) Cell Membrane Stability as a Measure of Drought and Heat Tolerance in Wheat. *Crop Science*, 21, 43-47 <https://doi.org/10.2135/cropsci1981.0011183X002100010013x>
46. Bohn M., Khairallah M. M., Jiang C., González-de-León D., Hoisington D. A., Utz, H. F., Melchinger A. E., (1997). QTL Mapping in Tropical Maize: II. Comparison of Genomic Regions for Resistance to *Diatraea* spp. *Crop Science*, 37(6), 1892–1902. [doi:10.2135/cropsci1997.0011183x0](https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183x0)

47. Bolaños J., Edmeades GO., (1993). Eight cycles of selection for water stress tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain yield, biomass and radiation utilization. *Field Crops Research*, 31:233–252
48. Bolaños J., Edmeades GO., (1996). The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Research*, 48:65–80
49. Borrego E., Kolomiets M., (2016). Synthesis and Functions of Jasmonates in Maize. *Plants*, 5(4), 41. doi:10.3390/plants5040041
50. Boyer J. S., (1982). Plant productivity and environment. *Science*, 218, 443–448. <https://doi.org/10.1126/science.218.4571.443>
51. Boyer J. S., Byrne P., Cassman K.G., Cooper M., Delmer D., Greene T., Gruis F., Habben J., Hausmann N., Kenny N., Lafitte R., Paszkiewicz S., Porter D., Schlegel A., Schussler J., Setter T., Shanahan J., Sharp R.E., Vyn T.J., Warner D., Gaffney J., (2013). The US drought of 2012 in perspective: a call to action. *Global Food Security*, 2: 139-143
52. Bradbury P. J., Zhang Z., Kroon D.E., Casstevens T.M., Ramdoss Y., Buckler E.S., (2007). TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*, 23, 2633–2635.
53. Bray E.A., Bailey-Serres J., Weretilnyk E., (2000). Responses to abiotic stresses. In: Gruissem W., Buchannan B., Jones R., (eds) *Biochemistry and molecular biology of plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, pp 1158–1249
54. Bruce W. B., Edmeades G. O., Barker T. C., (2002). Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 53(366), 13–25. <https://doi.org/10.1093/jxb/53.366.13>
55. Buckler E. S., Holland J. B., Bradbury P. J., Acharya C. B., Brown P. J., Browne C., Ersoz E., Flint-Garcia S., Garcia A., Glaubitz J. C., Goodman M. M., Harjes C., Guill K., Kroon D. E., Larsson S., Lepak N. K., Li H., Mitchell S. E., Pressoir G., McMullen M. D., (2009). The genetic architecture of maize flowering time. *Science*, 325(5941), 714–718. <https://doi.org/10.1126/science.1174276>
56. Bukowski R., Guo X., Lu Y., Zou C., He B., Rong Z., Wang B., Xu D., Yang B., Xie C., Fan L., Gao S., Xu X., Zhang G., Li Y., Jiao Y., Doebley J. F., Ross-Ibarra J., Lorant A., Xu Y., (2018). Construction of the third-generation *Zea mays* haplotype map. *Giga Science*, 7(4), 1–12. <https://doi.org/10.1093/gigascience/gix134>
57. Butrón A., Tarrío R., Revilla P., Malvar R. A., Ordás A., (2003). Molecular evaluation of two methods for developing maize synthetic varieties. *Molecular Breeding*, 12(4), 329–333. doi:10.1023/b:molb.0000006718.11324.4f

58. Butrón A., Santiago R., Cao A., Samayoa L.F., Malvar R.A., (2019). QTLs for resistance to fusarium ear rot in a multiparent advanced generation intercross (MAGIC) maize population. *Plant Disease*, 103, 897–904.
59. Cai H., Chen F., Mi G., Zhang F., Maurer HP., Liu W., Reif JC., Yuan L., (2012). Mapping QTLs for root system architecture of maize (*Zea mays* L.) in the field at different developmental stages. *Theoretical and Applied Genetics*, 125(6):1313–1324
60. Cao L.Z.X., Wenjuan B.X.P., (2004). Discuss on evaluating method to drought-resistance of maize in seedling stage. *Journal of Maize Sciences*, 12, 73–75.
61. Carlson C. H., Gouker F. E., Crowell C. R., Evans L., DiFazio S. P., Smart C. D., Smart L. B., (2019). Joint linkage and association mapping of complex traits in shrub willow (*Salix purpurea* L.). *Annals of Botany*, 124(4), 701–715. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz047>
62. Castilhos G., Lazzarotto F., Spagnolo-Fonini L., Bodanese-Zanettini M.H., Margis-Pinheiro M., (2014). Possible roles of basic helix-loop-helix transcription factors in adaptation to drought. *Plant Sci. Elsevier Ireland Ltd*; 223: 1–7. doi: 10.1016/journal of plant science.02.010 PMID: 24767109
63. Castorina G., Domergue F., Chiara M., Zilio M., Persico M., Ricciardi V., Horner D. S., Consonni G., (2020). Drought-Responsive ZmFDL1/MYB94 regulates cuticle biosynthesis and cuticle dependent leaf permeability1. In *Plant Physiology* (Vol. 184, Issue 1). <https://doi.org/10.1104/PP.20.00322>
64. Cavanagh C., Morell M., Mackay I., Powell W., (2008). From mutations to MAGIC: resources for gene discovery, validation and delivery in crop plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(2), 215–221. <https://doi.org/10.1016/j>.
65. Chai M., Guo Z., Shi X., Li Y., Tang J., Zhang Z., (2019). Dissecting the Regulatory Network of Leaf Premature Senescence in Maize (*Zea mays* L.) Using Transcriptome Analysis of ZmELS5 Mutant. *Genes*, 10(11), 944. doi:10.3390/genes10110944
66. Chai W., Peng X., Liu B., Wang J., Zhu Z., Liu Y., Zhao K., Cheng B., Si W., Jiang H., (2018). Comparative genomics, whole-genome re-sequencing and expression profile analysis of nucleobase:Cation symporter 2 (NCS2) genes in maize. *Frontiers in Plant Science*, 9(June), 1–17. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00856>
67. Chaves M.M., Oliveira M.M., (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*; 55(407): 2365–84
68. Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C., (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103:551–560

69. Chen J.P., Xu W.W., Velten J., Xin Z.G., Stout J., (2012). Characterization of maize inbred lines for drought and heat tolerance. *The Journal of Soil and Water Conservation*, 67:354–364
70. Chen X., Wang Y., Lv B., Li J., Luo L., Lu S., Ming F., (2014). The NAC Family Transcription Factor OsNAP Confers Abiotic Stress Response Through the ABA Pathway. *Plant and Cell Physiology*, 55(3), 604–619. doi:10.1093/pcp/pct204
71. Chen Q., Song J., Du W. P., Xu L. Y., Jiang Y., Zhang J., Xiang X. L., Yu G. R., (2017). Identification, mapping, and molecular marker development for Rgsr8.1: A new quantitative trait locus conferring resistance to Gibberella stalk rot in maize (*Zea mays* L.). *Frontiers in Plant Science*, 8(August), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01355>
72. Chen Z., Liu Y., Yin Y., Liu Q., Li N., Li X., He W., Hao D., Liu X., Guo C., (2019). Expression of AtGA2ox1 enhances drought tolerance in maize. *Plant Growth Regulation*, 89(2), 203–215. <https://doi.org/10.1007/s10725-019-00526-x>
73. Chesler E. J., Lu L., Wang J., Williams R. W., Manly K. F., (2004). WebQTL: Rapid exploratory analysis of gene expression and genetic networks for brain and behavior. *Nature Neuroscience*, 7(5), 485–486. <https://doi.org/10.1038/nn0504-485>
74. Chibane N., Caicedo M., Martinez S., Revilla P., Ordas B., (2021). Relationship between delayed leaf senescence (Stay-green) and agronomic and physiological characters in maize (*Zea mays* L.) *Agronomy* 11(2):276. <https://doi.org/10.3390/agronomy11020276>
75. Chimenti C. A., Marcantonio M., Hall A. J., (2006). Divergent selection for osmotic adjustment results in improved drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) in both early growth and flowering phases. *Field Crops Research*, 95(2–3), 305–315. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.04.003>
76. Chloupek O., Dostál V., Středa T., Psota V., Dvořáčková O., (2010). Drought tolerance of barley varieties in relation to their root system size. *Plant Breeding*, 129, 630–636.
77. Choe S. (1999). The Arabidopsis dw f 7/ste1 Mutant Is Defective in the Delta7 Sterol C-5 Desaturation Step Leading to Brassinosteroid Biosynthesis. *The plant cell online*, 11(2), 207–222. doi:10.1105/tpc.11.2.207
78. Chorianopoulou SN, Sigalas PP, Tsoutsoura N, et al. Regulation of sulfur homeostasis in mycorrhizal maize plants grown in a Fe-limited environment. *International Journal of Molecular Science*. 2020;21(9):1–15.
79. Cook E.R., Seager R., Cane M.A., Stahle D.W., (2007). North American drought: reconstructions, causes, and consequences. *Earth Science Reviews* 81:93–134. doi:10.1016/j.earscirev.2006.12.002
80. Cook J. P., McMullen M. D., Holland J. B., Tian F., Bradbury P., Ross-Ibarra J., Buckler E. S., Flint-Garcia S. A., (2012). Genetic architecture of maize kernel composition in the nested

- association mapping and inbred association panels. *Plant Physiology*, 158(2), 824–834. <https://doi.org/10.1104/pp.111.185033>
81. Cooper J. S., Rice B. R., Shenstone E. M., Lipka A. E., Jamann T. M. (2019). Genome-Wide Analysis and Prediction of Resistance to Goss's Wilt in Maize. *The Plant Genome*, 12(2), 180045. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2018.06.0045>
82. Daryanto S.; Wang L.; Jacinthe P.A. (2016). Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. *PLoS ONE*, 11, e0156362.
83. Dass S., Arora P., Kumari M., Pal D., (2001). Morphological traits determining drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Indian. J Agric Res* 35(3):190–193
84. Davey J. W., Hohenlohe P.A., Etter P.D., Boon J.K., Catche J.M., Blaxter M.L., (2011). Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. *Nature Reviews Genetics* 12, 499–510. <https://doi.org/10.1038/nrg3012>
85. De Resende M. D. V., Silva F. F., Resende M. F. R., Azevedo C. F., (2014). Genome-Wide Association Studies (GWAS). In *Biotechnology and Plant Breeding: Applications and Approaches for Developing Improved Cultivars* (Issue 1d). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-418672-9.00004-0>
86. Deikman J., Petracek, M., Heard J. E. (2012). Drought tolerance through biotechnology: Improving translation from the laboratory to farmers' fields. *Current Opinion in Biotechnology*, 23(2), 243–250. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2011.11.003>
87. Djemel A., Cherchali F.Z., Benchikh Le-Hocine M., Malvar R.A., Revilla P., (2018a). Assessment of drought tolerance among Algerian maize populations from oases of the Sahara. *Euphytica* 214 N 8 Ms. UNSP 149. <https://doi.org/10.1007/s10681-018-2225-0>
88. Djemel A., Álvarez-Iglesias L., Pedrol N., López-Malvar A., Ordás A., Revilla P. (2018b). Identification of drought tolerant populations at multi-stage growth phases in temperate maize germplasm. *Euphytica*, 214(8):1-18. doi:10.1007/s10681-018-2223-2
89. Djemel A., Álvarez-Iglesias L., Santiago R., Malvar RA., Pedrol N., Revilla P., (2019). Algerian maize populations from the Sahara desert as potential sources of drought tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum* 41:12. DOI <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2806-0>
90. Doebley J.F., (2004). The genetics of maize evolution. *Annual review of genetics*. 2004;38:37–59
91. Dong A., Yang Y., Liu S., Zenda T., Liu X., Wang Y., Li J., Duan H., (2020). Comparative proteomics analysis of two maize hybrids revealed drought-stress tolerance mechanisms. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*, 34: 1, 763–780. <https://doi.org/10.1080/13102818.2020.1805015>

92. Du Plessis J., (2003) Maize production. Directorate agricultural information services, department of agriculture in cooperation with ARC-Grain Crops Institute
93. Du, X., Fang, T., Liu, Y., Wang, M., Zang, M., Huang, L., Zhen S., Zhang J., Shi Z., Wang G., Fu J., Liu, Y. (2020). Global profiling of N⁶-methyladenosine methylation in maize callus induction. *The Plant Genome*. doi:10.1002/tpg2.20018
94. Edmeades G. O., (2013). Progress in Achieving and Delivering Drought Tolerance in Maize - An Update by. The International Service for the Acquisition of Agri-Biotech Applications, 1–44. <http://www.isaaa.org>
95. Edmeades G. O., (2008). Drought Tolerance in Maize: An Emerging Reality. A Feature In James, Clive. *Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2008*. ISAAA Brief No. 39. ISAAA: Ithaca, NY.
96. Elbasyoni I. S., Lorenz A. J., Guttieri M., Frels K., Baenziger P. S., Poland J., Akhunov E., (2018). A comparison between genotyping-by-sequencing and array-based scoring of SNPs for genomic prediction accuracy in winter wheat. *Plant Science*, 270, 123–130. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.02.019>
97. Elings A. (2000). Estimation of leaf area in tropical maize. *Agronomy Journal*. 92 : 436 - 444.
98. Elshire R. J., Glaubitz J. C., Sun Q., Poland J. A., Kawamoto K., Buckler E. S., Mitchell S. E., (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE*, 6(5), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
99. Eltaher S., Sallam A., Belamkar V., Emara H. A., Nower A. A., Salem K. F. M., Poland J., Baenziger P. S., (2018). Genetic diversity and population structure of F3:6 Nebraska Winter wheat genotypes using genotyping-by-sequencing. *Frontiers in Genetics*, 9(MAR), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00076>
100. Endelman J.B., Jannink J.-L., (2012). Shrinkage estimation of the realized relationship matrix. *G3 Genes Genomes Genetics*, 2, 1405–1413.
101. FAOSTAT.2020. <https://www.fao.org/statistics/fr/2020>.
102. FAOSTAT.2022. <https://www.fao.org/statistics/fr/2022>.
103. Farfan I.D., De La Fuente G.N., Murray S.C., Isakeit T., Huang P.C., Warburton M., Williams P., Windham G.L., Kolomiets M., (2015). Genome wide association study for drought, aflatoxin resistance, and important agronomic traits of maize hybrids in the sub-tropics. *PLoS One* 10(2):e0117737. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117737>
104. Federer, W. T., (1956). Augmented (or hoonuiaku) designs. *Hawaiian Planets' Record* 55:195-208.

105. Federer W.T., Raghavarao D., (1975). On augmented designs. *Biometrics*, 31 : 29-35.
<https://doi.org/10.2307/2529707>
106. Feng H.Y., Wang Z.M., Kong F.N., Zhang M.J., Zhou S.L., (2011). Roles of carbohydrate supply and ethylene, polyamines in maize kernel set. *Journal of Integrative Plant Biology*, 53:388–398
107. Fisher M., Tsedeke Abate Y., Lunduka R.W., Asnake W., Alemayehu Y., Madulu R.B., (2015). Drought tolerant maize for farmer adaptation to drought in sub-Saharan Africa: determinants of adoption in eastern and southern Africa. *Climate Change*, 133:283–299
108. Flint-Garcia S.A., Jampatong C., Darrah L.L., McMullen M.D., (2003). Quantitative trait locus analysis of stalk strength in four maize populations. *Crop Science*, 43:13–22.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1300a>
109. Flint-Garcia S. A., Thuillet A. C., Yu J., Pressoir G., Romero S. M., Mitchell S. E., Doebley J., Kresovich S., Goodman M. M., Buckler E. S., (2005). Maize association population: A high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *Plant Journal*, 44(6), 1054–1064. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02591.x>
110. Forestan C., Farinati S., Zambelli F., Pavese G., Rossi V., Varotto S., (2019). Epigenetic signatures of stress adaptation and flowering regulation in response to extended drought and recovery in *Zea mays*. *Plant, Cell & Environment*. doi:10.1111/pce.13660
111. Fox A. R., Scochera F., Laloux T., Filik K., Degand H., Morsomme P., Alleva K., Chaumont F., (2020). Plasma membrane aquaporins interact with the endoplasmic reticulum resident VAP27 proteins at ER–PM contact sites and endocytic structures. *New Phytologist* 228 (3):973-988. <https://doi.org/10.1111/nph.16743>
112. Frey F. P., Pitz M., Schön C.-C., Hochholdinger F., (2020). Transcriptomic diversity in seedling roots of European flint maize in response to cold. *BMC Genomics*, 21(1). doi:10.1186/s12864-020-6682-1
113. Frolov A., Bilova T., Paudel G., Berger R., Balcke G. U., Birkemeyer C., Wessjohann L. A., (2017). Early responses of mature *Arabidopsis thaliana* plants to reduced water potential in the agar-based polyethylene glycol infusion drought model. *Journal of Plant Physiology*, 208, 70–83. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.09.013>
114. Fu H., Dooner HK., Intraspecific violation of genetic colinearity and its implications in maize. (2002). *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, 99:9573-9578.
115. Fukao T., Xu K., Ronald PC., Bailey-Serres J., (2006). A Variable Cluster of Ethylene Response Factor-Like Genes Regulates Metabolic and Developmental Acclimation Responses to Submergence in Rice. *The Plant Cell Online*, 18(8), 2021–2034. doi:10.1105/tpc.106.043000

116. Gao Y., Lynch J. P., (2016). Reduced crown root number improves water acquisition under water deficit stress in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany*, 67(15), 4545–4557. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw243>
117. Gao X., Becker L. C., Becker D. M., Starmer J. D., Province M. A., (2010). Avoiding the high Bonferroni penalty in genome-wide association studies. *Genetic Epidemiology*, n/a–n/a. doi:10.1002/gepi.20430
118. Gardiner L. J., Bansept-Basler, P., El-Soda M., Hall A., O’Sullivan D. M., (2020). A framework for gene mapping in wheat demonstrated using the Yr7 yellow rust resistance gene. *PLoS ONE*, 15(4), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231157>
119. Ge L.F., Chao D.Y., Shi M., Zhu M.Z., Gao J.P., Lin H.X., (2008). Overexpression of the trehalose-6-phosphate phosphatase gene *OstTPP1* confers stress tolerance in rice and results in the activation of stress responsive genes. *Planta*, 228(1), 191–201. doi:10.1007/s00425-008-0729-x
120. Gharoobi B., Ghorbani M., Nezhad MG., (2012). Effects of different levels of osmotic potential on germination percentage and germination rate of barley, corn and canola. *Iran J Plant Physiology*, 2 (2):413–417
121. Gill S. S., Tuteja N., (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12), 909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
122. Giuliani S., Sanguineti M.C., Tuberosa R., Bellotti M., Salvi S., Landi P., (2005). Root-ABA1, a major constitutive QTL, affects maize root architecture and leaf ABA concentration at different water regimes. *Journal of Experimental Botany*, 56, 3061–3070.
123. Glaubitz J. C., Casstevens T. M., Lu F., Harriman J., Elshire R. J., Sun Q., Buckler E. S., (2014). TASSEL-GBS: A high capacity genotyping by sequencing analysis pipeline. *PLoS ONE*, 9(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090346>
124. Glowinski A., Flint-Garcia S., (2018). *Germplasm Resources for Mapping Quantitative Traits in Maize*. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-97427-9_10
125. Gomez-Roldan V., Fermas S., Brewer P. B., Puech-Pagès V., Dun E. A., Pillot J.P., Rochange S. F., (2008). Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455(7210), 189–194. doi:10.1038/nature07271
126. Gonçalves B. X., Lima-Melo Y., Maraschin F., Dos S., Margis-Pinheiro M., (2020). Phosphate starvation responses in crop roots: from well-known players to novel candidates. *Environmental and Experimental Botany*, 178: 104162. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104162>

127. Gore M. A., Chia J. M., Elshire R. J., Sun Q., Ersoz E. S., Hurwitz B. L., Peiffer J. A., McMullen M. D., Grills G. S., Ross-Ibarra J., Ware D. H., Buckler E. S., (2009). A first-generation haplotype map of maize. *Science*, 326(5956), 1115–1117. <https://doi.org/10.1126/science.1177837>
128. Gouesnard B., Negro S., Laffray A., Glaubitz J., Melchinger A., Revilla P., Moreno-Gonzalez J., Madur D., Combes V., Tollon-Cordet C., Laborde J., Kermarrec D., Bauland C., Moreau L., Charcosset A., Nicolas S., (2017). Genotyping-by-sequencing highlights original diversity patterns within a European collection of 1191 maize flint lines, as compared to the maize USDA genebank. *Theoretical and Applied Genetics*, 130(10), 2165–2189. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2949-6>
129. Gowda M., Das B., Makumbi D., Babu R., Semagn K., Mahuku G., Prasanna, B. M., (2015). Genome-wide association and genomic prediction of resistance to maize lethal necrosis disease in tropical maize germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*, 128(10), 1957–1968. doi:10.1007/s00122-015-2559-0
130. Granier C., Inze D., Tardieu F., (2000). Spatial distribution of cell division rate can be deduced from that of p34cdc2 kinase activity in maize leaves grown at contrasting temperatures and soil water conditions. *Plant Physiology*, 124, 1393–1402. doi: 10.1104/pp.124.3.1393
131. Griffiths M., Roy S., Guo H., Seethepalli A., Huhman D., Ge Y., Sharp R.E., Fritschi F.B., York L. M., (2020). A multiple ion-uptake phenotyping platform reveals shared mechanisms affecting nutrient uptake by roots. *Plant Physiology*, 185(3), 781–795. doi:10.1093/plphys/kiab080
132. Grzesiak M.T., Waligorski P., Janowiak F., Marcinska I., Hura K., Szczyrek P., Głab T., (2013). The relations between drought susceptibility index based on grain yield (DSI GY) and key physiological seedling traits in maize and triticale genotypes. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35:549–563. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1097-5>
133. Gumber H. K., McKenna J. F., Estrada A. L., Tolmie A. F., Graumann K., Bass H. W., (2019). Identification and characterization of genes encoding the nuclear envelope LINC complex in the monocot species *Zea mays*. *Journal of Cell Science*, 132 (3): jcs221390. <https://doi.org/10.1242/jcs.221390>
134. Guo X., Liu D., Chong K., (2018). Cold signaling in plants: Insights into mechanisms and regulation. *Journal of Integrative Plant Biology*. doi:10.1111/jipb.12706
135. Gupta P. K., Rustgi S., Kulwal P. L., (2005). Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: Present status and future prospects. *Plant Molecular Biology*, 57(4), 461–485. <https://doi.org/10.1007/s11103-005-0257-z>

136. Gupta P. K., Balyan S. B., Gahlaut V., (2017). QTL analysis for drought tolerance in wheat: present status and future possibilities. *Agronomy* 7:5. doi: 10.3390/agronomy7010005
137. Gupta A., Rico-Medina A., Caño-Delgado A. I., (2020). The physiology of plant responses to drought. *Science*, 368(6488), 266–269. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7614>
138. Gutierrez-rodriguez M., Miguel-Chavez S., Iarque-Saavedra A., (1998). Physiological aspects in Tuxpeno maize with improved drought tolerance. *Maydica* 43:137–141
139. Hagemeyer C., (2018). Transcriptome analysis of flood-induced hypoxia in maize (*Zea mays*) seedling shoots.
140. Hao Z., Li X., Liu X., Xie C., Li M., Zhang D., Zhang S., (2010). Meta-analysis of constitutive and adaptive QTL for drought tolerance in maize. *Euphytica*, 174(2), 165–177. doi:10.1007/s10681-009-0091-5
141. Hao Z., Liu X., Li X., Xie C., Li M., Zhang D., Zhang S., Xu Y., (2009). Identification of quantitative trait loci for drought tolerance at seedling stage by screening a large number of introgression lines in maize. *Plant Breeding*, 128(4), 337–341. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2009.01642.x>
142. Harrison M. T., Tardieu F., Dong Z., Messina C. D., Hammer G. L., (2014). Characterizing drought stress and trait influence on maize yield under current and future conditions. *Global Change Biology*, 20(3), 867–878. <https://doi.org/10.1111/gcb.12381>
143. Hassan M., Qayyum A., Razzaq A., Ahmad M., Mahmood I., Ullah Khan S., Bibi Y., Jenks M.A., (2013). Evaluation of maize cultivars for drought tolerance based on physiological traits associated with cell wall plasticity. *Wulfenia Journal*. 63(7):466-478.
144. Haswell E. S., Verslues P. E., (2015). The ongoing search for the molecular basis of plant osmosensing. *Journal of General Physiology*, 145(5), 389–394. <https://doi.org/10.1085/jgp.201411295>
145. He X., Chen Z., Wang J., Li W., Zhao J., Wu J., Chen X., (2015). A sucrose:fructan-6-fructosyltransferase (6-SFT) gene from *Psathyrostachys huashanica* confers abiotic stress tolerance in tobacco. *Genes*, 570(2), 239–247. doi:10.1016/j.gene.2015.06.023
146. Herrero M.P., Johnson R.R., (1981). Drought stress and its effects on maize reproduction system. *Crop Science*, 21:105–110
147. Hirschhorn J. N., Daly M. J., (2005). Genome-wide association studies for common diseases and complex traits. *Nature Reviews Genetics*, 6(2), 95–108. <https://doi.org/10.1038/nrg1521>
148. Hochholdinger F., Yu P., Marcon C., (2018). Genetic Control of Root System Development in Maize. *Trends Plant Sciences*, 23, 79–88, doi:10.1016/j.tplants.2017.10.004.

149. Holland J.B., (2006). Estimating genotypic correlations and their standard errors using multivariate restricted maximum likelihood estimation with SAS Proc MIXED. *Crop Science*, 46:642–654. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0191>
150. Holland J.B., Nyquist W.E., Cervantes-Martínez C.T., (2003) Estimated and interpreting heritability for plant breeding: An update. *Plant Breeding Reviews*. 22:9– 122
151. Hollmann J., Gregersen P.L., Krupinska K., (2014). Identification of predominant genes involved in regulation and execution of senescence-associated nitrogen remobilization in flag leaves of field grown barley. *Journal of Experimental Botany*, 65, 3963–3973.
152. Horvath D.P., Clay, S.A., Bruggeman J.V., Anderson W.S., Yeater C.K., 2019. Varying weed densities alter the corn transcriptome, highlighting a core set of weed-induced genes and processes with potential for manipulating weed tolerance. *Plant Genome* 12:190035. doi: 10.3835/plantgenome2019.05.0035
153. Hu J., Ren B., Dong S., Liu P., Zhao B., Zhang J., (2020). Comparative proteomic analysis reveals that exogenous 6-benzyladenine (6-BA) improves the defense system activity of waterlogged summer maize. *BMC Plant Biology*, 20(1), 1–19. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-2261-5>
154. Infoclimat.2019. <https://www.infoclimat.fr/2019>.
155. Imai A., Nonaka K., Kuniga T., Yoshioka T., Hayashi T., (2018). Genome-wide association mapping of fruit-quality traits using genotyping-by-sequencing approach in citrus landraces, modern cultivars, and breeding lines in Japan. *Tree Genetics and Genomes*, 14(2). <https://doi.org/10.1007/s11295-018-1238-0>
156. Iqbal K., Azhar F.M, Khan I.A., Ehssen U., (2011). Variability for drought tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum*) and its genetic basis. *International Journal of Agricultural Biology*, 13: 61–66
157. Jagtap A. B., Vikal Y., Johal G. S., (2020). Genome-wide development and validation of cost-effective KASP marker assays for genetic dissection of heat stress tolerance in maize. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(19), 1–21. <https://doi.org/10.3390/ijms21197386>
158. Jaleel C.A., Manivannan P., Wahid A., Farooq M., Al-Juburi J., Somasundaram R., Panneerselvam R., (2009). Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. *Int. J. Agric. Biol.*, 11, 7.
159. Jiménez-Galindo J.C., Ordás B., Butrón A., Samayoa L.F., Malvar R.A., (2017). QTL Mapping for Yield and Resistance against Mediterranean Corn Borer in Maize. *Frontiers in Plant Sciences*, 8:698. doi: 10.3389/fpls.2017.00698

160. Jiménez-Galindo J. C., Malvar R. A., Butrón A., Santiago R., Samayoa L. F., Caicedo M., Ordás B., (2019). Mapping of resistance to corn borers in a MAGIC population of maize. *BMC Plant Biology*, 19(1), 1–17. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2052-z>
161. Joshi R., Wani S. H., Singh B., Bohra A., Dar Z. A., Lone A. A., Pareek A., Singla-Pareek S. L., (2016). Transcription factors and plants response to drought stress: Current understanding and future directions. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01029>
162. Ju C., Zhang W., Liu Y., Gao Y., Wang X., Yan J., Li J., (2018). Genetic analysis of seedling root traits reveals the association of root trait with other agronomic traits in maize. *BMC Plant Biology*, 18(1): 1-15. doi:10.1186/s12870-018-1383-5
163. Kahler A. L., Kahler J. L., Thompson S. A., Ferriss R. S., Jones E. S., Nelson B. K., Smith S., (2010). North American Study on Essential Derivation in Maize: II. Selection and Evaluation of a Panel of Simple Sequence Repeat Loci. *Crop Science*, 50(2), 486. doi:10.2135/cropsci2009.03.0121
164. Kakumanu A., Ambavaram M.M.R., Klumas C., Krishnan A., Batlang U., Myers E., Grene R., Pereira A., (2012). Effects of drought on gene expression in maize reproductive and leaf meristem tissue revealed by RNA-Seq. *Plant Physiology*, 160:846–867
165. Kar R. K., (2011). Plant responses to water stress: Role of reactive oxygen species. *Plant Signaling and Behavior*, 6(11), 1741–1745. <https://doi.org/10.4161/psb.6.11.17729>
166. Kaydan D., Yagmur M., (2008). Germination, seedling growth and relative water content of shoot in different seed sizes of triticale under osmotic stress of water and NaCl. *African Journal of Biotechnology*., 16, 2862–2868.
167. Khan M.B., Hussain N., Iqbal M., (2001). Effect of water stress on growth and yield components of maize variety YHS 202. *J Res (Sci)* 12:15–18
168. Khan N. H., Ahsan M., Naveed M., Sadaqat H. A., Javed I., (2016). Genetics of drought tolerance at seedling and maturity stages in *Zea mays* L. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 14(3): e0705e0705. <https://doi.org/10.5424/sjar/2016143-8505>
169. Khan S.U., Zheng Y., Chachar Z., Zhang X., Zhou G., Zong N., Leng P., Zhao J., (2022). Dissection of Maize Drought Tolerance at the Flowering Stage Using Genome-Wide Association Studies. *Genes*, 13, 4 :564. <https://doi.org/10.3390/genes13040564>
170. Khayatnezhad M., Hasanuzzaman M., Gholamin R., (2011). Assessment of yield and yield components and drought tolerance at end-of season drought condition on corn hybrids (*Zea mays* L.). *Australian Journal of Crop Science*, 5: 1493-1500.

171. Khodarahmpour Z., (2011). Effect of drought stress induced by polyethylene glycol (PEG) on germination indices in corn (*Zea mays* L.) hybrids. *African Journal of Biotechnology*, 10(79):18222–18227
172. Kim N. S., Park N. I., Kim S. H., Kim S. T., Han S. S., Kang K. Y., (2000). Isolation of TC/AG repeat microsatellite sequences for fingerprinting rice blast fungus and their possible horizontal transfer to plant species. *Molecules and Cells*, 10(2), 127–134. <https://doi.org/10.1007/s10059-000-0127-0>
173. Kover P. X., Valdar W., Trakalo J., Scarcelli N., Ehrenreich I. M., Michael D., Durrant C., Mott R., (2009). A Multiparent Advanced Generation Inter-Cross to Fine- Map Quantitative Traits in *Arabidopsis thaliana*. 5(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000551>
174. Kuijken R.C., Van Eeuwijk F.A., Marcelis L.F., Bouwmeester H.J., (2015). Root phenotyping: From component trait in the lab to breeding. *Journal of Experimental Botany*, 66, 5389–5401, doi:10.1093/jxb/erv239.
175. Kuki M. C., Pinto R. J. B., Bertagna F. A. B., Tessmann D. J., Teixeira do Amaral A., Scapim C. A., Holland J. B., (2020). Association Mapping and Genomic Prediction for Ear Rot Disease Caused by *Fusarium verticillioides* in a Tropical Maize Germplasm. *Crop Science*. doi:10.1002/csc2.20272
176. Kumar J., Pratap A., Solanki R.K0, Gupta D.S., Goyal A., Chaturvedi S.K., Nadarajan N., Kumar S., (2012). Genomic resources for improving food legume crops. *Journal of Agricultural Sciences.*;150 (3):289–318.
177. Kump K. L., Bradbury P. J., Wisser R. J., Buckler E. S., Belcher A. R., Oropeza-Rosas M. A., Zwonitzer J. C., Kresovich S., McMullen M. D., Ware D., Balint-Kurti P. J., Holland J. B., (2011). Genome-wide association study of quantitative resistance to southern leaf blight in the maize nested association mapping population. *Nature Genetics*, 43(2), 163–168. <https://doi.org/10.1038/ng.747>
178. Kumpatla S.P., Buyyarapu R., Abdurakhmonov I.Y., Mammadov J.A., (2012). Genomics-assisted plant breeding in the 21st century: Technological advances and progress. In *Plant Breeding*; Abdurakhmonov, I., Ed.; Intechopen: London, UK,; pp. 131–184.
179. Landi P., Sanguineti M.C., Liu C., Li Y., Wang T.Y., Giuliani S., Bellotti M., Salvi S., Tuberosa R., (2007). Root-ABA1 QTL affects root lodging, grain yield, and other agronomic traits in maize grown under well-watered and water-stressed conditions. *Journal of Experimental Botany* 58, 319–326.
180. Langridge P., (2019). Innovation in breeding and biotechnology. In *Agriculture and Food Systems to 2050. Global Trends, Challenges and Opportunities*; Serraj, R., Pingali, P.L., Eds.; World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd.: Singapore,; pp. 245–284.

181. Lawlor D.W., Cornic G., (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25:275–294
182. Leng P., Ouzunova M., Landbeck M., Wenzel G., Eder J., Darnhofer B., Lübberstedt T., (2018). Quantitative trait loci mapping of forage agronomic traits in six mapping populations derived from European elite maize germplasm. *Plant Breeding*, 137, 370–378.
183. Li H., Yang X., Lu M., Chen J., Shi T., (2020). Gene expression and evolution of Family-1 UDP-glycosyltransferases—insights from an aquatic flowering plant (sacred lotus). *Aquatic Botany*, 166, 103270. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103270>
184. Li H., Wang S., Li B., Tong Y., Yang X., Li Z., (2006). Comparative study on physiological traits related with grain filling and photosynthesis of flag leaf in early aging and normal near-isogenic lines of common wheat. *Acta Agronomica Sinica*. 32, 1642–1648.
185. Li H., Wang X.J., Hu F.Q., Ma Y.J., Wu Q., Wang Z.F., Liu C.L., (2017). Genetic and quantitative trait locus analysis of cell wall components and forage digestibility in the Zheng 58 × HD568 maize RIL population at anthesis stage, *Frontiers. Plant Science*. 8 ;1472.
186. Li C., Li Y., Sun B., Peng B., Liu C., Liu Z., Yang Z., Li Q., Tan W., Zhang Y., Wang D., Shi Y., Song Y., Wang T., Li Y., (2013). Quantitative trait loci mapping for yield components and kernel-related traits in multiple connected RIL populations in maize. *Euphytica*, 193(3), 303–316. doi:10.1007/s10681-013-0901-7
187. Li H., Peng Z., Yang X., Wang W., Fu J., Wang J., Han Y., Chai Y., Guo T., Yang N., Liu J., Warburton M. L., Cheng Y., Hao X., Zhang P., Zhao J., Liu Y., Wang G., Li J., Yan J., (2013). Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels. *Nature Genetics*, 45(1), 43–50. <https://doi.org/10.1038/ng.2484>
188. Li J., Ji L., (2005). Adjusting multiple testing in multilocus analyses using the eigenvalues of a correlation matrix. *Heredity*, 95, 221–227
189. Li P. Zhang Y. Yin S. Zhu P., Pan T., Xu Y., Wang J., Hao D., Fang H., Xu C., Yang Z., (2018). QTL-by-environment interaction in the response of maize root and shoot traits to different water regimes. *Frontiers in Plant Science*, 9(February), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00229>
190. Li X., Mu C., Lin J., (2014). The germination and seedlings growth response of wheat and corn to drought and low temperature in spring of Northeast China. *The Journal of Animal and Plant Sciences*. 21: 3212-3222
191. Li Y., Wang X., Li Y., Zhang Y., Gou Z., Qi X., Zhang J., (2020). Transcriptomic analysis revealed the common and divergent responses of maize seedling leaves to cold and heat stresses. *Genes*, 11(8), 1–19. <https://doi.org/10.3390/genes11080881>

192. Li Z., An X., Zhu T., Yan T., Wu S., Tian Y., Li J., Wan X., (2019). Discovering and constructing ceRNA-miRNA-target gene regulatory networks during anther development in maize. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(14), 1–24. <https://doi.org/10.3390/ijms20143480>
193. Liang L., Zhou L., Tang Y., Li N., Song T., Shao W., Zhang Z., Cai P., Feng F., Ma Y., Yao D., Feng Y., Ma Z., Zhao H., Song R., (2019). A sequence-indexed mutator insertional library for maize functional genomics study1[Open]. *Plant Physiology*, 181(4), 1404–1414. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00894>
194. Liu L., Li Y., Li S., Hu N., He Y., Pong R., Lin D., Lu L., Law, M., (2012). Comparison of next-generation sequencing systems. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*. <https://doi.org/10.1155/2012/251364>
195. Liu L., Du, Y. F., Shen, X. M., Li, M. L., Sun, W., Huang, J., Liu Z., , Tao Y., Zheng Y., Yan J. , Zhang Z., (2015). KRN4 controls quantitative variation in maize kernel row number. *PLoS Genetics*, 11:e1005670. doi: 10.1371/journal.pgen.1005670
196. Liu M., Li M., Liu K., Sui N., (2015). Effects of Drought Stress on Seed Germination and Seedling Growth of Different Maize Varieties. *Journal of Agricultural Science*, 7(5), 231–240. <https://doi.org/10.5539/jas.v7n5p231>
197. Liu M., Sugimoto K., Uygun S., Panchy N., Campbell M.S., Yandell M., Howe G., Shiu S., (2018). Regulatory divergence in wound-responsive gene expression between domesticated and wild tomato. *Plant Cell* 30, 445–1460. <https://doi.org/10.1105/tpc.18.00194>.
198. Liu S., Qin F., (2021). Genetic dissection of maize drought tolerance for trait improvement. *Molecular Breeding*, 41(2). <https://doi.org/10.1007/s11032-020-01194-w>
199. Liu S., Zenda T., Jin H., Liu G., Wang X., Dong A., Yang Y., Duan H., (2020). Global transcriptome and weighted gene co-expression network analyses of growth-stage-specific and hybrid-cultivar-specific drought stress responses in maize. <https://doi.org/10.21203/rs.2.22103/v1>
200. Liu S., Wang X., Wang H., Xin H., Yang X., Yan J., Li J., Tran L.S., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., Qui F., (2013). Genome-wide analysis of ZmDREB genes and their association with natural variation in drought tolerance at seedling stage of *Zea mays* L. *PLoS Genetics*. 9, e1003790.
201. Liu Y., Subhash C., Yan J., Song C., Zhao J., Li J., (2011). Maize leaf temperature responses to drought: Thermal imaging and quantitative trait loci (QTL) mapping. *Environmental and Experimental Botany*, 71(2), 158–165. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.11.010>

202. Liu Y., Qu J., Zhang L., Xu X., Wei G., Zhao Z., Ren M., Cao, M., (2019). Identification and characterization of the TCA cycle genes in maize. *BMC Plant Biology*, 19(1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2213-0>
203. Lobell D.B., Bänziger M., Magorokosho C., Vivek B., (2011). Nonlinear heat effects on African maize as evidenced by historical yield trials. *Nature Climate Change* 1: 42-45. <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1043>.
204. Lobell D. B., Roberts M. J., Schlenker W., Braun N., Little B. B., Rejesus R. M., Hammer G. L., (2014). Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U.S. Midwest. *Science*, 344(6183), 516–519. <https://doi.org/10.1126/science.1251423>
205. Lopes M.S., Araus J.L., Van Heerden P.D.R., Foyer C.H., (2011). Enhancing drought tolerance in C4 crops. *Journal of Experimental Botany*, 62, 3135–3153.
206. López-Malvar A., Djemel A., Gomez L., Santiago R., Revilla P., (2020a). Assessment of Algerian Maize Populations for Saccharification and Nutritive Value. *Agronomy* 10: 646; <https://doi.org/10.3390/agronomy10050646>
207. López-Malvar A., Butron A., Malvar R. A., McQueen-Mason S. J., Faas L., Gómez L. D., Santiago R., (2021a). Association mapping for maize stover yield and saccharification efficiency using a multiparent advanced generation intercross (MAGIC) population. *Scientific reports*, 11(1), 1-9.
208. López-Malvar A., Malvar R. A., Butron A., Revilla P., Pereira-Crespo S., Santiago R., (2021b). Genetic dissection for maize forage digestibility traits in a multi-parent advanced generation intercross (MAGIC) population. *Agronomy*, 11(1), 104.
209. López-Malvar A., Butron A., Malvar R., Gomez L., Faas L., McQueen-Mason S., Revilla P., Figueroa-Garrido D., Santiago R. (2020b). Genomics of Maize Stover Yield and Saccharification Efficiency Using a Multi-Parent Advanced Generation Intercross (MAGIC) Population. 1–29. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-16878/v1>
210. López-Malvar A., Malvar R.A., Butron A., Revilla P., Jimenez-Galindo J.C., Souto X.C., Santiago R., (2022). Identification of single nucleotide polymorphisms (SNPs) for maize cell wall hydroxycinnamates using a multi-parent advanced generation intercross (MAGIC) population. *Phytochemistry* 193:113002 DOI <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2021.113002>
211. Lu G. H., Tang J. H., Yan J. B., Ma X. Q., Li J. S., Chen S. J., Ma J. C., Liu Z. X., E L. Z., Zhang Y. R., Dai J. R., (2006). Quantitative trait loci mapping of maize yield and its components under different water treatments at flowering time. *Journal of Integrative Plant Biology*, 48(10), 1233–1243. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2006.00289.x>

212. Lu Y., Xu J., Yuan Z., Hao Z., Xie C., Li X., Xu Y., (2012). Comparative LD mapping using single SNP and haplotypes identifies QTL for plant height and biomass as secondary traits of drought tolerance in maize. *Molecular Breeding*, 30(1), 407–418. doi:10.1007/s11032-011-9631-5
213. Lu Y., Zhang S., Shah T., Xie C., Hao Z., Li X., Farkhari M., Ribaut J.M., Cao M., Rong T., Xu Y., (2010). Joint linkage-linkage disequilibrium mapping is a powerful approach to detecting quantitative trait loci underlying drought tolerance in maize. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107(45):19585–19590. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006105107>
214. Lynch J.P., Ho M.D., (2005). Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 269, 45–56.
215. Ma G., Song Q., Markell S. G., Qi L., (2018). High-throughput genotyping-by-sequencing facilitates molecular tagging of a novel rust resistance gene, R 15, in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theor. Appl. Genet.* <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3087-5>.
216. Mackay T. F. C. (2001). Quantitative trait loci in *Drosophila*. *Nature Reviews Genetics*, 2(1), 11–20. doi:10.1038/35047544
217. Mackay T.F.C., Stone E.A., Ayroles J.F., (2009). The genetics of quantitative traits: challenges and prospects. *Nature Reviews Genetics*.;10:565–77
218. Mahmoud M., Gracz-Bernaciak J., Żywicki M., Karłowski W., Twardowski T., Tyczewska A., (2020). Identification of Structural Variants in Two Novel Genomes of Maize Inbred Lines Possibly Related to Glyphosate Tolerance. *Plants*, 9(4), 523. doi:10.3390/plants9040523
219. Manivannan P., Abdul Jaleel C., Kishorekumar A., Sankar B., Somasundaram R., Sridharan R., Panneerselvam R., (2007). Changes in antioxidant metabolism of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. by propiconazole under water deficit stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 57(1), 69–74. doi:10.1016/j.colsurfb.2007.01.00
220. Mao H., Wang H., Liu S., Li Z., Yang X., Yan J., Li J., Tran L. S. P., Qin F., (2015). A transposable element in a NAC gene is associated with drought tolerance in maize seedlings. *Nature Communications*, 6, 1–13. <https://doi.org/10.1038/ncomms9326>
221. Mardis E. R., (2008). Next-generation DNA sequencing methods. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 9, 387–402. <https://doi.org/10.1146/annurev.genom.9.081307.164359>
222. Matsuoka Y., Vigouroux Y., Goodman M.M., Sanchez Garcia J., Buckler E., Doebley J., (2002). A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U S A.*;99: 6080–6084.

223. Mazaheri M., Heckwolf M., Vaillancourt B., Gage J. L., Burdo B., Heckwolf S., Barry K., Lipzen A., Ribeiro C. B., Kono T. J. Y., Kaeppler H. F., Spalding E. P., Hirsch C. N., Robin Buell C., de Leon N., Kaeppler S. M., (2019). Genome-wide association analysis of stalk biomass and anatomical traits in maize. *BMC Plant Biology*, 19(1), 1–17. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1653-x>
224. Meng Q., Chen X., Lobell D. B., Cui Z., Zhang Y., Yang H., Zhang F., (2016). Growing sensitivity of maize to water scarcity under climate change. *Scientific Reports*, 6, 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep19605>
225. Messina C.D., Podlich D., Dong Z., Samples M., Cooper M., (2010) Yield-trait performance landscapes: from theory to application in breeding maize for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 62:855–868. doi: 10.1093/jxb/erq329
226. Messmer R., Fracheboud Y., Banziger M., Vargas M., Stamp P., Ribaut J. M., (2009). Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits. *Theoretical Applied Genetics*, 119, 913–930. doi: 10.1007/s00122-009-1099-x
227. Micco V. D., Aronne G., (2008). Twig morphology and anatomy of Mediterranean trees and shrubs related to drought tolerance. *Botanica Helvetica*, 118(2), 139–148. doi:10.1007/s00035-008-0860-0
228. Miyazawa S.I., Yoshimura S., Shinzaki Y., Maeshima M., Miyake C., (2008). Deactivation of aquaporins decreases internal conductance to CO₂ diffusion in tobacco leaves grown under long-term drought. *Functional Plant Biology*, 35(7), 553. doi:10.1071/fp08117
229. Morales K. Y., Singh N., Agosto Perez F., Ignacio J. C., Thapa R., Arbelaez J. D., Tabienid R. E., Famoso A., Wang D. R., Septiningsih E. M., Shi Y., Kretzschmar T., Mccouch S. R., Thomsonid M. J., (2020). An improved 7K SNP array, the C7AIR, provides a wealth of validated SNP markers for rice breeding and genetics studies. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232479>
230. Morgante M., Brunner S., Pea G., Fengler K., Zuccolo A., Rafalski A., (2005). Gene duplication and exon shuffling by helitron-like transposons generate intraspecies diversity in maize. *Nat Genet.*, 37:997-1002.
231. Muhammad A., Amjad F., Ihsan K., Qurban A., Muhammad A., Muhammad K., (2013). Inheritance of various yield contributing traits in maize (*Zea mays* L.) at low moisture condition. *African Journal of Agricultural Research*, 8(4), 413–420. <https://doi.org/10.5897/ajar13.004>

232. Muller B., Pantin F., Génard M., Turc O., Freixes S., Piques M., Gibon Y., (2011). Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, 62(6), 1715–1729. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq438>
233. Munné-Bosch S., Alegre L., (2004). Die and let live: Leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Funct Plant Biol.*; 31(3): 203–216.
234. Myles S., Peiffer J., Brown P.J., Ersoz E.S., Zhang Z., Costich D.E., Buckler E., (2009). Association mapping: critical considerations shift from genotyping to experimental design. *Plant Cell* 21(8), 2194–2202. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.068437>.
235. Nakashima K., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., (2014). The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. *Frontiers in Plant Science*, 5(MAY), 1–7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00170>
236. Naveed M., Mitter B., Reichenauer T.G., Wiczorek K., Sessitsch A., (2014). Increased drought stress resilience of maize through endophytic colonization by Burkholderia phytofirmans PsJN and Enterobacter sp FD17. *Env Expt Bot* 97: 30-39
237. Nejat N., Ramalingam A., Mantri N., (2018). Advances in transcriptomics of plants. In *Plant Genetics and Molecular Biology. Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology*; Varshney, R., Pandey, M., Chitkineni, A., Eds.; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany; Volume 164, pp. 161–185.
238. Nelissen H., Rymen B., Coppens F., Dhondt S., Fiorani F., Beemster G., (2013). Kinematic analysis of cell division in leaves of mono- and dicotyledonous species: a basis for understanding growth and developing refined molecular sampling strategies. *Methods in Molecular Biology* 959, 247–264.
239. NeSmith D.S., Ritchie J.T., (1992). Effects of soil water-deficits during tassel emergence on development and yield component of maize (*Zea mays*). *Field Crops Research*. 1992, 28, 251–256.
240. Ngugi K., Cheserek J., Muchira C., Chemining'wa G., (2013). Anthesis to Silking interval usefulness in developing drought tolerant maize. *J Renew Agr.*;1: 84–90.
241. Ober E.S., Setter T.L., Madison J.T., Thompson J.F., Shapiro P.S., (1991) Influence of water deficit on maize endosperm development. Enzymes activities and RNA transcripts of starch and zein synthesis, abscisic acid, and cell division. *Plant Physiol* 97:154–164
242. Ogden A. J., Abdali S., Engbrecht K. M., Zhou M., Handakumbura P. P., (2020). Distinct preflowering drought tolerance strategies of sorghum bicolor genotype RTx430

- revealed by subcellular protein profiling. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(24), 1–17. <https://doi.org/10.3390/ijms21249706>
243. Oladosu Y., Rafii M. Y., Samuel C., Fatai A., Magaji U., Kareem I., Kamarudin Z.S. , Muhammad I., Kolapo K., (2019). Drought Resistance in Rice from Conventional to Molecular Breeding: A Review. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(14), 3519. doi:10.3390/ijms20143519
244. Olsen O.A., Linnestad C., Nichols S.E., (1999). Developmental biology of the cereal endosperm. *Trends Plant Sci* 4:253–257
245. Osmolovskaya N., Shumilina J., Kim A., Didio A., Grishina T., Bilova T., Keltsieva O. A., Zhukov V., Tikhonovich I., Tarakhovskaya E., Frolov A., Wessjohann L. A., (2018). Methodology of drought stress research: Experimental setup and physiological characterization. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(12). <https://doi.org/10.3390/ijms19124089>
246. Oveysi M., Mirhadi M.J., Madani H., Nourmohammadi G., Zarghami R., Madani A., (2010). The impact of source restriction on yield formation of corn (*Zea mays* L.) due to water deficiency. *Plant Soil Environ* 56(10):476–481
247. Pace J., Gardner C., Romay C., Ganapathysubramanian B., Lübberstedt T., (2015) Genome-wide association analysis of seedling root development in maize (*Zea mays* L.). *BMC Genomics* 16: 1-12
248. Pandey, M. K., Upadhyaya, H. D., Rathore, A., Vadez, V., Sheshshayee, M. S., Sriswathi, M., Govil M., Kumar A., Gowda M. V. C., Sharma S., Hamidou F., Kumar V.A. , Khara P., Bhat R.S., Khan A.W., Singh S., Li H., Monyo E., Nadaf H., Mukri G. , Jackson S.A., Guo B., Liang X., Varshney R. K., (2014). Genome wide Association Studies for 50 Agronomic Traits in Peanut Using the “Reference Set” Comprising 300 Genotypes from 48 Countries of the Semi-Arid Tropics of the World. *PLoS ONE*, 9(8), e105228. doi:10.1371/journal.pone.0105228
249. Partheeban C., Chandrasekhar C.N., Jeyakumar P., Ravikesavan R., Gnanam R., (2017). Effect of PEG induced drought stress on seed germination and seedling characters of maize (*Zea mays* L.) genotypes. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*; 6: 1095–1104.
250. Pastori G. M., Foyer C. H., (2002). Common components, networks, and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of “redox” and abscisic acid-mediated controls. *Plant Physiology*, 129(2), 460–468. <https://doi.org/10.1104/pp.011021>
251. Peiffer J. A., Romay M. C., Gore M. A., Flint-Garcia S. A., Zhang Z., Millard M. J., Gardner C. A. C., McMullen M. D., Holland J. B., Bradbury P. J., Buckler E. S., (2014). The

- genetic architecture of maize height. *Genetics*, 196(4), 1337–1356.
<https://doi.org/10.1534/genetics.113.159152>
252. Peleg Z., Blumwald E., (2011). Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr Opin Plant Biol.*; 14(3): 290–5.
253. Petersen R. G., (1985). Augmented designs for preliminary yield trials (revised). *Rachis*, vol. 4, pp. 27-32.
254. Pinheiro C., Chaves M. M., (2011). Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*, 62(3), 869–882.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq340>
255. Pinto V. B., Ferreira P. G., Vidigal P. M. P., Mendes T. A. Dal-Bianco M., Viana J. M. S., (2019). High-throughput transcriptomic analysis reveals new players in popcorn (*Zea mays*) aluminum resistance. 1–35. <https://doi.org/10.21203/rs.2.15209/v1>
256. Poland J. A., Rife T. W., (2012). Genotyping-by-Sequencing for Plant Breeding and Genetics. *The Plant Genome*, 5(3). <https://doi.org/10.3835/plantgenome2012.05.0005>
257. Poland J. A., Bradbury P. J., Buckler E. S., Nelson R. J., (2011). Genome-wide nested association mapping of quantitative resistance to northern leaf blight in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(17), 6893–6898.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1010894108>
258. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P., (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*;155(2):945–59.
259. Radić V., Vujaković M., Jeromela A.M., (2007). Influence of drought on seedling development in different corn genotypes (*Zea mays* L.). *J Agric Sci* 52(2):131–136
260. Rafalski A., (2002). Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(2), 94–100.
261. Rahel-Bouziane H., 2006. Fourrages cultivés des oasis du Touat, Gourara et Tidikelt: caractéristiques ethnobotaniques, morphologiques et valeur alimentaire. INRAA, 44p.
262. Reumers J., Conde L., Medina I., Maurer-Stroh S., Van Durme J., Dopazo J., Rousseau F., Schymkowitz J., (2008). Joint annotation of coding and non-coding single nucleotide polymorphisms and mutations in the SNPeffect and PupaSuite databases. *Nucleic Acids Research*, 36(SUPPL. 1), 825–829. <https://doi.org/10.1093/nar/gkm979>
263. Revilla P., Rodríguez V. M., Ordás A., Rincen R., Charcosset A., Giauffret C., Melchinger A. E., Schön C. C., Bauer E., Altmann T., Brunel D., Moreno-González J., Campo L., Ouzunova M., Álvarez Á., de Galarreta J. I. R., Laborde J., Malvar R. A., (2016).

- Association mapping for cold tolerance in two large maize inbred panels. *BMC Plant Biology*, 16(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0816-2>
264. Ribaut J.M., Hoisington D.A., Deutsch J.A., Jiang C., Gonzalez de Leon D., (1996). Identification of quantitative trait loci under drought condition in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theoretical Applied Genetics*, 92:905–14.
265. Ribaut J.M., Bañziger M., Setter T., Edmeades G., Hoisington D., (2004). Genetic dissection of drought tolerance in maize: a case study. In: Nguyen H., Blum A., eds. *Physiology and biotechnology integration for plant breeding*. New York: Marcel Dekker Inc., 571–611.
266. Rida S., Maafi O., López-malvar A., Revilla P., Riache M., Djemel A., (2021). Genetics of germination and seedling traits under drought stress in a magic population of maize. *Plants*, 10(9), 1–17. <https://doi.org/10.3390/plants10091786>
267. Robertson L.A., Kleinschmidt C.E., White D.G., Payne G.A., Maragos C.M., Holland J.B., (2006). QTL mapping for *Fusarium* ear rot and fumonisin contamination resistance in two maize populations. *Crop Science*, 46: 1734–1744
268. Rogers E. D., Benfey P. N., (2015). Regulation of plant root system architecture: Implications for crop advancement. *Current Opinion in Biotechnology*, 32,93–98. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.11.015>
269. Rojas O., Vrieling A., Rembold F., (2011). Assessing drought probability for agricultural areas in Africa with coarse resolution remote sensing imagery. *Remote Sens Environ* 115:343–352
270. Romay M. C., Millard M. J., Glaubitz J. C., Peiffer J. A., Swarts K. L., Casstevens T. M., Elshire R. J., Acharya C. B., Mitchell S. E., Flint-Garcia S. A., McMullen M. D., Holland J. B., Buckler E. S., Gardner C. A., (2013). Comprehensive genotyping of the USA national maize inbred seed bank. *Genome Biology*, 14(6) p. R55 <https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-6-r55>
271. Rosenberg N.A., Huang L., Jewett E.M., Szpiech Z.A., Jankovic I., Boehnke M., (2010). Genome-wide association studies in diverse populations. *Nature Reviews. Genetics*, 11, 356–366.
272. Rosenzweig C., Elliott J., Deryng D., Ruane A. C., Müller C., Arneth A., Boote K. J., Folberth C., Glotter M., Khabarov N., Neumann K., Piontek F., Pugh T. A. M., Schmid E., Stehfest E., Yang H., Jones J. W., (2014). Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(9), 3268–3273. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222463110>

273. Rucker K.S., Kvien C.K., Holbrook C.C., Hook J.E., (1995). Identification of peanut genotypes with improved drought avoidance traits. *Peanut Sci* 24:14–18
274. Ruta N., Stamp P., Liedgens M., Fracheboud Y., Hund A., (2010a). Collocations of QTLs for seedling traits and yield components of tropical maize under water stress conditions. *Crop Science*50:1385–1392
275. Ruta, N., Liedgens, M., Fracheboud, Y., Stamp, P., Hund, A. (2010b). QTLs for the elongation of axile and lateral roots of maize in response to low water potential. *Theoretical and Applied Genetics*, 120(3), 621–631. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1180-5>
276. Saeed M., Masood M.T., Gill M.B., Akhtar M., (1997). Agro- morphological response of maize to water stress. *Pak J Bot* 29: 103-111.
277. Sah R. P., Chakraborty M., Prasad K., Pandit M., Tudu V. K., Chakravart, M. K., Narayan S.C., Rana M., Moharana D., (2020). Impact of water deficit stress in maize: phenology and yield components. *Sci. Rep.* 10, 1–5. doi: 10.1038/s41598-020-59689-7
278. Saini H. S., Westgate M. E., (1999). Reproductive Development in Grain Crops during Drought. *Advances in Agronomy*, 59–96. doi:10.1016/s0065-2113(08)60843-3
279. Sallam A., Eltahir S., Alqudah A. M., Belamkar V., Baenziger P. S., (2022). Combined GWAS and QTL mapping revealed candidate genes and SNP network controlling recovery and tolerance traits associated with drought tolerance in seedling winter wheat. *Genomics*, 114(3), 110358. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2022.110358>
280. Samayoa L. F., Malvar R. A., McMullen M. D., Butrón A., (2015). Identification of QTL for resistance to Mediterranean corn borer in a maize tropical line to improve temperate germplasm. *BMC Plant Biol.* 15:265. doi: 10.1186/s12870-015-0652-9
281. Sandhu D., Pudussery M. V., Kumar R., Pallete A., Markley P., Bridges W. C., Sekhon R. S., (2020). Characterization of natural genetic variation identifies multiple genes involved in salt tolerance in maize. *Functional and Integrative Genomics*, 20(2), 261–275. <https://doi.org/10.1007/s10142-019-00707-x>
282. Sari-Gorla M., Krajewski P., Di Fonzo N., Villa M., Frova C., (1999). Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers. II. plant height and flowering. *Theor. Appl. Genet.*, 99, 289–295.
283. Sauter A., Davies W.J., Hartung W., (2001). The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot. *Journal of Experimental Botany*. 2001; 52(363):–7.
284. Schaid D. J., Chen W., Larson N. B., (2018). From genome-wide associations to candidate causal variants by statistical fine-mapping. *Nature Reviews Genetics*. 19, 491–504. doi: 10.1038/s41576-018-0016-z

285. Scheben A., Batley J., Edwards D., (2017). Genotyping-by-sequencing approaches to characterize crop genomes: choosing the right tool for the right application. *Plant Biotechnology Journal*, 15(2), 149–161. <https://doi.org/10.1111/pbi.12645>
286. Schnable P. S., Ware D., Fulton R. S., Stein J. C., Wei F., Pasternak S., Graves T. A., (2009). The B73 Maize Genome: Complexity, Diversity, and Dynamics. *Science*, 326(5956), 1112–1115. doi:10.1126/science.1178534 (2009). The B73 Maize Genome: Complexity, Diversity, and Dynamics. *Science*, 326, 1112–1115. <https://doi.org/10.1126/science.1178534>
287. Schuster S. C., (2008). Next-generation sequencing transforms today's biology. *Nature Methods*, 5(1), 16–18. <https://doi.org/10.1038/nmeth1156>
288. Sekhon R. S., Lin H., Childs K. L., Hansey C. N., Buell C. R., de Leon N., Kaeppler S. M., (2011). Genome-wide atlas of transcription during maize development. *The Plant Journal*, 66(4), 553–563. doi:10.1111/j.1365-313x.2011.04527.x
289. Sekhon R. S., Sasaki C., Kumar R., Flinn B. S., Luo F., Beissinger T. M., Ackerman A. J., Breitzman M. W., Bridges W. C., de Leon N., Kaeppler S. M., (2019). Integrated genome-scale analysis identifies novel genes and networks underlying senescence in maize. *Plant Cell*, 31(9), 1968–1989. <https://doi.org/10.1105/TPC.18.00930>
290. Sen T. Z., Harper L. C., Schaeffer M. L., Andorf C. M., Seigfried T. E., Campbell D. A., Lawrence C. J., (2010). Choosing a genome browser for a Model Organism Database: surveying the Maize community. *Database*, 2010. doi:10.1093/database/baq007
291. Serraj R., Sinclair T.R., (2002). Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ.*; 25(2): 333–41.
292. Setter T.L., Flannigan B.A., Melkonian J., (2001). Loss of kernel set due to water deficit and shade in maize: carbohydrate supplies, abscisic acid, and cytokinins. *Crop Science*41:1530–1540
293. Setter T. L., Yan J., Warburton M., Ribaut J. M., Xu Y., Sawkins M., Buckler E. S., Zhang Z., Gore M. A., (2011). Genetic association mapping identifies single nucleotide polymorphisms in genes that affect abscisic acid levels in maize floral tissues during drought. *Journal of Experimental Botany*, 62(2), 701–716. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq308>
294. Shao H.B., Chu L.Y., Jaleel C.A., Zhao C.X., (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C. R. Biol.* 2008, 331, 215–225.
295. Shendure J., Balasubramanian S., Church G. M., Gilbert W., Rogers J., Schloss J. A., Waterston R. H., (2017). DNA sequencing at 40: past, present and future. *Nature*, 550(7676), 345–353. doi:10.1038/nature24286
296. Shi L., Lv X., Weng J., Zhu H., Liu C., Hao Z., Zhoua Y., Zhanga D., Lia M., Cia X., Lia X., Zhang S., (2014). Genetic characterization and linkage disequilibrium mapping of

- resistance to gray leaf spot in maize (*Zea mays* L.). *The Crop Journal*, 2(2-3), 132–143. doi:10.1016/j.cj.2014.02.001
297. Shi W., Tao F., (2014). Vulnerability of African maize yield to climate change and variability during 1961–2010. *Food Security*. 6:471–481
298. Shikha K., Shahi J. P., Vinayan M. T., Zaidi P. H., Singh A. K., Sinha B., (2021). Genome-wide association mapping in maize: status and prospects. *3 Biotech*, 11(5). doi:10.1007/s13205-021-02799-4
299. Singh B., Bohra A., Mishra S., Joshi R., Pandey S., (2015). Embracing new-generation ‘omics’ tools to improve drought tolerance in cereal and food-legume crops. *Biologia Plantarum*, 59(3), 413–428. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0515-0>
300. Slatkin M., (2008). Linkage disequilibrium - Understanding the evolutionary past and mapping the medical future. *Nature Reviews Genetics*, 9(6), 477–485. <https://doi.org/10.1038/nrg2361>
301. Soto-Cerda B. J., Cloutier S., (2012). Association Mapping in Plant Genomes. *Genetic Diversity in Plants*, February, 29–54. <https://doi.org/10.5772/33005>
302. Sperotto R. A., Ricachenevsky F. K., Duarte G. L., Boff T., Lopes K. L., Sperb E. R., Grusak M.A., Fett J. P., (2009). Identification of up-regulated genes in flag leaves during rice grain filling and characterization of OsNAC5, a new ABA-dependent transcription factor. *Planta*, 230(5), 985–1002. doi:10.1007/s00425-009-1000-9
303. Spollen W.G., Sharp R.E., (1991). Spatial distribution of turgor and root growth at low water potentials. *Plant Physiology*; 96(2): 438–43
304. Spray C.R., Kobayashi M., Suzuki Y., Phinney B.O., Gaskin P., MacMillan J., (1996). The dwarf-1 (dt) mutant of *Zea mays* blocks three steps in the gibberellin-biosynthetic pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93(19)10515–10518
305. Stange M., Utz H. F., Schrag T. A., Melchinger A. E., Würschum T., (2013). High-density genotyping: an overkill for, QTL? Lessons learned from a case study in maize and simulations. *Theor. Appl. Genet* 126, 2563–2574. doi: 10.1007/s00122-013-2155-0
306. Su S., Wu L., Liu D., Lu Y., Lin H., Zhang S., Shen Y., Liu H., Zhang Z., Rong T., Zhang X., Tian Y., Nie Z., Gao S., (2014). Genome-wide expression profile of maize root response to phosphorus deficiency revealed by deep sequencing. *Journal of Integrative Agriculture*, 13(6), 1216–1229. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60614-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60614-0)
307. Tabu I., Munyiri S., Pathak R., (2011). Phenotypic characterization of local maize landraces for drought tolerance in Kenya. In: Bationo A, Waswa B, Okeyo J, Maina F, Kihara J (eds) *Innovations as key to the green revolution in Africa*. Springer, Dordrecht

308. Tamiru A., Paliwal R., Manthi S. J., Odeny D. A., Midega C. A. O., Khan Z. R., Bruce T. J. A., (2020). Genome wide association analysis of a stemborer egg induced “call-for-help” defence trait in maize. *Scientific Reports*, 10(1). doi:10.1038/s41598-020-68075-2
309. Tandzi N. L., Mutengwa C. S., (2019). Estimation of Maize (*Zea mays* L.) Yield Per Harvest Area: Appropriate Methods. *Agronomy*, 10(1), 29. doi:10.3390/agronomy10010029
310. Tardieu F., Reymond M., Hamard P., Granier C., Muller B., (2000). Spatial distributions of expansion rate, cell division rate and cell size in maize leaves: a synthesis of the effects of soil water status, evaporative demand and temperature. *Journal of Experimental Botany* 51, 1505–1514.
311. Tátrai Z. A., Sanoubar R., Pluhár Z., Mancarella S., Orsini F., Gianquinto G., (2016). Morphological and Physiological Plant Responses to Drought Stress in *Thymus citriodorus*. *International Journal of Agronomy*, 2016. <https://doi.org/10.1155/2016/4165750>
312. Tenaillon M.I., Hollister J.D., Gaut B.S., (2010). A triptych of the evolution of plant transposable elements. *Trends Plant Sci* 15:471–478
313. Tezara W., Mitchell V.J., Driscoll S.D., Lawlor D.W., (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401:914–917
314. Thirunavukkarasu N., Hossain F., Arora K., Sharma R., Shiriga K., Mittal S., Mohan S., Namratha P.M., Dogga S., Rani T.S., Katragadda S., Rathore A., Shah T., Mohapatra T., Gupta H.S., (2014). Functional mechanisms of drought tolerance in sub-tropical maize (*Zea mays* L.) identified using genome-wide association mapping. *BMC Genomics* 15(1):1182–1182. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1182>
315. Thornsberry J. M., Goodman M. M., Doebley J., Kresovich S., Nielsen D., Buckler E. S., (2001). Dwarf8 polymorphisms associate with variation in flowering time. *Nature Genetics*, 28(3), 286–289. <https://doi.org/10.1038/90135>
316. Tian F., Bradbury P. J., Brown P. J., Hung H., Sun Q., Flint-Garcia S., Rocheford T. R., McMullen M. D., Holland J. B., Buckler E. S., (2011). Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population. *Nature Genetics*, 43(2), 159–162. <https://doi.org/10.1038/ng.746>
317. Tosens T., Niinemets Ü., Vislap V., Eichelmann H., Castro díez P., (2012). Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: how structure constrains function. *Plant, Cell & Environment*, 35(5), 839–856. doi:10.1111/j.1365-3040.2011.02457.x

318. Trampe B.T., (2019). Assessment of inducibility and spontaneous haploid genome doubling in maize (*Zea mays* L.). Graduate Theses and Dissertations. 17585. <https://lib.dr.iastate.edu/etd/17585>
319. Trevisan S., Manoli A., Ravazzolo L., Botton A., Pivato M., Masi A., Quaggiotti S., (2015). Nitrate sensing by the maize root apex transition zone: a merged transcriptomic and proteomic survey. *Journal of Experimental Botany*, 66(13), 3699–3715. doi:10.1093/jxb/erv165
320. Tuberosa R., Salvi S., (2006). Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops. *Trends Plant Sci.* 11, 405–412. doi: 10.1016/j.tplants.2006. 06.003
321. Tuberosa R., Salvi S., Sanguineti M. C., Landi P., Maccaferri M., Conti S., (2002). Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: Case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. *Annals of Botany*, 89(SPEC. ISS.), 941–963. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf134>
322. Tuberosa R., Salvi S., Sanguineti M. C., Maccaferri M., Giuliani S., Landi P., (2003). Searching for quantitative trait loci controlling root traits in maize: a critical appraisal. *Plant and Soil*, 255(1), 35–54. doi:10.1023/a:1026146615248
323. Upadyayula N., Wassom J., Bohn M. O., Rocheford T. R., (2006). Quantitative trait loci analysis of phenotypic traits and principal components of maize tassel inflorescence architecture. *Theoretical and Applied Genetics*, 113(8), 1395–1407. doi:10.1007/s00122-006-0359-2
324. Varshney R.K., Graner A., Sorrells M.E., (2005). Genomics-assisted breeding for crop improvement. *Trends Plant Sci.* 2005; 10: 621–630. doi: 10.1016/j.tplants.10.004 PMID: 16290213
325. Veach Y.K., Martin R.C., Mok D.W.S., Malbeck J., Vankova R., Mok M.C., (2003). O-Glucosylation of cis-Zeatin in Maize. Characterization of Genes, Enzymes, and Endogenous Cytokinins, *Plant Physiology*, 131 (3), 1374–1380, <https://doi.org/10.1104/pp.017210>
326. Vendramin S., Huang J., Crisp P. A., Madzima T. F., McGinnis K. M., (2020). Epigenetic regulation of ABA-induced transcriptional responses in maize. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 10(4):1727-1743. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400993>
327. Verslues P. E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Zhu J., Zhu J. K., (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant Journal*, 45(4), 523–539. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02593.x>
328. Wallace J.G., Bradbury P.J., Zhang N., Gibon Y., Stitt M., Buckler E.S., (2014). Association mapping across numerous traits reveals patterns of functional variation in maize. *PLOS Genet* 10(12):e1004845

329. Wang, C., Yang, A., Yin, H., Zhang, J. (2008). Influence of Water Stress on Endogenous Hormone Contents and Cell Damage of Maize Seedlings. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50(4), 427–434. doi:10.1111/j.1774-7909.2008.00638.x
330. Wang H. Q., Liu P., Zhang J. W., Zhao B., Ren B. Z., (2020a). Endogenous Hormones Inhibit Differentiation of Young Ears in Maize (*Zea mays* L.) Under Heat Stress. *Frontiers in Plant Science*, 11(October):533046. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.533046>
331. Wang N., Akey J.M., Zhang K., Chakraborty R., Jin L., (2002). Distribution of recombination crossovers and the origin of haplotype blocks: The interplay of population history, recombination, and mutation. *Am. J. Hum. Genet.*, 71, 1227–1234.
332. Wang W., Niu S., Dai Y., Zhai X., Wang M., Ding Y., Yang W., Zhao, D., (2019). Molecular Mechanisms Underlying Increase in Lysine Content of Waxy Maize through the Introgression of the opaque2 Allele. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(3), 684. doi:10.3390/ijms20030684
333. Wang X., Cai X., Xu C., Wang Q., Dai S., (2016b). Drought-responsive mechanisms in plant leaves revealed by proteomics. *International Journal of Molecular Sciences*, 17(10). <https://doi.org/10.3390/ijms17101706>
334. Wang X., Wang H., Liu S., Ferjani A., Li J., Yan J., Yang X., Qin F., (2016a). Genetic variation in ZmVPP1 contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nature Genetics*, 48(10), 1233–1241. <https://doi.org/10.1038/ng.3636>
335. Wang Y., Xu J., Ge M., Ning L., Hu M., Zhao H., (2020b). High-resolution profile of transcriptomes reveals a role of alternative splicing for modulating response to nitrogen in maize. *BMC Genomics*, 21(1):1-19, 1DUMM. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6769-8>
336. Warburton M., Brooks T., Windham G., Paul Williams W., (2011). Identification of novel QTL contributing resistance to aflatoxin accumulation in maize. *Molecular Breeding* 27: 491–499.
337. Wasson J.J., Schumacher R., Wicks T.E., (2000). Maize water content and solute potential at three stages of development. *Maydica* 45: 67-72.
338. Watkins K. P., Williams-Carrier R., Chotewutmontri P., Friso G., Teubner M., Belcher S., Ruwe H., Schmitz-Linneweber C., van Wijk K. J., Barkan A., (2020). Exploring the proteome associated with the mRNA encoding the D1 reaction center protein of Photosystem II in plant chloroplasts. *Plant Journal*, 102(2), 369–382. <https://doi.org/10.1111/tpj.14629>
339. Webber H., Ewert F., Olesen J. E., Müller C., Fronzek S., Ruane A. C., Bourgault M., Martre P., Ababaei B., Bindi M., Ferrise R., Finger R., Fodor N., Gabaldón-Leal C., Gaiser T., Jabloun M., Kersebaum K. C., Lizaso J. I., Lorite I. J., Wallach D., (2018). Diverging

- importance of drought stress for maize and winter wheat in Europe. *Nature Communications*, 9(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06525-2>
340. Wegary D., Labuschagne M., Vivek B., (2012). The influence of water stress on yield and related characteristics in inbred quality protein maize lines and their hybrid progeny. In: Ismail MD, Mofizur R (eds) *Water Stress*. pp. 199–218
341. Welcker C., Boussuge B., Bencivenni C., Ribaut J.M., Tardieu F., (2007). Are source and sink strengths genetically linked in maize plants subjected to water deficit? A QTL study of the responses of leaf growth and of anthesis–silking interval to water deficit. *Journal of Experimental Botany* 58, 339–349.
342. Weng J., Xie C., Hao Z., Wang J., Liu C., Li M., Zhang D., Bai L., Zhang S., Li X., (2011). Genome-wide association study identifies candidate genes that affect plant height in Chinese elite maize (*Zea mays* l.) inbred lines. *PLoS ONE*, 6(12): e29229. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029229>
343. West G, Inze D, Beemster G.T.S., (2004). Cell cycle modulation in the response of the primary root of *Arabidopsis* to salt stress. *Plant Physiology* 135, 1050–1058.
344. Whitmore A. P., Whalley W. R., (2009). Physical effects of soil drying on roots and crop growth. *Journal of Experimental Botany*, 60(10), 2845–2857. doi:10.1093/jxb/erp200
345. Wilkinson S., Davies W.J., (2010). Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant Cell Environ* 33:510–525
346. Wilkinson S., Kudoyarova G.R., Veselov D.S., Arkhipova T.N., Davies W.J., (2012). Plant hormone interactions: innovative targets for crop breeding and management. *Journal of Experimental Botany* 63(9):3499–3509
347. Witt S., Galicia L., Lisek J., Cairns J., Tiessen A., Araus J.L., Palacios-Rojasand N., Fernie A.R.R., (2012). Metabolic and phenotypic responses of greenhouse-grown maize hybrids to experimentally controlled drought stress. *Mol Plant* 5:401–417
348. Wu Y., Sharp R. E., Durachko D. M., Cosgrove D. J., (1996). Growth Maintenance of the Maize Primary Root at Low Water Potentials Involves Increases in Cell-Wall Extension Properties, Expansin Activity, and Wall Susceptibility to Expansins. *Plant Physiology*, 111(3), 765–772. doi:10.1104/pp.111.3.765
349. Xiang K., Zhang Z.M., Reid L.M., Zhu X.Y., Yuan G.S., Pan, G. T .,(2010). A Meta-analysis of QTL associated with ear rot resistance in maize. *Maydica* 55: 281–290. <http://www.maiscoltura.it/.../index.htm>
350. Xiao Y., Liu H., Wu L., Warburton M., Yan J., (2017). Genome-wide Association Studies in Maize: Praise and Stargaze. *Molecular Plant*, 10(3), 359–374. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.12.008>

351. Xie T., Gu W., Meng Y., Li J., Li L., Wang Y., Qu D., Wei S., (2017). Exogenous DCPTA Ameliorates Simulated Drought Conditions by Improving the Growth and Photosynthetic Capacity of Maize Seedlings. *Scientific Reports*, 7(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12977-1>
352. Xie Z., Jiang D., Cao W., Dai T., Jing, Q., (2003). *Plant Growth Regulation*, 41(2), 117–127. doi:10.1023/a:1027371906349
353. Xing Y., Zhang Q., (2010). Genetic and molecular bases of rice yield. *The Annual Review of Plant Biology.*; 61: 421–42.
354. Xiong L., Zhu J., (2002). Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. *Plant Cell Environ.*; 25(2): 131–9.
355. Xu C., Ren Y., Jian Y., Guo Z., Zhang Y., Xie C., Fu J., Wang H., Wang G., Xu Y., Li P., Zou C., (2017). Development of a maize 55 K SNP array with improved genome coverage for molecular breeding. *Molecular Breeding*, 37(3). <https://doi.org/10.1007/s11032-017-0622-z>
356. Xu Y., Lu Y., Xie C., Gao S., Wan J., Prasanna B. M., (2012). Whole-genome strategies for marker-assisted plant breeding. *Molecular Breeding*, 29(4), 833–854. <https://doi.org/10.1007/s11032-012-9699-6>
357. Xu Z., Zhou G., (2008). Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany.*; 59(12): 3317–25.
358. Xue Y., Warburton M.L., Sawkins M., Zhang X., Setter T., Xu Y., Grudloyma P., Gethi J., Ribaut J.M., Li W., Zheng Y., Yan J., (2013). Genome-wide association analysis for nine agronomic traits in maize under well-watered and water-stressed conditions. *Theoretical and Applied Genetics* 126(10):2587–2596. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2158-x>
359. Yadav R.S., Hash C.T., Bidinger F.R., Devos K.M., Howarth C.J., (2004). Genomic regions associated with grain yield and aspects of post flowering drought tolerance in pearl millet across environments and tester background. *Euphytica* 136:265–277
360. Yamamoto K., Sakamoto H., Momonoki Y. S., (2011). Maize acetylcholinesterase is a positive regulator of heat tolerance in plants. *Journal of Plant Physiology*, 168(16), 1987–1992. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.06.001>
361. Yan J., Warburton M., Crouch J., (2011). Association mapping for enhancing maize (*Zea mays* L.) genetic improvement. *Crop Science*, 51:433–449
362. Yan J., Shah T., Warburton M. L., Buckler E. S., McMullen M. D., Crouch J., (2009). Genetic characterization and linkage disequilibrium estimation of a global maize collection using SNP markers. *PLoS ONE*, 4(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008451>

363. Yandea-Nelson M.D., Zhou Q., Yao H., Xu X., Nikolau B.J., Schnable P.S., (2005). MuDR Transposase Increases the Frequency of Meiotic Crossovers in the Vicinity of a Mu Insertion in the Maize *al* Gene. *Genetics*, 169(2), 917–929. doi:10.1534/genetics.104.035089
364. Yang J. C., Zhang J. H., Ye Y. X., Wang Z. Q., Zhu Q. S., Liu L. J., (2004). Involvement of abscisic acid and ethylene in the responses of rice grains to water stress during filling. *Plant, Cell and Environment*, 27(8), 1055–1064. doi:10.1111/j.1365-3040.2004.01210.x
365. Yi Q., Malvar R.A., Álvarez-Iglesias A., Ordás B., Revilla P., (2020). Dissecting the genetics of cold tolerance in a multiparental maize population. *Theoretical and Applied Genetics* 133: 503-516. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03482-2>
366. Yi Q., Álvarez-Iglesias L., Malvar R. A., Romay M. C., Revilla P., (2021). A worldwide maize panel revealed new genetic variation for cold tolerance. *Theoretical and Applied Genetics*, 134(4), 1083–1094. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03753-3>
367. Yordanov I., Velikova V., Tsonev T., (2000). Plant responses to drought, acclimation and stress tolerance. *Photosynthetica* 38: 171-186.
368. Yu F., Tan Z., Fang T., Tang K., Liang K., Qiu F., (2020). A comprehensive transcriptomics analysis reveals long non-coding RNA to be involved in the key metabolic pathway in response to waterlogging stress in maize. *Genes*, 11(3), 1–19. <https://doi.org/10.3390/genes11030267>
369. Yu J., Buckler E.S., (2006). Genetic association mapping and genome organization of maize. *Curr. Opin. Biotechnol.* 2006, 17, 155–160.
370. Yu X., Jiang L., Wu R., Meng X., Zhang A., Li N., Xia Q., Qi X., Pang J., Yi Z., Liu B., (2016). The Core Subunit of A Chromatin-Remodeling Complex, ZmCHB101, Plays Essential Roles in Maize Growth and Development. *Scientific Reports*, 6(1). doi:10.1038/srep38504
371. Zaidi P., Yadav M., Maniselvan P., Khan R., Shadakshari T., Singh R., Pal D., (2010). Morpho-physiological traits associated with cold stress tolerance in tropical maize (*Zea mays*L.). *Maydica* 55, 201–208.
372. Zenda T., Liu S., Wang X., Liu G., Jin H., Dong A., Yang Y., Duan H., (2019). Key maize drought-responsive genes and pathways revealed by comparative transcriptome and physiological analyses of contrasting inbred lines. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(6), 1–30. <https://doi.org/10.3390/ijms20061268>
373. Zhan A., Schneider H., Lynch J. P., (2015). Reduced lateral root branching density improves drought tolerance in maize. *Plant Physiology*, 168(4), 1603–1615. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00187>

374. Zhang H. X., Weng, J. F., Zhang, X. C., Liu, C. L., Yong, H. J., Hao, Z. F., Li X.H., (2014). Genome-wide association analysis of kernel row number in maize. *Acta Agron. Sin.* 40:1. doi: 10.3724/SP.J.1006.2014. 00001
375. Zhang H., Li G., Fu C., Duan S., Hu D., Guo X., (2020). Genome-wide identification, transcriptome analysis and alternative splicing events of Hsf family genes in maize. *Scientific Reports*, 10(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65068-z>
376. Zhang Q., Liu H., Wu X., Wang W., (2020). Identification of drought tolerant mechanisms in a drought-tolerant maize mutant based on physiological, biochemical and transcriptomic analyses. *BMC Plant Biology*, 20(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02526-w>
377. Zhang T., Wu T., Wang L., Jiang B., Zhen C., Yuan S., Hou W., Wu C., Han T., Sun S., (2019). A combined linkage and GWAS analysis identifies QTLs linked to soybean seed protein and oil content. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(23). <https://doi.org/10.3390/ijms20235915>
378. Zhang X., Lei, L., Lai J., Zhao H., Song W., (2018). Effects of drought stress and water recovery on physiological responses and gene expression in maize seedlings. *BMC Plant Biology*, 18, 68.
379. Zhang X., Lu G., Long W., Zou X., Li F., Nishio T., (2014). Recent progress in drought and salt tolerance studies in Brassica crops. *Breeding Science* , 64, 60–73.
380. Zhang Z., Liu Z., Hu Y., Li W., Fu Z., Ding D., Tang J., (2014). QTL Analysis of Kernel-Related Traits in Maize Using an Immortalized F2 Population. *PLoS ONE*, 9(2), e89645. doi:10.1371/journal.pone.0089645
381. Zhang Z., Zhang X., Lin Z., Wang J., Xu M., Lai J., Yu J., Lin Z., (2018). The Genetic Architecture of Nodal Root Number in Maize. *Plant Journal*, 93(6), 1032–1044. <https://doi.org/10.1111/tpj.13828>
382. Zhao F., Zhang D., Zhao Y., Wang W., Yang H., Tai F., Li C., Hu X., (2016). The difference of physiological and proteomic changes in maize leaves adaptation to drought, heat, and combined both stresses. *Front Plant Sci.* <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01471>
383. Zhao T., Dai A., (2015). The magnitude and causes of global drought changes in the twenty-first century under a low-moderate emissions scenario. *Journal of Climate*, 28(11), 4490–4512. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-14-00363.1>
384. Zhao T.J., Sun S., Liu Y., Liu J.M., Liu Q., Yan Y.B., Zhou H.M., (2006). Regulating the drought responsive element (DRE)-mediated signaling pathway by synergic functions of trans active and transinactive DRE binding factors in Brassica napus. *Journal of Biological Chemistry*, 281:10752–10759

385. Zheng X., Li Q., Li C., An D., Xiao Q., Wang W., Wua Y., (2019). Intra-kernel reallocation of proteins in maize depends on VP1-mediated scutellum development and nutrient assimilation. *Plant Cell*, 31(11), 2613–2635. <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00444>
386. Zhu J., (2016) .Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell* 167(2):313–324. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>
387. Zhu J., Zhou Y., Li J., Li H., (2021). Genome-Wide Investigation of the Phospholipase C Gene Family in *Zea mays*. *Frontiers in Genetics* 11:611414. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.611414>
388. Zhu X.M., Shao X.Y., Pei Y.H., Guo X.M., Li J., Song X.Y., Zhao M.A., (2018). Genetic Diversity and Genome-Wide Association Study of Major Ear Quantitative Traits Using High-Density SNP in Maize. *Frontiers in Plant Science*, 9. doi:10.3389/fpls.2018.00966
389. Zhu Z., Zhang F., Hu H., Bakshi A., Robinson M. R., Powell J. E., Montgomery G. W., Goddard M. E., Wray N. R., Visscher P. M., Yang J., (2016). Integration of summary data from GWAS and eQTL studies predicts complex trait gene targets. *Nature Genetics*, 48(5), 481–487. <https://doi.org/10.1038/ng.3538>
390. Zila C., Ogut F., Romay M., Gardner C., Buckler E., Holland J., (2014). Genome-wide association study of Fusarium ear rot disease in the U.S.A. maize inbred line collection. *BMC Plant Biol* 14: 1-15

Annexes

Annexe 1. A. Gènes candidats détectés relatifs à différents stress et processus biologiques ainsi que leur implication.

Gène	Fonction	Voie métabolique	Etudes antérieures	Implication
Zm00001d034224	Glutathione S-transferase family protein		Sekhon <i>et al.</i> , 2019	Gène candidat associé avec la senescence des feuilles chez le maïs.
Zm00001d049175	OSJNBa0043A12.20-like protein		Badji <i>et al.</i> , 2020	Gène candidat associé à la chenille légionnaire d'automne (FAW), <i>Spodoptera frugiperda</i> Smith (Lepidoptera, Noctuidae)
Zm00001d049179	TRIBOA-glucoside methyltransferase	DIMBOA-glucoside biosynthesis	Tamiru <i>et al.</i> , 2020	Gène candidat significativement associé au caractère de défense indirecte.
Zm00001d049187	6-phosphogluconate dehydrogenase, decarboxylating	pentose phosphate pathway (oxidative branch) I	Trevisan <i>et al.</i> , 2015	Gène de réponse au nitrate
Zm00001d049191	2,3-diketo-5-methylthio-1-phosphopentane enolase	S-methyl-5-thio- α -D-ribose 1-phosphate degradation	Sekhon <i>et al.</i> , 2019	Gene candidat associé avec la senescence des feuilles chez le maïs.
Zm00001d038676	xyloglucan 6-xylosyltransferas	xyloglucan biosynthesis/cellulose biosynthesis	Zhang H. <i>et al.</i> , 2020	Gène de réponse au stress hydrique.
Zm00001d038695	gibberellin 2-oxidase	gibberellin inactivation I (2β -hydroxylation)	Wang <i>et al.</i> , 2020a Forestan <i>et al.</i> , 2019	Surexprimé après un stress thermique dans les jeunes épis de maïs. Gène impliqué dans le contrôle de la floraison par la régulation de l'homéostasie des gibbérellines.
Zm00001d038717	lbd33 - LBD-transcription factor 33		Frey <i>et al.</i> , 2020	Gène exprimé dans des conditions de froid et de contrôle chez le maïs, et surexprimé au contrôle.
Zm00001d034129	Peroxidase 73		Li Y. <i>et al.</i> , 2020	Gène commun lié au stress causé par le froid et la chaleur.
Zm00001d034160	glk44 - G2-like-transcription factor 44		Wang <i>et al.</i> , 2020a	Protéine de la famille MYB chez le maïs.
Zm00001d023757	NAD(P)H-quinone oxidoreductase subunit U chloroplastic		Chai <i>et al.</i> , 2019	Gène candidat associé à la sénescence des feuilles.
Zm00001d002707	UDP-glucose:cis-zeatin O- β -D-glucosyltransferase	cytokinin-O-glucosides biosynthesis	Veach <i>et al.</i> , 2003	Très similaire à Evm.model.chr7.511 (gène UGT) qui a montré une plus grande expression dans la

				racine du lotus tempéré.
Zm00001d002723	mlkg1 - Maize LINC KASH Grass-specific1		Gumber <i>et al.</i> , 2019	Gène du maïs codant pour le complexe LINC (linker of nucleoskeleton to cytoskeleton). Il relie le cytoplasme au nucléoplasme, a pour fonction de maintenir la forme et l'architecture du noyau et régule la dynamique des chromosomes pendant la division cellulaire.
Zm00001d002736	9-cis- β -carotene 9',10'-cleavage dioxygenase	5-deoxystrigol biosynthesis	Vidotti <i>et al.</i> , 2019	Gène candidat impliqué dans la variation génotypique des hybrides de maïs aux bactéries favorisant la croissance (PGPB) d' <i>Azospirillum brasilense</i> . Associé au caractère de longueur spécifique des racines (SRL).
Zm00001d042471	General transcription factor 2-related zinc finger protein		Wang <i>et al.</i> , 2019	Gène impliqué dans le métabolisme de la lysine qui était régulé à la hausse après la pollinisation.
Zm00001d042482	bHLH-transcription factor 132		Vendramin <i>et al.</i> , 2020	Appartient à la famille des gènes bHLH qui est une grande famille de facteurs de transcription conservés contrôlant divers stress abiotiques.
Zm00001d035993	urate permease	nucleobase ascorbate transport I	Chai <i>et al.</i> , 2018	Appartient à la famille de gènes Nucleobase : cation symporter 2 NCS2, impliqués dans divers processus de développement et réponses aux stress abiotiques.
Zm00001d036003	dbp4 - DRE-binding protein4		Li Y. <i>et al.</i> , 2020	C'est une protéine de l'élément de réponse à la sécheresse (DREBs), appartenant à la famille ERF, un important régulateur impliqué dans les stress du froid et de la chaleur. Ce gène était régulé dans des conditions de froid et de chaleur dans cette étude.
Zm00001d021163	nbc19 - nucleobase:cation symporter19		Chai <i>et al.</i> , 2018	Appartient à la famille de gènes Nucleobase : cation symporter 2 NCS2, impliqués dans divers processus de développement et réponses aux stress abiotiques.

Zm00001d021177	hypothetical protein		Watkins <i>et al.</i> , 2020	Othologue de AT1G21500 dans <i>Arabidopsis thaliana</i> .
Zm00001d021188	Flowering time control protein FPA		Mazaheri <i>et al.</i> , 2019	La protéine de contrôle du temps de floraison (protéine régulatrice) et un gène candidat associé au diamètre de la tige. Ce gène codait des éléments régulateurs transcriptionnels et post-transcriptionnels. la hauteur des plantes. Un orthologue de ce gène chez <i>Brachypodium</i> (Fpa) est un gène du temps de floraison bien caractérisé. Fpa réduit au silence un large éventail de gènes, dont un gène inhibiteur de la floraison (Flc).
Zm00001d021952	Calcium-dependent lipid-binding (CaLB domain) family protein		Hu <i>et al.</i> , 2020	Gène impliqué dans le métabolisme des protéines
Zm00001d021961	ache1 - acetylcholinesterase1		Yamamoto <i>et al.</i> , 2011	C'est un gène ACHE impliqué dans la tolérance à la chaleur du maïs.
Zm00001d021974	Arabinosyltransferase RRA3		López-Malvar <i>et al.</i> , 2021b	Gène candidat associé aux caractéristiques des composants de la paroi cellulaire.
Zm00001d008569	Delta(7)-sterol-C5(6)-desaturase 1		Klein <i>et al.</i> , 2020	Homologue de Os01g0134500 chez le riz. Les gènes candidats impliqués dans le métabolisme des brassinostéroïdes ont été associés à divers paramètres liés à la surface des vaisseaux du métaxylème en conditions de contrôle chez le maïs.
Zm00001d011953	arftf25 - ARF-transcription factor 25		Chen <i>et al.</i> , 2017	Gène candidat pour le QTL majeur conférant la résistance à la GSR (<i>Gibberella stalk rot</i> (GSR)), il code pour un facteur de réponse d'auxine.
Zm00001d012535	Putative bifunctional inhibitor/LTP/seed storage protein family		Castorina <i>et al.</i> , 2020	Ce gène a un rôle dans la liaison et le transport des monomères d'acides gras, de la cutine et de la cire. C'est un gène candidat impliqué dans le métabolisme des lipides pour la biosynthèse de la

				cuticule chez le maïs.
Zm00001d012544	myb74 - MYB-transcription factor 74		Li <i>et al.</i> , 2019	Appartient à la famille TCP. Zm00001d012544, orthologue pour le maïs de OsGAMYB dans le riz qui a des fonctions essentielles dans le développement des organes floraux et du pollen dans le riz. De plus, Zm00001d012544 est fortement exprimé dans l'anthère du maïs, ce qui suggère qu'il pourrait être un régulateur important du développement de l'anthère du maïs.
Zm00001d012561	Cystatin2		Tamiru <i>et al.</i> , 2020	Gène candidat significativement associé à la défense indirecte contre l'œuf de stemborra.
Zm00001d012591	putative nucleoredoxin 1		Horvath <i>et al.</i> , 2019	Gène exprimé dans des conditions contrôlées et sur le terrain dans une étude sur la tolérance aux mauvaises herbes chez le maïs.
Zm00001d012640	Jacalin-related lectin 3		Liu <i>et al.</i> , 2019	Gène candidat potentiel impliqué dans les caractéristiques de la taille des grains de maïs.
Zm00001d012641	cko4b - cytokinin oxidase4b		Wang <i>et al.</i> , 2020a Pan <i>et al.</i> , 2019	Gène lié aux hormones et au stress thermique. Zm00001d012641 a été régulé à la baisse après un stress thermique. C'est un gène clé impliqué dans les stress biotiques et abiotiques.
Zm00001d052101	chaperonin10		Zenda <i>et al.</i> , 2019	Un gène sensible à la sécheresse qui a été régulé et impliqué dans l'homéostasie redox.
Zm00001d052111	DENN (AEX-3) domain-containing protein		Badji <i>et al.</i> , 2020	Gène candidat impliqué dans la résistance aux insectes nuisibles.
Zm00001d052138	E3 ubiquitin-protein ligase COP1		Zhang H. <i>et al.</i> , 2020	Un gène majeur responsable de la variation de la longueur de l'épi chez le maïs et un gène candidat lié

				au développement du méristème.
Zm00001d052139	nrr5 - nitrate reductase5)	nitrate reduction II (assimilatory)	Zenda <i>et al.</i> , 2019	Gène sensible à la sécheresse au stade de plantule qui a été régulé à la baisse.
Zm00001d017240	thioredoxin reductase	thioredoxin pathway	Chen <i>et al.</i> , 2019)	Un gène impliqué dans l'élimination des ROS et l'amélioration de la stabilité du processus biochimique de la membrane plasmique, lié au métabolisme de la proline, a été régulé à la hausse pour améliorer la tolérance à la sécheresse.
Zm00001d017241	toc2 - timing of cab expression2		Han <i>et al.</i> , 2020	Un gène associé à la variation du temps de floraison.
Zm00001d017251	fatty aldehyde decarboxylase	cuticular wax biosynthesis	Castorina <i>et al.</i> , 2020	Un gène affecté à la biosynthèse de la subérine, de la cire et de la cutine. Il était régulé après un stress de sécheresse pendant la phase juvénile de la croissance du maïs.
Zm00001d017258	scoal1 - succinyl-CoA ligase1		Liu <i>et al.</i> , 2019	Un important gène TCA (acide tricarboxylique), associé au développement des racines. La surexpression de ce gène a significativement raccourci la longueur de la racine primaire, ce qui suggère que des niveaux d'expression élevés de ces gènes du cycle TCA pourraient provoquer certains effets négatifs sur les mitochondries et finalement inhiber la croissance des racines.
Zm00001d035041	Phospholipase SGR2		Fox <i>et al.</i> , 2020	Zm00001d035041 est une protéine d'interaction potentielle de ZmPIP2;5 impliquée dans le trafic.
Zm00001d035053	mads45 - MADS-transcription factor 45		Vendramin <i>et al.</i> , 2020	Facteur de transcription (TF) régulé à la hausse chez le maïs en réponse à l'ABA (acide abscissique).
Zm00001d035055	Peroxisome R15		Pan <i>et al.</i> , 2020	Un gène impliqué dans la réponse aux stress biotiques et abiotiques.
Zm00001d022079	nbc21 - nucleobase:cation symporter21		Chai <i>et al.</i> , 2018	Appartient à la famille de gènes Nucleobase : cation symporter 2 NCS2, impliqués dans divers processus de développement et réponses aux stress abiotiques.

Annexes

Zm00001d022084	B12D protein		Hagemeyer, 2018	Un orthologue du riz impliqué dans la tolérance à l'inondation pendant la germination des graines et la croissance précoce des plantules de riz et il était surexprimé
Zm00001d002100	OSJNBa0033G05.6-like protein	flavonoid biosynthesis	Klein <i>et al.</i> , 2020	Un gène impliqué dans le métabolisme de l'éthylène et qui était significativement associé à la surface totale des vaisseaux du métaxylème des racines sous stress hydrique.
Zm00001d002126	loricrin-related		Zenda <i>et al.</i> , 2019	Gène de réponse à la sécheresse qui a été régulé à la baisse après le traitement de la sécheresse.
Zm00001d002143	bzip27 - bZIP-transcription factor 27		Vendamin <i>et al.</i> , 2020 Zheng <i>et al.</i> , 2019	Familles de facteurs de transcription (TF) (Myeloblastosis (MYB)) régulées à la hausse en réponse à la phytohormone acide abscisique. Associé à la biosynthèse des phénylpropanoïdes, qui est une voie sensible au stress.
Zm00001d002199	Cyclic nucleotide-gated ion channel 9		Liu <i>et al.</i> , 2021	Identifié comme un gène pivot, les kinases réceptrices, un autre type vital de protéines membranaires, ont été trouvées exprimées de façon différentielle en réponse au stress de la sécheresse chez le maïs.
Zm00001d053739	Heptahelical transmembrane protein 2		Du <i>et al.</i> , 2020	Un gène associé à l'induction de cals de maïs au stade précoce.
Zm00001d037073	hct3 - hydroxycinnamoyltransferase3	phenylpropanoid biosynthesis	Wang <i>et al.</i> , 2019	Un gène impliqué dans les voies métaboliques du phénylpropène (K00940) et des flavonoïdes (K00941), codant les enzymes en aval du métabolisme de la phénylalanine, a été régulé à la baisse, inhibant ainsi la dégradation de la phénylalanine.

Annexes

Zm00001d037079	glutathione peroxidase	glutathione-peroxide redox reactions	Hu <i>et al.</i> , 2020	Un gène impliqué dans le système de piégeage des ROS (Reactive oxygen species). Il était sous-exprimé dans le traitement de l'engorgement.
Zm00001d037112	root-specific kinase 1		Rogers et Benfey, 2015 Kuki <i>et al.</i> , 2020	Impliqué dans la résistance à la pourriture de l'épi, maladie de la pourriture de l'épi causée par <i>Fusarium verticillioides</i> . Le modèle de gène Zm00001d037112 code pour une protéine kinase spécifique aux racines, qui s'est avérée être associée aux réponses au stress abiotique.
Zm00001d037240	dhar4 - glutathione dehydroascorbate reductase4		Lopez Malvar <i>et al.</i> , 2020a,b	Ce gène est suggéré comme un candidat probable pour le QTL détecté pour l'ADF (acid detergent fiber), un trait de digestibilité du fourrage. .
Zm00001d037273	Peptide methionine sulfoxide reductase msrB		Jagtap <i>et al.</i> , 2020	Un gène impliqué dans la réponse au stress thermique (HSR)
Zm00001d037278	diphosphate:fructose-6-phosphate 1-phosphotransferase	glycolysis IV (plant cytosol)	Wang <i>et al.</i> , 2019	Un gène impliqué dans le métabolisme des glucides, il a été régulé à la hausse
Zm00001d044994	Transmembrane amino acid transporter family protein		Manzelli <i>et al.</i> , 2018	Transporteur d'acides aminés, impliqué dans l'utilisation de l'azote chez le maïs.
Zm00001d003749	Aluminum-activated malate transporter 8		Gonçalves <i>et al.</i> , 2020	Orthologue de AT1G18420 chez <i>Arabidopsis thaliana</i> , impliqué dans les mécanismes locaux et systémiques de détection du phosphate inorganique (P) dans les racines.
Zm00001d003797	Ferredoxin-3 chloroplastic		Ogden <i>et al.</i> , 2020	Une protéine spécifique de réponse à la sécheresse du génotype RTx430 de <i>Sorghum bicolor</i> (génotype tolérant à la sécheresse avant floraison), impliquée dans la production de ferredoxines piégeant les ROS (espèces réactives de l'oxygène), qui est un mécanisme de tolérance à la sécheresse.
Zm00001d003850	putative BOI-related E3 ubiquitin-protein ligase 2		Zenda <i>et al.</i> , 2019	Un gène de réponse à la sécheresse, il est régulé par le haut en cas de stress hydrique.
Zm00001d013415	Receptor-like kinase TMK2		Zhang H. <i>et al.</i> ,	gène candidat de tolérance

			2020	aux basses températures pendant la germination du maïs. Associé à RGL : longueur relative de germination et RSVI : Indice relatif de vitalité simple.
Zm00001d013420	P-loop containing nucleoside triphosphate hydrolase superfamily protein		Liu <i>et al.</i> , 2019	Identifié comme gène candidat de sensibilité au nicosulfuron (Nss) chez le maïs.
Zm00001d018366	emb17 - embryo defective17		Dai <i>et al.</i> , 2021 Watkins <i>et al.</i> , 2020	Gène essentiel pour le développement du grain de maïs. Orthologue de AT2G24060 chez <i>Arabidopsis thaliana</i> , protéine associée à l'ARNm codant pour la protéine du centre de réaction D1 du Photosystème II dans les chloroplastes végétaux.
Zm00001d018394	dbptf2 - DBP-transcription factor 2		Klein <i>et al.</i> , 2020	On a constaté que la protéine phosphatase 2C se liant à l'ADN (DBPTF2) était associée à la surface médiane des vaisseaux du métaxylème des racines, tant dans les traitements bien arrosés que dans les traitements de stress.
Zm00001d018401	ptac17 - plastid transcriptionally active17		Watkins <i>et al.</i> , 2020	Orthologue de AT1G80480 chez <i>Arabidopsis thaliana</i> , protéine associée à l'ARNm codant pour la protéine du centre de réaction D1 du Photosystème II dans les chloroplastes végétaux.
Zm00001d038608	gras62 - GRAS-transcription factor 62		Shneider <i>et al.</i> , 2020	Un gène associé à la (taille moyenne des cellules corticales dans le cortex racinaire entier) CCS dans des conditions bien arrosées s'est avéré être régulé à la hausse dans le maïs cultivé avec un faible taux de phosphore (P) (Su <i>et al.</i> , 2014).
Zm00001d038625	hydrogen sulfide:ferredoxin oxidoreductase	sulfate reduction II (assimilatory)	Chorianopoulou <i>et al.</i> , 2020	Ce gène a été détecté à la fois dans les feuilles et les racines avant et après l'ajout de sulfate.
Zm00001d011377	aas13 - auxin amido synthetase13		Borrego et kolomiets. 2016	Un gène des enzymes JAR1 (JASMONATE RESISTANT1).

Annexes

Zm00001d011388	putative sugar phosphate/phosphate translocator		Mahmoud <i>et al.</i> , 2020	Gène codant pour les transporteurs de phosphate.
Zm00001d011406	hsftf25 - HSF-transcription factor 25		Vendramin <i>et al.</i> , 2020	Facteur de transcription appartenant à la famille HSFTF (Heat Shock Factor transcription factor), régulé à la baisse en réponse à l'ABA.
Zm00001d012097	Pentatricopeptide repeat-containing protein		Liang <i>et al.</i> , 2019	Il s'agit d'un gène PPR (pentatricopeptide repeat gene) dont les fonctions biologiques sont très liées à la régulation post-transcriptionnelle dans les mitochondries et les chloroplastes (Barkan and small, 2014).
Zm00001d012103	fructose biphosphate aldolase	Calvin-Benson-Bassham cycle	Yu <i>et al.</i> , 2020	Ce gène est impliqué dans la voie de la glycolyse/gluconéogenèse, qui produit de l'énergie et recycle le carbone pour que d'autres voies survivent, a été trouvée régulée à la hausse, indiquant le rôle central sous-jacent de cette voie dans le stress de l'engorgement en réponses précoces, tardives et à long terme.
Zm00001d012128	arr7 - ARR-B-transcription factor 7		Warman <i>et al.</i> , 2020	Protéine régulatrice.
Zm00001d012159	glu4 - beta-glucosidase4		Sekhon <i>et al.</i> , 2019	orthologue à Arabidopsis BGLU42 (Zamioudis <i>et al.</i> , 2014) et au riz Os1bglu4 (Rouyi <i>et al.</i> , 2014), L'activité b-glucosidase augmente pendant la sénescence des feuilles d'Arabidopsis (Patro <i>et al.</i> , 2014) elle pourrait avoir un rôle dans la signalisation du sucre.
Zm00001d012170	Calreticulin-3		Hu <i>et al.</i> , 2020	Un gène impliqué dans le métabolisme des protéines.
Zm00001d039631	gl13 - glossy13		Castorina <i>et al.</i> , 2020	Ce gène a un rôle dans la liaison et le transport des monomères d'acides gras, de cutine et de cire (biosynthèse de la cuticule). monomères (biosynthèse de la cuticule), il était régulé à la hausse après la sécheresse.
Zm00001d039635	bzr6 - BZR-transcription factor 6		Liu <i>et al.</i> , 2018	Appartient à la famille des gènes BES1, les facteurs de

Annexes

				transcription BES1 sont essentiels à la transduction du signal des BR (brassinostéroïdes (BRs)). Les brassinostéroïdes (BRs) sont des phytohormones essentielles à la croissance et au développement des plantes.
Zm00001d025764	Endoglucanase 7		Yao <i>et al.</i> , 2020	Gènes candidats pour la résistance à la pourriture de l'épi dû au Fusarium chez le maïs.
Zm00001d029699	gst42 - glutathione transferase42		Pan <i>et al.</i> , 2019	Un gène impliqué dans la réponse à l'alimentation des larves de l'herbivore <i>Holotrichia parallela</i>
Zm00001d029702	Glutathione S-transferase U16		Pinto <i>et al.</i> , 2019	Le gène de la GST étant régulé à la baisse après un stress à l'aluminium, la GST pourrait jouer un rôle dans l'atténuation de la toxicité de l'aluminium par les racines du maïs.
Zm00001d029707	gst38 - glutathione transferase38		Li Y. <i>et al.</i> , 2020	Un gène GST a été induit et régulé à la hausse après un stress thermique.
Zm00001d029715	alpha/beta-Hydrolases superfamily protein		Griffiths <i>et al.</i> , 2020	Un gène impliqué dans la réponse à un stimulus abiotique.
Zm00001d007161	Peroxidase 52		Yu <i>et al.</i> , 2020	Gène impliqué dans la réponse au stress d'engorgement dans les racines de maïs.
Zm00001d007181	Calcium-binding protein CML42		Li Y. <i>et al.</i> , 2020	Ce gène a été régulé à la hausse sous le stress du froid et de la chaleur.
Zm00001d007188	ETHYLENE INSENSITIVE 3-like 2 protein		Vendramin <i>et al.</i> , 2020	Facteur de transcription (TF) régulé à la baisse après l'induction d'ABA.
Zm00001d007190	Zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein		Li Y. <i>et al.</i> , 2020	Ce gène a montré de faibles niveaux d'expression à chaque étape de la formation des graines chez le maïs.
Zm00001d007191	myb110 - MYB-transcription factor 110		Li Y. <i>et al.</i> , 2020	Ce gène a montré de faibles niveaux d'expression à chaque étape de la formation des graines chez le maïs.

Zm00001d007194	Calmodulin-7		Li Y. <i>et al.</i> , 2020	Ce gène était fortement exprimé pendant toute la période de développement de l'embryon et de l'endosperme chez le maïs.
Zm00001d007196	dihydrofolate reductase	folate transformations II	Li Y. <i>et al.</i> , 2020	Gène fonctionnel potentiel associé de manière significative à l'ETB (ear tip-barrenness in maize) stérilité de l'extrémité de l'épi chez le maïs.
Zm00001d007207	putative protein phosphatase 2C 5		Li Y. <i>et al.</i> , 2020	Ce gène a montré de faibles niveaux d'expression à chaque étape de la formation des graines chez le maïs.
Zm00001d007215	26S proteasome regulatory subunit 4 homolog A		Dong <i>et al.</i> , 2020	Détectée chez les hybrides tolérants au stress hydrique pendant le stade de remplissage du grain de maïs, une protéine différenciellement abondante (DAP), impliquée dans la réponse au stress hydrique.
Zm00001d007229	phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate lipase C	"D-myo-inositol (1,4,5)-trisphosphate biosynthesis"	Zhu <i>et al.</i> , 2021	Appartient à la famille des gènes PLC chez le maïs. Famille de phospholipase C qui est l'une des principales enzymes hydrolytiques dans le métabolisme du phosphoinositide et joue un rôle important dans une variété de processus de transduction de signaux répondant à la croissance, au développement et au stress des plantes.
Zm00001d007242	Thioredoxin superfamily protein		Sandhu <i>et al.</i> , 2020	Un gène candidat associé à la tolérance au sel chez le maïs. Associé de manière significative au rapport poids des racines/poids des pousses RW/SW.
Zm00001d007251	Adenine/guanine permease AZG2		Chai <i>et al.</i> , 2018	Ce gène appartient à la famille des gènes Nucléobase : cation symporter 2 NCS2 impliqués dans divers

Annexes

				processus de développement et réponses aux stress abiotiques.
Zm00001d007267	lhcb5 - light harvesting chlorophyll a/b binding protein5		Li Y. <i>et al.</i> , 2020	Gène candidat identifié comme possible gène pivot impliqué dans les stress de température et principalement impliqué dans la photosynthèse.

Annexe 1. B. Liste des gènes candidats détectés ainsi que leur fonction annotée

Gène	Fonction	Gène	Fonction	Gène	Fonction
Zm00001d034188	Cold-regulated 413 plasma membrane protein 2	Zm00001d034218	cytochrome c oxidase	Zm00001d042445	te1 - terminal ear1
Zm00001d034189	CASP-like protein 12	Zm00001d034219	hypothetical protein	Zm00001d042446	KDEL-tailed cysteine endopeptidase CEP1
Zm00001d034190	hypothetical protein	Zm00001d034220	General transcription factor 2-related zinc finger protein	Zm00001d042447	jmj18 - JUMONJI-transcription factor 18
Zm00001d034191	Electron transporter	Zm00001d034221	Formin-like protein 18	Zm00001d042448	GPI transamidase component PIG-S-related
Zm00001d034192	lem1 - lethal embryo mutant1	Zm00001d034222	hypothetical protein	Zm00001d042449	BCL-2 binding anthanogene-1
Zm00001d034193	uncharacterized	Zm00001d034223	40S ribosomal protein S29	Zm00001d042450	tetratricopeptide repeat (TPR)-containing protein
Zm00001d034194	BTB/POZ domain-containing protein	Zm00001d034224	Glutathione S-transferase family protein	Zm00001d042451	Vacuolar protein sorting-associated protein 53 A
Zm00001d034195	Calmodulin-like protein 41	Zm00001d034225	Oxysterol-binding protein-related protein 3B	Zm00001d042452	glucosylceramide synthase
Zm00001d034196	ccs1 - C-type cytochrome synthesis protein1	Zm00001d034229	uncharacterized	Zm00001d042453	fructose bisphosphate aldolase
Zm00001d034197	hypothetical protein	Zm00001d034230	hypothetical protein	Zm00001d042454	PSRP4
Zm00001d034198	Protein PHLOEM PROTEIN 2-LIKE A10	Zm00001d034231	xylose isomerase	Zm00001d042455	RING/U-box superfamily protein
Zm00001d034199	bzip26 - bZIP-transcription factor 26	Zm00001d034232	uncharacterized	Zm00001d042460	abi31 - ABI3-VP1-transcription factor 31
Zm00001d034200	RNA-binding protein 1	Zm00001d034234	putative anion transporter 3 chloroplastic	Zm00001d042461	Leucine zipper protein-like
Zm00001d034201	RNA-binding protein 1	Zm00001d034236	uncharacterized	Zm00001d042462	hypothetical protein
Zm00001d034203	cellulose synthase	Zm00001d034237	putative LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase	Zm00001d042463	arr6 - ARR-B-transcription factor 6
Zm00001d034204	ereb184 - AP2-EREBP-transcription factor 184	Zm00001d049175	OSJNBa0043A12.20-like protein	Zm00001d042464	hypothetical protein
Zm00001d034205	xyloglucan 6-xylosyltransferase	Zm00001d049176	OSJNBa0043A12.20-like protein	Zm00001d042467	3-hydroxyisobutyrate dehydrogenase
Zm00001d034206	hypothetical protein	Zm00001d049177	hypothetical protein	Zm00001d042468	smc2 - structural maintenance of chromosomes2
Zm00001d034207	myb domain protein 68	Zm00001d049178	Pyridoxal phosphate (PLP)-dependent transferase superfamily protein	Zm00001d042469	hypothetical protein
Zm00001d034208	Exocyst complex component SEC15A	Zm00001d049179	TRIBOA-glucoside methyltransferase	Zm00001d042470	Protein kinase superfamily protein
Zm00001d034209	hypothetical protein	Zm00001d049180	hypothetical protein	Zm00001d042471	General transcription factor 2-related zinc finger protein
Zm00001d034212	hb8 - Homeobox-transcription factor 8	Zm00001d049181	TRIBOA-glucoside methyltransferase	Zm00001d042472	gras7 - GRAS-transcription factor 7
Zm00001d034213	hypothetical protein	Zm00001d049183	Alpha-ketoglutarate-dependent dioxygenase alkB	Zm00001d042473	Peptide transporter PTR2

Zm00001d034214	Inositol transporter 4	Zm00001d049184	uncharacterized	Zm00001d042474	putative carboxylesterase 11
Zm00001d034215	DNA-directed RNA polymerase 3 chloroplastic, partial	Zm00001d049185	hypothetical protein	Zm00001d042475	putative thimet oligopeptidase
Zm00001d034216	hypothetical protein	Zm00001d049186	MYND finger family protein	Zm00001d042476	Acid phosphatase/vanadium-dependent haloperoxidase-related protein
Zm00001d034217	Lectin-like receptor kinase 7	Zm00001d049187	6-phosphogluconate dehydrogenase, decarboxylating	Zm00001d042477	uncharacterized
Zm00001d049189	DC2 protein	Zm00001d049188	dihydrofolate reductase	Zm00001d042478	GDP-L-galactose phosphorylase
Zm00001d049190	mcm7 - minichromosome maintenance7	Zm00001d038675	starch, water dikinase	Zm00001d042479	Acid phosphatase/vanadium-dependent haloperoxidase-related protein
Zm00001d049191	2,3-diketo-5-methylthio-1-phosphopentane enolase	Zm00001d038676	xyloglucan 6-xylosyltransferase	Zm00001d042480	U-box domain-containing protein 7
Zm00001d049192	chaperone protein dnaJ-related	Zm00001d038678	hypothetical protein	Zm00001d042481	OTU domain-containing protein
Zm00001d049193	SAP domain-containing protein	Zm00001d038680	cle22 - clavata3/esr-related22	Zm00001d042482	bHLH-transcription factor 132
Zm00001d049194	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d038681	hypothetical protein	Zm00001d042483	hypothetical protein
Zm00001d049195	BEACH domain-containing protein C2	Zm00001d038682	PLASMODESMATA CALLOSE-BINDING PROTEIN 2	Zm00001d042485	asparaginase
Zm00001d049196	smk4 - small kernel4	Zm00001d038683	tcptf23 - TCP-transcription factor 23	Zm00001d035986	ARM repeat superfamily protein
Zm00001d049197	ELMO/CED-12 family protein	Zm00001d038684	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein	Zm00001d035987	Putative DUF594 domain containing family protein
Zm00001d049199	hypothetical protein	Zm00001d038685	putative magnesium transporter NIPA6	Zm00001d035988	hypothetical protein
Zm00001d049201	jasmonoyl-isoleucine-12-hydroxylase	Zm00001d038686	rp133 - 50S ribosomal protein L33	Zm00001d035989	Pentatricopeptide repeat-containing protein mitochondrial
Zm00001d049202	hypothetical protein	Zm00001d038687	Beta-arabinofuranosyltransferase RAY1	Zm00001d035992	Putative receptor-like protein kinase family protein
Zm00001d049203	putative pentatricopeptide repeat-containing protein At5g52630	Zm00001d038688	rop6 - Rho-related protein6	Zm00001d035993	urate permease
Zm00001d049204	hypothetical protein	Zm00001d038689	Proline iminopeptidase	Zm00001d035994	gibberellin 2-oxidase
Zm00001d049205	uncharacterized	Zm00001d038690	CBL-interacting serine/threonine-protein kinase 18	Zm00001d035995	hypothetical protein
Zm00001d049206	Cell division control protein 2(CCD2)-related protein kinase-like	Zm00001d038691	tubtf5 - TUB-transcription factor 5	Zm00001d035997	Calmodulin-binding protein 60 A
Zm00001d038662	60S ribosomal protein L34-3	Zm00001d038692	hypothetical protein	Zm00001d035999	BAG family molecular chaperone regulator 1
Zm00001d038664	e2f14 - E2F-DP-transcription factor 214	Zm00001d038693	Dof zinc finger protein DOF1.5	Zm00001d036000	sucrose phosphate synthase
Zm00001d038665	tyrosine decarboxylase	Zm00001d038694	chelirubine reductase	Zm00001d036001	Peroxisomal membrane protein 11C
Zm00001d038666	Anaphase-promoting complex subunit 4	Zm00001d038695	gibberellin 2-oxidase	Zm00001d036002	hypothetical protein
Zm00001d038667	Protein BREAST CANCER SUSCEPTIBILITY 1-like protein	Zm00001d038696	uncharacterized	Zm00001d036003	dbp4 - DRE-binding protein4
Zm00001d038668	S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferase superfamily protein	Zm00001d038698	arftf23 - ARF-transcription factor 23	Zm00001d036004	SET domain-containing protein

Zm00001d038669	uncharacterized	Zm00001d038699	O-methyltransferase ZRP4	Zm00001d036006	hypothetical protein
Zm00001d038670	uncharacterized	Zm00001d038700	O-methyltransferase ZRP4	Zm00001d036008	cdpk14 - calcium dependent protein kinase14
Zm00001d038671	Topoisomerase II-associated protein PAT1	Zm00001d038701	hypothetical protein	Zm00001d036010	Oligopeptide transporter 7
Zm00001d038672	Putative AGC protein kinase family protein	Zm00001d038702	O-methyltransferase ZRP4	Zm00001d036013	LIMR family protein
Zm00001d038673	S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferase superfamily protein	Zm00001d038703	O-methyltransferase ZRP4	Zm00001d021153	P-loop containing nucleoside triphosphate hydrolase superfamily protein
Zm00001d038674	uncharacterized	Zm00001d038704	Transcription factor VOZ1	Zm00001d021156	hypothetical protein
Zm00001d038707	hypothetical protein	Zm00001d038705	uncharacterized	Zm00001d021157	uncharacterized
Zm00001d038708	Proline-rich receptor-like protein kinase PERK15	Zm00001d038706	hypothetical protein	Zm00001d021160	hypothetical protein
Zm00001d038709	Ras-related protein RABG3f	Zm00001d034115	hypothetical protein	Zm00001d021162	polymerase delta 4
Zm00001d038712	hypothetical protein	Zm00001d034116	Transcription initiation factor IIB-2, partial	Zm00001d021163	nbcs19 - nucleobase:cation symporter19
Zm00001d038714	ofp29 - OVATE-transcription factor 29	Zm00001d034117	Actin-like ATPase superfamily protein	Zm00001d021164	bhlh109 - bHLH-transcription factor 109
Zm00001d038717	lbd33 - LBD-transcription factor 33	Zm00001d034118	N,N-dihydroxy-L-tyrosine carboxy-lyase	Zm00001d021166	Proton pump-interactor 1
Zm00001d038718	hb2 - hemoglobin2	Zm00001d034119	hypothetical protein	Zm00001d021167	UDP-glycosyltransferase 74B1
Zm00001d038719	DNA double-strand break repair rad50 ATPase	Zm00001d034120	Rubisco methyltransferase family protein	Zm00001d021168	UDP-glycosyltransferase 74B1
Zm00001d038720	hypothetical protein	Zm00001d034123	uncharacterized	Zm00001d021169	Ankyrin repeat family protein
Zm00001d038721	hypothetical protein	Zm00001d034124	putative prolyl 4-hydroxylase 9	Zm00001d021170	myo-inositol polyphosphate kinase
Zm00001d038722	hypothetical protein	Zm00001d034125	cka2 - CK2 protein kinase alpha 2	Zm00001d021171	hypothetical protein
Zm00001d038723	Eukaryotic aspartyl protease family protein	Zm00001d034126	hypothetical protein	Zm00001d021172	Ins(1,4,5)P3 5-phosphatase
Zm00001d038724	Cyclic phosphodiesterase	Zm00001d034128	Peroxidase 16	Zm00001d021173	Formin-like protein 1
Zm00001d038725	pebp7 - phosphatidylethanolamine-binding protein7	Zm00001d034129	Peroxidase 73	Zm00001d021174	uncharacterized
Zm00001d038726	TGL1	Zm00001d034131	transcriptional regulator of RNA polII SAGA subunit	Zm00001d021175	uncharacterized
Zm00001d038727	hypothetical protein	Zm00001d034132	hypothetical protein	Zm00001d021176	Disease resistance protein RPM1
Zm00001d038728	trps12 - trehalose-6-phosphate synthase12	Zm00001d034133	Protein SNOWY COTYLEDON 3	Zm00001d021177	hypothetical protein
Zm00001d038730	calcineurin B-like2	Zm00001d034137	Casein kinase II subunit alpha-4 chloroplastic	Zm00001d021178	hypothetical protein
Zm00001d038731	hypothetical protein	Zm00001d034139	SecY protein transport family protein	Zm00001d021179	hypothetical protein
Zm00001d038732	Acid phosphatase/vanadium-dependent haloperoxidase-related protein	Zm00001d034143	hagtf6 - GNAT-transcription factor 6	Zm00001d021180	BAG-associated GRAM protein 1
Zm00001d038733	Pentatricopeptide repeat-containing protein	Zm00001d034145	Zinc finger protein AZF2	Zm00001d021181	hypothetical protein

Zm00001d038734	CLP protease regulatory subunit CLPX1 mitochondrial	Zm00001d034148	Glutathione S-transferase T1	Zm00001d021182	hypothetical protein
Zm00001d038735	uncharacterized	Zm00001d034149	uncharacterized	Zm00001d021183	Sec20 family protein
Zm00001d038736	uncharacterized	Zm00001d034150	superoxide dismutase	Zm00001d021184	hypothetical protein
Zm00001d038737	serine acetyltransferase	Zm00001d034151	BTB/POZ domain-containing protein	Zm00001d021185	hypothetical protein
Zm00001d038739	Inner membrane protein oxaA	Zm00001d034152	mitogen-activated protein kinase kinase kinase 5	Zm00001d021186	Lysine histidine transporter 2
Zm00001d034113	uncharacterized	Zm00001d034153	photosystem II	Zm00001d021187	glyoxalase II
Zm00001d034114	uncharacterized	Zm00001d034155	Coatomer subunit gamma, partial	Zm00001d021188	Flowering time control protein FPA
Zm00001d034161	snrkII8 - SnRK2 serine threonine protein kinase8	Zm00001d034157	hypothetical protein	Zm00001d021191	Basic-leucine zipper (bZIP) transcription factor family protein
Zm00001d034163	dof25 - C2C2-Dof-transcription factor 25	Zm00001d034159	SWIB complex BAF60b domain-containing protein	Zm00001d021192	hypothetical protein
Zm00001d034164	Serine/threonine-protein kinase Aurora-3	Zm00001d034160	glk44 - G2-like-transcription factor 44	Zm00001d021193	hypothetical protein
Zm00001d034165	Thylakoidal processing peptidase 1 chloroplastic	Zm00001d028665	hypothetical protein	Zm00001d021195	putative sodium/metabolite cotransporter BASS6 chloroplastic
Zm00001d034166	Serine/threonine-protein kinase Aurora-3	Zm00001d028667	znf4 - zinc finger protein4	Zm00001d021196	DEAD-box ATP-dependent RNA helicase 7
Zm00001d034167	Peptidase/ serine-type peptidase	Zm00001d028668	phosphoinositide binding	Zm00001d021197	Alpha-L-fucosidase 1
Zm00001d034168	hypothetical protein	Zm00001d028669	Kinesin-like protein KIN-5B	Zm00001d021198	DNA-directed RNA polymerase 3 chloroplastic
Zm00001d034169	Helicase protein with RING/U-box domain	Zm00001d028670	Photosynthetic NDH subunit of lumenal location 1 chloroplastic	Zm00001d021935	Putative polyol transporter 1
Zm00001d034170	RNA binding	Zm00001d028671	ABC transporter B family member 6	Zm00001d021936	Putative polyol transporter 1
Zm00001d034171	hypothetical protein	Zm00001d028672	Ribosomal protein S18	Zm00001d021938	Putative polyol transporter 1
Zm00001d034172	Protein FATTY ACID EXPORT 3 chloroplastic	Zm00001d028673	putative small nuclear ribonucleoprotein G	Zm00001d021940	hypothetical protein
Zm00001d034173	Nuclear pore complex protein NUP58	Zm00001d028675	Plant-specific domain TIGR01589 family protein	Zm00001d021942	Putative polyol transporter 1
Zm00001d034174	hypothetical protein	Zm00001d028676	hypothetical protein	Zm00001d021943	hypothetical protein
Zm00001d034175	CCG-binding protein 1	Zm00001d028677	uncharacterized	Zm00001d021945	Zinc finger CCCH domain-containing protein 18
Zm00001d028649	Embryogenesis transmembrane protein-like	Zm00001d028678	indoleglycerol phosphate aldolase	Zm00001d021946	gras38 - GRAS-transcription factor 38
Zm00001d028650	uncharacterized	Zm00001d028679	Protein binding protein	Zm00001d021947	wrky1 - WRKY-transcription factor 1
Zm00001d028651	Cysteine-rich repeat secretory protein 55	Zm00001d028680	Ankyrin repeat-containing protein	Zm00001d021948	putative serine/threonine-protein kinase WNK11
Zm00001d028652	hypothetical protein	Zm00001d028685	hypothetical protein	Zm00001d021949	BTB/POZ domain-containing protein
Zm00001d028653	tgdl - dTDP-glucose dehydratase homolog csu219	Zm00001d028686	Receptor-like protein kinase HERK 1	Zm00001d021950	RNA-binding (RRM/RBD/RNP motifs) family protein
Zm00001d028654	UDP-glucose 4,6-dehydratase	Zm00001d028687	cap2 - calcium pump2	Zm00001d021951	Spotted leaf protein 11

Zm00001d028655	THO complex subunit 4B	Zm00001d028688	hypothetical protein	Zm00001d021952	Calcium-dependent lipid-binding (CaLB domain) family protein
Zm00001d028656	DNA binding protein	Zm00001d028688	ATPase, coupled to transmembrane movement of substances	Zm00001d021954	Putative MO25-like protein
Zm00001d028657	hypothetical protein	Zm00001d028690	hypothetical protein	Zm00001d021955	Rhodopsin
Zm00001d028658	Thylakoid luminal 15 kDa protein 1 chloroplastic	Zm00001d023731	uncharacterized	Zm00001d021956	hagtf33 - GNAT-transcription factor 33
Zm00001d028659	hypothetical protein	Zm00001d023732	Cyclin superfamily protein, putative	Zm00001d021957	hypothetical protein
Zm00001d028660	Acyl-CoA N-acyltransferase with RING/FYVE/PHD-type zinc finger domain	Zm00001d023733	hypothetical protein	Zm00001d021958	NADH-ubiquinone oxidoreductase 18 kDa subunit
Zm00001d028661	RNA binding protein	Zm00001d023734	grp2 - glycine-rich protein2	Zm00001d021959	ZCF37
Zm00001d028662	acetylornithine acetyltransferase	Zm00001d023735	Nitrilase-associated protein	Zm00001d021960	ZCW7
Zm00001d028664	Transcription factor bHLH112	Zm00001d023736	mads34 - MADS-transcription factor 34	Zm00001d021961	ache1 - acetylcholinesterase1
Zm00001d023739	hypothetical protein	Zm00001d023737	Universal stress protein family protein	Zm00001d021962	Threonine--tRNA ligase chloroplastic/mitochondrial 2
Zm00001d023740	mab22 - math-btb22	Zm00001d023738	vpsh26 - vacuolar protein sorting homolog26	Zm00001d021963	hypothetical protein
Zm00001d023741	Alanine--tRNA ligase	Zm00001d002715	BEACH domain-containing protein C2	Zm00001d021964	Pectin lyase-like superfamily protein
Zm00001d023742	hypothetical protein	Zm00001d002716	pre-mRNA processing ribonucleoprotein binding region-containing protein	Zm00001d021965	Peroxidase 52
Zm00001d023743	hydroxymethylglutaryl-CoA reductase	Zm00001d002717	Cell division control protein 48 homolog C	Zm00001d021966	SUMO-activating enzyme subunit 2
Zm00001d023745	Mediator of RNA polymerase II transcription subunit 36a	Zm00001d002718	gras31 - GRAS-transcription factor 31	Zm00001d021967	hypothetical protein
Zm00001d023746	hypothetical protein	Zm00001d002719	hypothetical protein	Zm00001d021968	HRT transcription factor
Zm00001d023747	hypothetical protein	Zm00001d002720	hypothetical protein	Zm00001d021970	hypothetical protein
Zm00001d023749	Prolyl endopeptidase	Zm00001d002721	extensin-like protein	Zm00001d021971	Triacylglycerol lipase
Zm00001d023750	hypothetical protein	Zm00001d002722	Ankyrin repeat family protein	Zm00001d021972	Phospholipid-transporting ATPase 2
Zm00001d023752	hypothetical protein	Zm00001d002723	mlkg1 - Maize LINC KASH Grass-specific1	Zm00001d021973	gras19 - GRAS-transcription factor 19
Zm00001d023753	hypothetical protein	Zm00001d002724	Inactive beta-amylase 9	Zm00001d021974	Arabinosyltransferase RRA3
Zm00001d023754	hypothetical protein	Zm00001d002725	Putative glucuronosyltransferase PGSIP7	Zm00001d021976	BTB/POZ domain-containing protein
Zm00001d023755	hypothetical protein	Zm00001d002726	pme36 - pectin methylesterase36	Zm00001d021977	hypothetical protein
Zm00001d023756	hypothetical protein	Zm00001d002727	acyl-[acp] thioesterase	Zm00001d021978	ARM repeat superfamily protein
Zm00001d023757	NAD(P)H-quinone oxidoreductase subunit U chloroplastic	Zm00001d002728	acyl-[acp] thioesterase	Zm00001d021979	interferon-related developmental regulator family protein / IFRD protein family
Zm00001d023758	RING-H2 finger protein ATL67	Zm00001d002729	3-oxo-dodecanoyl-ACP hydrolase	Zm00001d021980	Pentatricopeptide repeat-containing protein
Zm00001d023759	Peroxisomal (S)-2-hydroxy-acid oxidase GLO4	Zm00001d002730	Protein TRIGALACTOSYLDIACYLGLYCEROL 1 chloroplastic	Zm00001d021981	Peptidase M20/M25/M40 family protein

Zm00001d023760	chs1 - chitin synthase homolog1	Zm00001d002731	Zinc finger protein ZAT9	Zm00001d021982	serine palmitoyltransferase
Zm00001d002704	glutathione peroxidase	Zm00001d002732	C2H2-type zinc finger family protein	Zm00001d021984	hydroxymethylglutaryl-CoA reductase
Zm00001d002705	hma5 - heavy metal ATPase5	Zm00001d002733	Cyclin-U2-1	Zm00001d021985	Formin-like protein 6
Zm00001d002706	Helicase	Zm00001d002734	acetylglutamate kinase	Zm00001d021986	putative nucleoredoxin 3
Zm00001d002707	UDP-glucose:cis-zeatin O- β -D-glucosyltransferase	Zm00001d002735	40S ribosomal protein S7-2	Zm00001d021987	Pre-mRNA-processing factor 19 homolog 2
Zm00001d002709	uncharacterized	Zm00001d002736	9-cis- β -carotene 9',10'-cleavage dioxygenase	Zm00001d021988	bhlh15 - bHLH-transcription factor 15
Zm00001d002710	OSJNBa0089E12.13-like protein	Zm00001d002737	Eukaryotic translation initiation factor 3 subunit C	Zm00001d021991	nucleotide sugar transporter-KT 1
Zm00001d002711	D-serine ammonia-lyase	Zm00001d002738	putative aquaporin TIP2-2	Zm00001d021992	Zinc finger protein AZF1
Zm00001d002712	MDIS1-interacting receptor like kinase 2	Zm00001d002739	Polyketide cyclase/dehydrase and lipid transport superfamily protein	Zm00001d021994	hAT transposon superfamily protein
Zm00001d002713	VASCULAR-RELATED NAC-DOMAIN 6	Zm00001d002740	Thiol-disulfide oxidoreductase LTO1	Zm00001d021995	LOB domain-containing protein 38
Zm00001d002714	adf12 - actin depolymerizing factor12	Zm00001d002741	malate dehydrogenase	Zm00001d021997	hypothetical protein
Zm00001d008579	hypothetical protein	Zm00001d002742	Growth regulator like protein	Zm00001d021998	gras11 - GRAS-transcription factor 11
Zm00001d008580	hypothetical protein	Zm00001d011913	hak2 - potassium high-affinity transporter2	Zm00001d021999	Nuclear transport factor 2 (NTF2) family protein with RNA binding (RRM-RBD-RNP motifs) domain
Zm00001d008581	LEAF RUST 10 DISEASE-RESISTANCE LOCUS RECEPTOR-LIKE PROTEIN KINASE-like	Zm00001d011914	Autophagy-related protein 3	Zm00001d022001	hypothetical protein
Zm00001d008582	hypothetical protein	Zm00001d011915	Nuclear transcription factor Y subunit B-4	Zm00001d022005	hypothetical protein
Zm00001d008583	Metallo-hydrolase/oxidoreductase superfamily protein	Zm00001d011917	methyl esterase 10	Zm00001d022006	Lipase-like protein
Zm00001d008584	hypothetical protein	Zm00001d011918	tcp1 - thiamine diphosphate carrier protein1	Zm00001d008557	phosphatidylserine synthase
Zm00001d008585	glycerophosphoryl diester phosphodiesterase, periplasmic	Zm00001d011919	Src2-like protein	Zm00001d008558	hypothetical protein
Zm00001d008586	glycerophosphoryl diester phosphodiesterase, periplasmic	Zm00001d011920	atg18a - autophagy18a	Zm00001d008559	crs2 - chloroplast RNA splicing2
Zm00001d008587	Class I glutamine amidotransferase-like superfamily protein	Zm00001d011921	RALFL33	Zm00001d008562	Zinc finger protein 6
Zm00001d008588	o-succinylbenzoate synthase	Zm00001d011922	Protein RALF-like 33	Zm00001d008563	hypothetical protein
Zm00001d008589	Thioredoxin superfamily protein	Zm00001d011923	BTB/POZ domain-containing protein	Zm00001d008564	Surfeit locus protein 5
Zm00001d008590	Reticulon-like protein B9, partial	Zm00001d011924	Protein LURP-one-related 2	Zm00001d008565	hypothetical protein
Zm00001d008591	Octicosapeptide/Phox/Bem1p family protein	Zm00001d011925	Protein LURP-one-related 2	Zm00001d008566	uncharacterized
Zm00001d008592	diacylglycerol pyrophosphate phosphatase	Zm00001d011926	Protein LURP-one-related 2	Zm00001d008567	glct1 - glucose translocator1
Zm00001d008594	60S ribosomal protein L26-1	Zm00001d011927	1-acylglycerophosphocholine O-acyltransferase	Zm00001d008568	Core-2/I-branching beta-16-N-acetylglucosaminyltransferase family protein

Zm00001d008595	Pirin-like protein 2	Zm00001d011928	ARM repeat superfamily protein	Zm00001d008569	Delta(7)-sterol-C5(6)-desaturase 1
Zm00001d008596	Vacuolar sorting protein 4b	Zm00001d011929	Heparan-alpha-glucosaminide N-acetyltransferase	Zm00001d008570	Protein SAR DEFICIENT 1
Zm00001d008597	Protein DAMAGED DNA-BINDING 2	Zm00001d011930	Tropinone reductase 2	Zm00001d008571	hypothetical protein
Zm00001d008598	ATP binding protein	Zm00001d011931	hypothetical protein	Zm00001d008572	hypothetical protein
Zm00001d008599	proline-rich family protein	Zm00001d011932	linoleate 12-epoxygenase	Zm00001d008573	Calmodulin protein 2, touch-induced
Zm00001d008600	sulfoquinovosyldiacylglycerol synthase	Zm00001d011933	hypothetical protein	Zm00001d008574	hypothetical protein
Zm00001d008601	mybr18 - MYB-related-transcription factor 18	Zm00001d011938	hypothetical protein	Zm00001d008575	hypothetical protein
Zm00001d008602	mybr21 - MYB-related-transcription factor 21	Zm00001d011939	uncharacterized	Zm00001d008576	uncharacterized
Zm00001d008604	Protein NRT1/ PTR FAMILY 8.1	Zm00001d011940	hypothetical protein	Zm00001d008577	Class I heat shock protein 1
Zm00001d008605	hypothetical protein	Zm00001d011941	aminopeptidase	Zm00001d008578	wrky49 - WRKY-transcription factor 49
Zm00001d008606	hypothetical protein	Zm00001d011942	Retrovirus-related Pol polyprotein LINE-1	Zm00001d012559	Stomatal closure-related actin-binding protein 1
Zm00001d011877	Protein OSB2 chloroplastic	Zm00001d011943	serine palmitoyltransferase	Zm00001d012560	cyclin4
Zm00001d011878	trl1 - tassels replace upper ears-like1	Zm00001d011944	RING finger protein	Zm00001d012561	Cystatin2
Zm00001d011879	hypothetical protein	Zm00001d011945	Prefoldin chaperone subunit family protein	Zm00001d012562	putative sugar phosphate/phosphate translocator
Zm00001d011880	SEC14 cytosolic factor family protein / phosphoglyceride transfer family protein	Zm00001d011947	40S ribosomal protein S6-1	Zm00001d012563	hypothetical protein
Zm00001d011881	gras2 - GRAS-transcription factor 2	Zm00001d011948	hypothetical protein	Zm00001d012564	putative E3 ubiquitin-protein ligase RHC1A
Zm00001d011882	ebe1 - embryo-sac basal-endosperm layer embryo-surrounding-region	Zm00001d011950	hypothetical protein	Zm00001d012566	hypothetical protein
Zm00001d011883	Putative RING zinc finger domain superfamily protein	Zm00001d011952	eukaryotic initiation factor 3 gamma subunit family protein	Zm00001d012567	glpdh2 - glycerol-3-phosphate dehydrogenase2
Zm00001d011885	RNA-binding (RRM/RBD/RNP motifs) family protein	Zm00001d011953	arftf25 - ARF-transcription factor 25	Zm00001d012568	Putative O-Glycosyl hydrolase superfamily protein
Zm00001d011886	Putative O-Glycosyl hydrolase superfamily protein	Zm00001d011954	hypothetical protein	Zm00001d012569	hypothetical protein
Zm00001d011887	high chlorophyll fluorescence 153	Zm00001d011955	Heavy metal transport/detoxification superfamily protein	Zm00001d012570	hypothetical protein
Zm00001d011888	hypothetical protein	Zm00001d011956	sdg118 - set domain gene118	Zm00001d012571	aleurone9
Zm00001d011889	hex9 - hexokinase9	Zm00001d012535	Putative bifunctional inhibitor/LTP/seed storage protein family	Zm00001d012572	Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein
Zm00001d011890	cko3 - cytokinin oxidase 3	Zm00001d012536	Vacuolar protein sorting-associated protein 36	Zm00001d012573	putative inactive purple acid phosphatase 1
Zm00001d011891	S-formylglutathione hydrolase	Zm00001d012538	ABSCISIC ACID-INSENSITIVE 5-like protein 2	Zm00001d012574	putative inactive purple acid phosphatase 1
Zm00001d011892	E3 ubiquitin-protein ligase COP1	Zm00001d012539	Protein RETICULATA-RELATED 3 chloroplastic	Zm00001d012575	Protein MICRORCHIDIA 6

Zm00001d011895	BRCT domain-containing DNA repair protein	Zm00001d012542	Transducin/WD40 repeat-like superfamily protein	Zm00001d012577	hypothetical protein
Zm00001d011896	Calcium-transporting ATPase 2 plasma membrane-type	Zm00001d012543	hypothetical protein	Zm00001d012578	DNA glycosylase superfamily protein
Zm00001d011897	hypothetical protein	Zm00001d012544	myb74 - MYB-transcription factor 74	Zm00001d012580	hypothetical protein
Zm00001d011898	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zm00001d012545	Serine-type endopeptidase inhibitor	Zm00001d012584	ereb29 - AP2-EREBP-transcription factor 29
Zm00001d011899	hypothetical protein	Zm00001d012546	Proteasome subunit alpha type-3	Zm00001d012586	hypothetical protein
Zm00001d011900	RNA-binding protein BRN1	Zm00001d012548	Ribonuclease III domain-containing protein RNC1 chloroplastic	Zm00001d012587	hypothetical protein
Zm00001d011901	Tetratricopeptide repeat (TPR)-like superfamily protein	Zm00001d012549	putative U3 small nucleolar RNA-associated protein 11	Zm00001d012588	hypothetical protein
Zm00001d011902	hypothetical protein	Zm00001d012550	Leucine-rich repeat (LRR) family protein	Zm00001d012590	hypothetical protein
Zm00001d011903	Eukaryotic aspartyl protease family protein	Zm00001d012551	vq45 - VQ motif-transcription factor45	Zm00001d012591	putative nucleoredoxin 1
Zm00001d011904	Vesicle-associated protein 2-2	Zm00001d012552	Putative calcium-dependent protein kinase family protein	Zm00001d012593	myosin heavy chain-related
Zm00001d011906	hypothetical protein	Zm00001d012553	obf4 - octopine synthase binding factor4	Zm00001d012594	hypothetical protein
Zm00001d011907	Calmodulin-binding transcription activator 2	Zm00001d012556	Protein MIZU-KUSSEI 1	Zm00001d012595	Pectin lyase-like superfamily protein
Zm00001d011908	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d012557	DNA-directed RNA polymerases II and IV subunit 5A	Zm00001d012596	hypothetical protein
Zm00001d011909	hypothetical protein	Zm00001d017242	H/ACA ribonucleoprotein complex subunit 3-like protein	Zm00001d012597	hypothetical protein
Zm00001d011912	Putative transmembrane protein kinase family protein	Zm00001d017243	myb86 - MYB-transcription factor 86	Zm00001d022046	SNF2 domain-containing protein / helicase domain-containing protein / HNH endonuclease domain-containing protein
Zm00001d012598	40S ribosomal protein S25-2	Zm00001d017245	hypothetical protein	Zm00001d022048	Cobalamin biosynthesis CobW-like protein
Zm00001d012599	NADH:ubiquinone oxidoreductase (H+-transporting)	Zm00001d017246	Lung seven transmembrane receptor family protein	Zm00001d022049	Pentatricopeptide repeat-containing protein mitochondrial
Zm00001d012600	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d017247	Protein binding protein	Zm00001d022050	RNA-binding (RRM/RBD/RNP motifs) family protein
Zm00001d012601	RNA-binding KH domain-containing protein	Zm00001d017248	RmlC-like cupins superfamily protein	Zm00001d022051	Peptidase M1 family protein
Zm00001d012602	early nodulin-like protein 9	Zm00001d017249	amt2 - ammonium transporter2	Zm00001d022052	Putative pentatricopeptide repeat-containing protein
Zm00001d012603	Methylesterase 3	Zm00001d017250	Pentatricopeptide repeat-containing protein	Zm00001d022053	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein
Zm00001d012604	hypothetical protein	Zm00001d017251	fatty aldehyde decarboxylase	Zm00001d022054	hypothetical protein
Zm00001d012605	MRP interacting1	Zm00001d017252	E3 ubiquitin-protein ligase PRT1	Zm00001d022055	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein
Zm00001d012606	Pentatricopeptide repeat-containing protein mitochondrial	Zm00001d017253	Retrovirus-related Pol polyprotein LINE-1	Zm00001d022056	Transducin/WD40 repeat-like superfamily protein
Zm00001d012607	NAD(P)H dehydrogenase (quinone) FQR1	Zm00001d017254	SMR domain-containing protein	Zm00001d022057	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein
Zm00001d012608	hypothetical protein	Zm00001d017256	embryo sac development arrest 6	Zm00001d022059	PLASMODESMATA CALLOSE-BINDING PROTEIN 2

Zm00001d012609	Serine/threonine-protein kinase	Zm00001d017257	E2F transcription factor-like E2FE	Zm00001d022060	anthocyanidin reductase
Zm00001d012610	USP family protein	Zm00001d017258	scoal1 - succinyl-CoA ligase1	Zm00001d022062	hypothetical protein
Zm00001d012611	DNA repair metallo-beta-lactamase family protein [Zm00001d017261	Casein kinase 1-like protein 6	Zm00001d022063	hypothetical protein
Zm00001d012612	Pentatricopeptide repeat-containing protein	Zm00001d035029	Protein transporter	Zm00001d022064	uncharacterized
Zm00001d012613	endochitinase	Zm00001d035030	PI(3,5)P25'phosphatase	Zm00001d022065	orm4 - organelle RRM protein4
Zm00001d012614	Cyclic nucleotide-gated ion channel 4	Zm00001d035031	loricrin-related	Zm00001d022066	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase RPK2
Zm00001d012615	External alternative NAD(P)H-ubiquinone oxidoreductase B4 mitochondrial	Zm00001d035032	succinate semialdehyde reductase	Zm00001d022067	glycerophosphoryl diester phosphodiesterase, periplasmic
Zm00001d012617	uncharacterized	Zm00001d035033	Putative ubiquitin carboxyl-terminal hydrolase superfamily protein	Zm00001d022069	ncp2 - nine complex protein2
Zm00001d012618	VPS28-like protein	Zm00001d035034	adenylate kinase	Zm00001d022071	Nuclear transport factor 2 (NTF2) family protein with RNA binding (RRM-RBD-RNP motifs) domain
Zm00001d012619	ult1 - ultrapetala ortholog1	Zm00001d035035	Putative CRINKLY4-like receptor protein kinase family protein	Zm00001d022072	Protein LONGIFOLIA 2
Zm00001d012620	Transducin/WD40 repeat-like superfamily protein	Zm00001d035036	putative protein phosphatase 2C 12	Zm00001d022073	Putative methylesterase 11 chloroplastic
Zm00001d012621	hypothetical protein	Zm00001d035037	manno(fructo)kinase	Zm00001d022074	hypothetical protein
Zm00001d012624	SNF2 domain-containing protein / helicase domain-containing protein / zinc finger protein-related	Zm00001d035039	Core-2/I-branching beta-16-N-acetylglucosaminyltransferase family protein	Zm00001d022075	cyp17 - cytochrome P-450 17
Zm00001d012625	L-type lectin-domain containing receptor kinase IX.1	Zm00001d035040	Putative ARM repeat-containing protein containing family protein isoform 1	Zm00001d022076	hypothetical protein
Zm00001d012626	hypothetical protein	Zm00001d035041	Phospholipase SGR2	Zm00001d022077	6-phosphogluconolactonase
Zm00001d012627	uncharacterized	Zm00001d035042	Zinc finger CCCH domain-containing protein 30	Zm00001d022078	Eukaryotic aspartyl protease family protein
Zm00001d012628	Insulin-degrading enzyme-like 1 peroxisomal	Zm00001d035044	KH domain-containing protein	Zm00001d022079	nbc21 - nucleobase:cation symporter21
Zm00001d012629	hypothetical protein	Zm00001d035045	pheophorbide a oxygenase	Zm00001d022081	Protein COBRA
Zm00001d012630	hypothetical protein	Zm00001d035046	Non-lysosomal glucosylceramidase	Zm00001d022082	COBRA-like protein 4
Zm00001d012632	Adhesive/proline-rich protein	Zm00001d035047	RNA-binding KH domain-containing protein	Zm00001d022083	Mitochondrial import inner membrane translocase subunit Tim17
Zm00001d012633	Eukaryotic aspartyl protease family protein	Zm00001d035048	Pentatricopeptide repeat-containing protein	Zm00001d022084	B12D protein
Zm00001d012634	Vps51/Vps67 family (components of vesicular transport) protein	Zm00001d035049	hypothetical protein	Zm00001d022085	UDP-arabinopyranose mutase 3
Zm00001d012635	hypothetical protein	Zm00001d035050	hypothetical protein	Zm00001d022086	uncharacterized
Zm00001d012636	Putative DUF26-domain protein kinase family protein	Zm00001d035051	Ribosome-recycling factor chloroplastic	Zm00001d022088	mads67 - MADS-transcription factor 67
Zm00001d012637	hypothetical protein	Zm00001d035052	hypothetical protein	Zm00001d022089	EGG APPARATUS-1 protein
Zm00001d012640	Jacalin-related lectin 3	Zm00001d035053	mads45 - MADS-transcription factor 45	Zm00001d022090	EGG APPARATUS-1 protein

Zm00001d012641	cko4b - cytokinin oxidase4b	Zm00001d035054	succinate:quinone oxidoreductase	Zm00001d022091	DEAD-box ATP-dependent RNA helicase 30
Zm00001d012642	bhlh79 - bHLH-transcription factor 79	Zm00001d035055	Peroxidase R15	Zm00001d022092	quercetin 3-sulfotransferase
Zm00001d012643	ER degradation-enhancing alpha-mannosidase-like 1	Zm00001d035056	TGL1	Zm00001d022094	Polynucleotidyl transferase ribonuclease H-like superfamily protein
Zm00001d012644	F-box protein	Zm00001d035057	spermidine:4-coumaroyl-CoA N-acyltransferase	Zm00001d002100	OSJNBa0033G05.6-like protein
Zm00001d012645	ABC transporter I family member 10 chloroplastic	Zm00001d035058	hypothetical protein	Zm00001d002104	glutamyl-tRNA(Gln) amidotransferase
Zm00001d012646	thylakoid lumenal P17.1 protein	Zm00001d035059	hypothetical protein	Zm00001d002105	ATP synthase
Zm00001d017222	DNA-directed RNA polymerases II IV and V subunit 11	Zm00001d035060	hypothetical protein	Zm00001d002106	Protein kinase family protein
Zm00001d017225	hypothetical protein	Zm00001d035061	hypothetical protein	Zm00001d002107	hypothetical protein
Zm00001d017226	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d035062	hypothetical protein	Zm00001d002108	Golgin candidate 6
Zm00001d017228	Tic22-like family protein	Zm00001d035063	TGL1	Zm00001d002109	hypothetical protein
Zm00001d017233	putative cysteine protease RD19C, partial	Zm00001d035064	spermidine:4-coumaroyl-CoA N-acyltransferase	Zm00001d002110	Transcription initiation factor TFIID subunit 7
Zm00001d017234	DNA-directed RNA polymerases II IV and V subunit 11, partial	Zm00001d035065	EMBRYO DEFECTIVE 140	Zm00001d002112	Retrovirus-related Pol polyprotein LINE-1
Zm00001d017236	DNA-directed RNA polymerases II IV and V subunit 11	Zm00001d035066	E3 ubiquitin-protein ligase CHIP	Zm00001d002113	uncharacterized
Zm00001d017237	DNA-directed RNA polymerases II IV and V subunit 11	Zm00001d035067	S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferase superfamily protein	Zm00001d002115	Microtubule-associated protein RP/EB family member 1B
Zm00001d017238	DNA-directed RNA polymerases II IV and V subunit 11	Zm00001d035068	putative inactive purple acid phosphatase 1	Zm00001d002116	hypothetical protein
Zm00001d017239	RAN GTPase-activating protein 2	Zm00001d035069	Zm00001d035069_T001.1	Zm00001d002117	hypothetical protein
Zm00001d017240	thioredoxin reductase	Zm00001d053732	Vacuolar import/degradation Vid27-related protein	Zm00001d002119	ABC transporter B family member 19
Zm00001d017241	toc2 - timing of cab expression2	Zm00001d053733	Putative O-Glycosyl hydrolase superfamily protein	Zm00001d002120	DEAD-box ATP-dependent RNA helicase 30, partial
Zm00001d002150	Micronuclear linker histone polyprotein-like protein	Zm00001d053734	Putative RING zinc finger domain superfamily protein	Zm00001d002122	RNA-binding (RRM/RBD/RNP motifs) family protein
Zm00001d002154	mre11a - meiotic recombination protein 11 homolog A	Zm00001d053735	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d002123	Glutaredoxin family protein
Zm00001d002156	sgb101 - silencing gene B101	Zm00001d053736	Gamma-glutamyl peptidase 1	Zm00001d002124	putative pectinesterase/pectinesterase inhibitor 61
Zm00001d002158	Wound-responsive family protein	Zm00001d053737	Sucrose synthase 3	Zm00001d002125	nrpd2/e2 - nuclear RNA polymerase D2/E2
Zm00001d002159	Wound induced protein	Zm00001d053738	Ubiquitin receptor RAD23b	Zm00001d002126	loricrin-related
Zm00001d002160	Wound-responsive family protein	Zm00001d053739	Heptahelical transmembrane protein 2	Zm00001d002128	shikimate kinase
Zm00001d002161	Wound-responsive family protein	Zm00001d053741	Putative autophagy domain family protein	Zm00001d002129	Protein kinase superfamily protein
Zm00001d002163	diacylglycerol kinase	Zm00001d053742	hypothetical protein	Zm00001d002130	hypothetical protein

Zm00001d002164	hypothetical protein	Zm00001d053743	Nucleoid-associated protein chloroplastic	Zm00001d002131	uncharacterized
Zm00001d002166	Eukaryotic translation initiation factor 3 subunit C	Zm00001d053745	putative N-acetyltransferase HLS1	Zm00001d002132	hypothetical protein
Zm00001d002167	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d053746	putative WRKY transcription factor 40	Zm00001d002133	hypothetical protein
Zm00001d002168	Receptor-like serine/threonine-protein kinase SD1-8	Zm00001d053747	ubiquitin fusion degradation 1	Zm00001d002134	hypothetical protein
Zm00001d002169	Eukaryotic translation initiation factor 3 subunit C	Zm00001d053748	hypothetical protein	Zm00001d002135	FGGY family of carbohydrate kinase
Zm00001d002172	G-type lectin S-receptor-like serine/threonine-protein kinase B120	Zm00001d053749	knox7 - knotted related homeobox7	Zm00001d002136	Protein MIZU-KUSSEI 1
Zm00001d002182	Crossover junction endonuclease EME1B	Zm00001d053750	hypothetical protein	Zm00001d002137	propep1 - precursor elicitor peptide1
Zm00001d002183	hypothetical protein	Zm00001d053751	negative regulator of systemic acquired resistance (SNII)	Zm00001d002138	propep3 - precursor elicitor peptide3
Zm00001d002184	zinc finger (ubiquitin-hydrolase) domain-containing protein	Zm00001d053753	cbp2 - calmodulin binding protein2	Zm00001d002139	Transferase
Zm00001d002185	glycerol kinase	Zm00001d053754	putative small nuclear ribonucleoprotein F	Zm00001d002140	ENTH/VHS family protein
Zm00001d002187	EamA-like transporter family	Zm00001d053755	Fasciclin-like arabinogalactan protein 3	Zm00001d002141	UBP1-associated protein 2A
Zm00001d002188	vq13 - VQ motif-transcription factor13	Zm00001d053756	sbp2 - SBP-domain protein2	Zm00001d002143	bzip27 - bZIP-transcription factor 27
Zm00001d002189	Tetratricopeptide repeat (TPR)-like superfamily protein	Zm00001d053757	D-glucose 6-phosphate 1-epimerase	Zm00001d002144	epf2 - epidermal patterning factor-like2
Zm00001d002190	Synaptotagmin-5	Zm00001d053759	hypothetical protein	Zm00001d002145	Formation of crista junctions protein 1
Zm00001d002191	Putative chloride channel-like protein CLC-g	Zm00001d053760	hypothetical protein	Zm00001d002146	BTB/POZ domain-containing protein
Zm00001d002193	36.4 kDa proline-rich protein	Zm00001d053761	Putative STRUBBELIG family receptor protein kinase	Zm00001d002147	methionine γ -lyase
Zm00001d002194	Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein	Zm00001d053762	hypothetical protein	Zm00001d002148	Syntaxin-51
Zm00001d002195	ubiquitin-associated (UBA)/TS-N domain-containing protein	Zm00001d053763	Core-2/I-branching beta-16-N-acetylglucosaminyltransferase family protein	Zm00001d002149	UDP-D-galacturonate:1,4-a-poly-D-galacturonate 4-a-D-galacturonosyltransferase
Zm00001d002196	Sterile alpha motif (SAM) domain-containing protein	Zm00001d053764	hypothetical protein	Zm00001d037053	late embryogenesis abundant protein
Zm00001d002197	hypothetical protein	Zm00001d053765	vpp3 - vacuolar proton pump3	Zm00001d037054	wrky13 - WRKY-transcription factor 13
Zm00001d002198	Pentatricopeptide repeat-containing protein mitochondrial	Zm00001d053766	Leucine zipper protein-like	Zm00001d037055	RNA-binding KH domain-containing protein
Zm00001d002199	Cyclic nucleotide-gated ion channel 9	Zm00001d053767	Vacuolar-sorting receptor 1	Zm00001d037056	phosphatidylinositol 4-kinase
Zm00001d002201	hypothetical protein	Zm00001d053769	Putative leucine-rich repeat protein kinase family protein	Zm00001d037057	Transmembrane amino acid transporter family protein
Zm00001d002202	uncharacterized	Zm00001d053770	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d037058	CAK1AT
Zm00001d002203	3-oxoacyl-[acyl-carrier-protein] synthase III chloroplastic	Zm00001d053772	Serine/threonine-protein kinase HT1	Zm00001d037059	Alpha-glucan water dikinase 1 chloroplastic

Zm00001d053046	hypothetical protein	Zm00001d053776	aldh15 - aldehyde dehydrogenase15	Zm00001d037060	DNAJ heat shock N-terminal domain-containing protein
Zm00001d053048	putative inactive leucine-rich repeat receptor-like protein kinase	Zm00001d053778	Cell division control protein 50	Zm00001d037061	baicalein peroxidase
Zm00001d053049	ATPase, coupled to transmembrane movement of substance	Zm00001d053779	Haloacid dehalogenase-like hydrolase (HAD) superfamily protein	Zm00001d037065	hypothetical protein
Zm00001d053050	hypothetical protein	Zm00001d053781	vq25 - VQ motif-transcription factor25	Zm00001d037066	Putative prolin-rich extensin-like receptor protein kinase family protein
Zm00001d053053	U11/U12 small nuclear ribonucleoprotein 59 kDa protein	Zm00001d053782	β-ring hydroxylase	Zm00001d037067	Ribosomal protein L18ae family
Zm00001d053054	"unsaturated, even numbered fatty acid β-oxidation"	Zm00001d053783	Copper-transporting ATPase RAN1	Zm00001d037068	hAT transposon superfamily protein
Zm00001d053055	Dirigent protein 23	Zm00001d053784	Gamma-thionins family protein	Zm00001d037069	Pentatricopeptide repeat-containing protein mitochondrial
Zm00001d053057	uncharacterized	Zm00001d053785	Defensin-like protein 6	Zm00001d037070	ceramidase
Zm00001d053059	DEAD/DEAH box RNA helicase family protein	Zm00001d053786	cytoplasmic membrane protein	Zm00001d037071	hypothetical protein
Zm00001d053060	myb67 - MYB-transcription factor 67	Zm00001d053788	hypothetical protein	Zm00001d037072	hypothetical protein
Zm00001d053061	hAT transposon superfamily protein	Zm00001d053790	hypothetical protein	Zm00001d037073	hct3 - hydroxycinnamoyltransferase3
Zm00001d053062	C2 calcium/lipid-binding plant phosphoribosyltransferase family protein	Zm00001d053791	Betaine aldehyde dehydrogenase 2 mitochondrial	Zm00001d037074	PHD finger family protein
Zm00001d053063	hypothetical protein	Zm00001d053792	hypothetical protein	Zm00001d037075	Major facilitator superfamily protein
Zm00001d053064	hypothetical protein	Zm00001d053797	hypothetical protein	Zm00001d037076	NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein
Zm00001d053065	mlo4 - barley mlo defense gene homolog4	Zm00001d053798	glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase	Zm00001d037077	Major facilitator superfamily protein
Zm00001d053066	NifU-like protein 2 chloroplastic	Zm00001d053799	transglycosylase SLT domain containing protein expressed	Zm00001d037079	glutathione peroxidase
Zm00001d053067	very-long-chain 3-oxoacyl-CoA reductase	Zm00001d053800	aminomethyltransferase	Zm00001d037080	Putative leucine-rich repeat receptor-like protein kinase family protein
Zm00001d053723	hypothetical protein	Zm00001d053801	Phosphatase IMPL1 chloroplastic	Zm00001d037081	DUF1336 domain containing protein expressed
Zm00001d053724	hypothetical protein	Zm00001d037052	Ubiquitin-conjugating enzyme E2 11	Zm00001d037082	zim25 - ZIM-transcription factor 25
Zm00001d053725	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d044981	hypothetical protein	Zm00001d037083	hypothetical protein
Zm00001d053726	Myosin heavy chain-related protein	Zm00001d044982	Kinesin-like protein KIN-7K chloroplastic	Zm00001d037084	AUGMIN subunit 3
Zm00001d053727	Pyrophosphate-energized vacuolar membrane proton pump 1	Zm00001d044983	60S ribosomal protein L29-1	Zm00001d037085	hypothetical protein
Zm00001d053728	Nucleolin	Zm00001d044984	Cyclin-D2-1	Zm00001d037086	phd16 - PHD-transcription factor 16
Zm00001d053729	Protein GLUTAMINE DUMPER 5	Zm00001d044985	pantothenate kinase	Zm00001d037087	UDP-glucuronate 4-epimerase
Zm00001d053731	Protein transport protein Sec61 subunit gamma-3	Zm00001d044986	hypothetical protein	Zm00001d037088	uncharacterized
Zm00001d037120	msl6 - mechanosensitive channel of small conductance-like6	Zm00001d044987	Putative DUF231 domain containing family protein	Zm00001d037089	brassinolide C-26 hydroxylase

Zm00001d037236	Protein BOBBER 1	Zm00001d044988	hypothetical protein	Zm00001d037091	brassinolide C-26 hydroxylase
Zm00001d037237	NEP1-interacting protein-like 2	Zm00001d044990	hypothetical protein	Zm00001d037092	tps26 - terpene synthase26
Zm00001d037239	glycine-rich protein	Zm00001d044991	RNA polymerase II transcription mediators	Zm00001d037093	hypothetical protein
Zm00001d037240	dhar4 - glutathione dehydroascorbate reductase4	Zm00001d044992	hypothetical protein	Zm00001d037094	Protodermal factor 1
Zm00001d037241	Methionine aminopeptidase 1D chloroplastic/mitochondrial	Zm00001d044993	hypothetical protein	Zm00001d037095	Putative RING zinc finger domain superfamily protein
Zm00001d037243	hypothetical protein	Zm00001d044994	Transmembrane amino acid transporter family protein	Zm00001d037096	Ubiquitin-conjugating enzyme E2 34
Zm00001d037244	RING-H2 finger protein ATL46	Zm00001d044995	root-specific kinase 1	Zm00001d037097	hypothetical protein
Zm00001d037245	Putative RING zinc finger domain superfamily protein	Zm00001d044996	hypothetical protein	Zm00001d037098	Putative HLH DNA-binding domain superfamily protein isoform 1
Zm00001d037246	Defective in cullin neddylation protein	Zm00001d044998	hypothetical protein	Zm00001d037099	PI(3,5)P25'phosphatase
Zm00001d037247	Protease Do-like 9	Zm00001d044999	hypothetical protein	Zm00001d037100	ARM repeat superfamily protein
Zm00001d037248	Putative DUF231 domain containing family protein	Zm00001d045000	40S ribosomal protein S17-4	Zm00001d037103	Peroxisredoxin Q chloroplastic
Zm00001d037249	Putative DUF231 domain containing family protein	Zm00001d045001	ribosomal protein L29 family protein	Zm00001d037104	biotin synthase
Zm00001d037250	Putative DUF231 domain containing family protein	Zm00001d045002	Nucleolar protein 10	Zm00001d037105	Nucleolar GTP-binding protein 1
Zm00001d037251	hypothetical protein	Zm00001d045003	SMAD/FHA domain-containing family protein	Zm00001d037106	hypothetical protein
Zm00001d037252	limt12 - LIM-transcription factor 12	Zm00001d045004	ATP synthase	Zm00001d037107	hypothetical protein
Zm00001d037254	Putative pentatricopeptide repeat family protein	Zm00001d045006	hypothetical protein	Zm00001d037108	hypothetical protein
Zm00001d037255	hypothetical protein	Zm00001d045007	hypothetical protein	Zm00001d037109	Smr domain containing protein
Zm00001d037257	Chaperone protein dnaJ 16	Zm00001d045008	hypothetical protein	Zm00001d037110	G-protein coupled receptor 1
Zm00001d037258	ROS1 protein	Zm00001d045009	hypothetical protein	Zm00001d037111	40S ribosomal protein S17-1
Zm00001d037260	Pentatricopeptide repeat-containing protein	Zm00001d045012	late embryogenesis abundant protein	Zm00001d037112	root-specific kinase 1
Zm00001d037261	Pyridoxamine 5'-phosphate oxidase family protein	Zm00001d045013	Putative leucine-rich repeat protein kinase family protein	Zm00001d037113	hypothetical protein
Zm00001d037263	TMV response protein	Zm00001d045014	crs4a - chloroplast RNA splicing4a	Zm00001d037114	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase ERECTA
Zm00001d037264	S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferase superfamily protein	Zm00001d003733	hypothetical protein	Zm00001d037115	1,2-diacyl-sn-glycerol cholinephosphotransferase
Zm00001d037265	O-fucosyltransferase family protein	Zm00001d003735	Glutamate--tRNA ligase chloroplastic/mitochondrial	Zm00001d037117	Growth-regulating factor 6
Zm00001d037266	hypothetical protein	Zm00001d003736	Mannosyl-oligosaccharide 12-alpha-mannosidase MNS1	Zm00001d037118	Anthocyanin biosynthesis regulatory protein P11_B73
Zm00001d037267	Alpha-L RNA-binding motif/Ribosomal protein S4 family protein	Zm00001d003739	hypothetical protein	Zm00001d037119	Rop guanine nucleotide exchange factor 7

Zm00001d037268	F12M16.11	Zm00001d003740	hypothetical protein	Zm00001d003767	photosystem I
Zm00001d037269	uncharacterized	Zm00001d003741	hypothetical protein	Zm00001d003768	hypothetical protein
Zm00001d037270	hypothetical protein	Zm00001d003742	Protein phosphatase type 2A regulator/ signal transducer	Zm00001d003769	putative F-box protein
Zm00001d037271	ARM repeat superfamily protein	Zm00001d003743	VQ motif family protein	Zm00001d003770	hypothetical protein
Zm00001d037272	Alpha-mannosidase 2	Zm00001d003744	acyl coA oxidase	Zm00001d003772	Serine/arginine-rich splicing factor SR45a
Zm00001d037273	Peptide methionine sulfoxide reductase msrB	Zm00001d003745	E3 ubiquitin-protein ligase PUB23	Zm00001d003773	OTU-like cysteine protease family protein
Zm00001d037274	e2f12 - E2F-DP-transcription factor 212	Zm00001d003746	hypothetical protein	Zm00001d003774	Metallo-hydrolase/oxidoreductase superfamily protein
Zm00001d037275	B12D protein	Zm00001d003747	hypothetical protein	Zm00001d003775	OJ000126_13.10 protei
Zm00001d037277	Elongin C	Zm00001d003749	Aluminum-activated malate transporter 8	Zm00001d003776	Beta-fructofuranosidase, insoluble isoenzyme 2
Zm00001d037278	diphosphate:fructose-6-phosphate 1-phosphotransferase	Zm00001d003750	digalactosyldiacylglycerol synthase	Zm00001d003777	hypothetical protein
Zm00001d037279	Dynammin-2A	Zm00001d003751	NDR1/HIN1-like 1	Zm00001d003778	ABC transporter B family member 29 chloroplastic
Zm00001d037280	hypothetical protein	Zm00001d003753	hypothetical protein	Zm00001d003779	Glutaredoxin family protein
Zm00001d037281	hypothetical protein	Zm00001d003754	Protein SMAX1-LIKE 3	Zm00001d003780	hypothetical protein
Zm00001d037282	aspartate kinase	Zm00001d003755	e2f17 - E2F-DP-transcription factor 217	Zm00001d003781	Alpha carbonic anhydrase 1 chloroplastic
Zm00001d037284	Pentatricopeptide repeat-containing protein	Zm00001d003756	Transmembrane protein C20orf108	Zm00001d003782	hypothetical protein
Zm00001d037285	OSJNBa0089K21.9-like protein	Zm00001d003757	Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein	Zm00001d003783	hypothetical protein
Zm00001d037286	Protein transport protein SEC31 homolog B, partial	Zm00001d003758	Serine/threonine-protein kinase SRK2A	Zm00001d003784	Glucan endo-13-beta-glucosidase 14
Zm00001d037287	glutaminase	Zm00001d003759	hypothetical protein	Zm00001d003785	hypothetical protein
Zm00001d037288	putative carboxylesterase 2	Zm00001d003760	lbp1 - lipid binding protein1	Zm00001d003786	Pentatricopeptide repeat-containing protein
Zm00001d037289	ork1 - outward rectifying potassium channel1	Zm00001d003761	Copper transporter 1	Zm00001d003788	uncharacterized
Zm00001d037290	NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein	Zm00001d003762	ofp9 - OVATE-transcription factor 9	Zm00001d003789	Ras-related protein RABD1
Zm00001d044975	Anthocyanin regulatory C1 protein	Zm00001d003763	hypothetical protein	Zm00001d003790	SPOC domain / Transcription elongation factor S-II protein
Zm00001d044976	msl7 - mechanosensitive channel of small conductance-like7	Zm00001d003765	Putative pentatricopeptide repeat-containing protein	Zm00001d003791	Pentatricopeptide repeat-containing protein
Zm00001d044977	Lectin-domain containing receptor kinase A4.2	Zm00001d018404	baicalin β -D-glucuronidase	Zm00001d003792	Protein trichome birefringence-like 34
Zm00001d044978	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase 1	Zm00001d018405	S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferase superfamily protein	Zm00001d003793	Nucleic acid-binding proteins superfamily
Zm00001d044979	Putative DUF1296 domain containing family protein	Zm00001d018406	monogalactosyldiacylglycerol synthase	Zm00001d003794	Pentatricopeptide repeat-containing protein

Zm00001d044980	Putative zinc finger protein	Zm00001d018407	hypothetical protein	Zm00001d003796	putative serine/threonine-protein phosphatase 2A regulatory subunit B" subunit TON2
Zm00001d013430	14-3-3-like protein GF14 omega	Zm00001d018408	Vesicle-associated membrane protein 711	Zm00001d003797	Ferredoxin-3 chloroplastic
Zm00001d013431	Ubiquitin-conjugating enzyme E2 variant 1A	Zm00001d018409	galactolipid biosynthesis I	Zm00001d003840	hypothetical protein
Zm00001d013432	Ran BP2/NZF zinc finger-like superfamily protein	Zm00001d018410	40S ribosomal protein S30	Zm00001d003841	oryzalexin A/C synthase
Zm00001d013433	hypothetical protein	Zm00001d018411	S-adenosyl-L-methionine:Mg-protoporphyrin IX methyltransferase	Zm00001d003846	Mitochondrial import inner membrane translocase subunit Tim17/Tim22/Tim23 family protein
Zm00001d013434	Serine/threonine-protein kinase AtPK1/AtPK6	Zm00001d018412	50S ribosomal protein L9 chloroplastic	Zm00001d003847	Chaperone protein ClpD chloroplastic
Zm00001d013435	Serine/threonine-protein kinase AtPK1/AtPK6	Zm00001d018413	Molecular chaperone Hsp40/DnaJ family protein	Zm00001d003848	hypothetical protein
Zm00001d013439	putative serine/threonine protein kinase IREH1	Zm00001d018414	iaa24 - Aux/IAA-transcription factor 24	Zm00001d003849	hypothetical protein
Zm00001d013440	hypothetical protein	Zm00001d018416	bhlh168 - bHLH-transcription factor 168	Zm00001d003850	putative BOI-related E3 ubiquitin-protein ligase 2
Zm00001d013441	Coatomer subunit alpha-1	Zm00001d018417	hypothetical protein	Zm00001d003851	putative alpha-amylase 2
Zm00001d013442	phosphatidylinositol 4-kinase	Zm00001d018418	oxidoreductase zinc-binding dehydrogenase family protein	Zm00001d003852	Inhibitor of apoptosis-like protein
Zm00001d013444	Protein CASP	Zm00001d018419	hypothetical protein	Zm00001d003855	hypothetical protein
Zm00001d013445	hypothetical protein	Zm00001d018420	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d003856	Spermidine hydroxycinnamoyl transferase
Zm00001d013446	hypothetical protein	Zm00001d018421	gata24 - C2C2-GATA-transcription factor 24	Zm00001d003857	clx1 - calnexin homolog1
Zm00001d013447	Pairing protein meul3-like	Zm00001d018422	glycosyltransferase family protein 2	Zm00001d013415	Receptor-like kinase TMK2
Zm00001d013448	Chemocyanin	Zm00001d018423	uggt1 - UDP-glucose:glycoprotein glucosyltransferase1	Zm00001d013416	phd11 - PHD-transcription factor 11
Zm00001d013449	zinc finger (Ran-binding) family protein	Zm00001d018428	Zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zm00001d013417	Exportin-2
Zm00001d013450	Pyrophosphate--fructose 6-phosphate 1-phosphotransferase subunit alpha	Zm00001d018429	ppck1 - phosphoenolpyruvate carboxylase kinase1	Zm00001d013418	Mitogen-activated protein kinase kinase 9
Zm00001d013451	gbptf5 - GeBP-transcription factor 5	Zm00001d018430	hypothetical protein	Zm00001d013419	RNA-binding (RRM/RBD/RNP motifs) family protein
Zm00001d013452	Myosin-binding protein 3	Zm00001d018431	Wall-associated receptor kinase-like 8	Zm00001d013420	P-loop containing nucleoside triphosphate hydrolase superfamily protein
Zm00001d013454	hypothetical protein	Zm00001d038602	hypothetical protein	Zm00001d013421	Protein POLLEN DEFECTIVE IN GUIDANCE 1
Zm00001d013455	Peptidyl-prolyl cis-trans isomerase	Zm00001d038604	Cytokinin-O-glucosyltransferase 3	Zm00001d013422	S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferase superfamily protein
Zm00001d013456	hypothetical protein	Zm00001d038605	Anthocyanidin 3-O-glucosyltransferase	Zm00001d013423	mkk10 - mitogen-activated protein kinase kinase10
Zm00001d013457	Mediator of RNA polymerase II transcription subunit 36a, partial	Zm00001d038606	hypothetical protein	Zm00001d013424	NADH:ubiquinone oxidoreductase (H ⁺ -transporting)
Zm00001d013458	Autophagy-related protein 3	Zm00001d038607	Allyl alcohol dehydrogenase-like protein	Zm00001d013425	Tsr2248 protein
Zm00001d013459	Phytanoyl-CoA dioxygenase	Zm00001d038608	gras62 - GRAS-transcription factor 62	Zm00001d013426	Dynamin-related protein 1C

Zm00001d013461	phosphatidylcholine 2-acylhydrolase	Zm00001d038609	gras62 - GRAS-transcription factor 62	Zm00001d013427	threonine deaminase
Zm00001d013463	indole-3-acetamide amidase	Zm00001d038610	S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferase superfamily protein	Zm00001d013428	phosphoglucomutase
Zm00001d018364	Snf1-related kinase interacting protein SKI1	Zm00001d038612	Transcription factor bHLH112	Zm00001d013429	14-3-3-like protein GF14 omega
Zm00001d018365	AUGMIN subunit 8	Zm00001d038613	NAD(P)H dehydrogenase (quinone) FQR1	Zm00001d038645	GDSL esterase/lipase
Zm00001d018366	emb17 - embryo defective17	Zm00001d038614	hypothetical protein	Zm00001d038646	Brix domain-containing protein 1
Zm00001d018367	shikimate O-hydroxycinnamoyltransferase	Zm00001d038616	ER6 protein	Zm00001d038647	hypothetical protein
Zm00001d018368	Autophagy-related protein 11	Zm00001d038618	Cyclic nucleotide-gated ion channel 4	Zm00001d038648	crt3 - Calreticulin3
Zm00001d018369	Serine carboxypeptidase 24	Zm00001d038619	hypothetical protein	Zm00001d038649	14-3-3-like protein GF14 nu
Zm00001d018370	Leucine aminopeptidase 2 chloroplastic	Zm00001d038620	gpat21 - glycerol-3-phosphate acyltransferase 21	Zm00001d038650	xylem bark cysteine peptidase 3
Zm00001d018371	Formin-like protein 18	Zm00001d038622	nuclear assembly factor 1	Zm00001d038651	Jacalin-related lectin 3
Zm00001d018372	RNA polymerase II C-terminal domain phosphatase-like 4	Zm00001d038623	Secretory carrier-associated membrane protein 3	Zm00001d038652	hypothetical protein
Zm00001d018373	RNA polymerase II C-terminal domain phosphatase-like 4	Zm00001d038624	hypothetical protein	Zm00001d038653	trh1 - thioredoxin h homolog1
Zm00001d018374	Transcription factor bHLH69	Zm00001d038625	hydrogen sulfide:ferredoxin oxidoreductase	Zm00001d038654	hypothetical protein
Zm00001d018375	DEAD-box ATP-dependent RNA helicase 1	Zm00001d038626	hypothetical protein	Zm00001d038655	uncharacterized
Zm00001d018376	Protein EXECUTER 2 chloroplastic	Zm00001d038628	hypothetical protein	Zm00001d038657	P-loop containing nucleoside triphosphate hydrolase superfamily protein
Zm00001d018377	diphosphomevalonate decarboxylase	Zm00001d038631	hypothetical protein	Zm00001d038658	NADH:ubiquinone oxidoreductase (H ⁺ -transporting)
Zm00001d018378	putative CCR4-associated factor 1 homolog 11	Zm00001d038633	hypothetical protein	Zm00001d038660	cpp4 - CPP-transcription factor 4
Zm00001d018380	arr8 - ARR-B-transcription factor 8	Zm00001d038634	OSJNBa0063G07.3-like protein	Zm00001d038661	Signal recognition particle 54 kDa protein 3
Zm00001d018382	vps2 - vacuolar protein sorting2	Zm00001d038637	hypothetical protein	Zm00001d038662	60S ribosomal protein L34-3
Zm00001d018384	mcm5 - minichromosome maintenance5	Zm00001d038638	hypothetical protein	Zm00001d038664	e2f14 - E2F-DP-transcription factor 214
Zm00001d018386	got2 - glutamate-oxaloacetate transaminase	Zm00001d038640	OSJNBa0063G07.3-like protein	Zm00001d038665	tyrosine decarboxylase
Zm00001d018388	Alginate regulatory protein AlgP	Zm00001d038641	hypothetical protein	Zm00001d038666	Anaphase-promoting complex subunit 4
Zm00001d018389	Transmembrane 9 superfamily protein member 2	Zm00001d038642	Protein SULFUR DEFICIENCY-INDUCED 1	Zm00001d038667	Protein BREAST CANCER SUSCEPTIBILITY 1-like protein
Zm00001d018391	RING/U-box superfamily protein	Zm00001d038643	Actin cross-linking protein	Zm00001d038668	S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferase superfamily protein
Zm00001d018392	neurochondrin family protein	Zm00001d038644	Protein RNA-directed DNA methylation 3	Zm00001d038671	Topoisomerase II-associated protein PAT1
Zm00001d018393	Protein binding protein	Zm00001d011382	glycosyl transferase family 1 protein	Zm00001d011369	Pectin lyase-like superfamily protein
Zm00001d018394	dbptf2 - DBP-transcription factor 2	Zm00001d011383	hypothetical protein	Zm00001d011370	Hydrolase, hydrolyzing O-glycosyl compound

Zm00001d018395	Ribosomal protein-like	Zm00001d011384	hypothetical protein	Zm00001d011373	Extra-large G-protein-lik
Zm00001d018396	hypothetical protein	Zm00001d011386	uroporphyrinogen decarboxylase	Zm00001d011376	DDB1- and CUL4-associated factor homolog 1
Zm00001d018399	hypothetical protein	Zm00001d011387	uroporphyrinogen decarboxylase	Zm00001d011377	aas13 - auxin amido synthetase13
Zm00001d018400	hypothetical protein	Zm00001d011388	putative sugar phosphate/phosphate translocator	Zm00001d011378	Putative DUF1221-domain containing protein kinase family protein
Zm00001d018401	ptac17 - plastid transcriptionally active17	Zm00001d011390	hypothetical protein	Zm00001d011379	glycosyl transferase family 1 protein
Zm00001d018402	putative UDP-arabinopyranose mutase 5	Zm00001d011391	ferrochelatase	Zm00001d011380	hypothetical protein
Zm00001d018403	Proteasome maturation factor UMP1	Zm00001d011392	cdpk17 - calcium dependent protein kinase17	Zm00001d012153	CMP-sialic acid transporter 3
Zm00001d012113	solanesyl diphosphate synthase	Zm00001d011393	S-type anion channel SLAH3	Zm00001d012154	hypothetical protein
Zm00001d012114	hypothetical protein	Zm00001d011394	hypothetical protein	Zm00001d012155	ARM repeat superfamily protein
Zm00001d012115	Putative peptidase C48 domain family protein, partial	Zm00001d011395	hypothetical protein	Zm00001d012156	Sister chromatid cohesion 1 protein 4
Zm00001d012116	hypothetical protein	Zm00001d011397	Ribosomal protein	Zm00001d012158	Formin-like protein 1
Zm00001d012117	Phytochrome C	Zm00001d011398	hypothetical protein	Zm00001d012159	glu4 - beta-glucosidase4
Zm00001d012118	GPI transamidase component PIG-S-related	Zm00001d011399	putative desiccation-related protein LEA14	Zm00001d012160	Ribosomal protein L13 family protein
Zm00001d012119	jmj11 - JUMONJI-transcription factor 11	Zm00001d011401	Protein SGT1 homolog A	Zm00001d012161	rpl5b - 60S ribosomal protein L5-1 homolog b
Zm00001d012121	Tetratricopeptide repeat (TPR)-like superfamily protein	Zm00001d011402	hypothetical protein	Zm00001d012162	B3 domain-containing transcription repressor VAL2
Zm00001d012122	Helicase	Zm00001d011403	wrky47 - WRKY-transcription factor 47	Zm00001d012163	hypothetical protein
Zm00001d012124	Retrotransposon-like protein	Zm00001d011405	ATP binding microtubule motor family protein	Zm00001d012164	hypothetical protein
Zm00001d012126	Ypt/Rab-GAP domain of gyp1p superfamily protein	Zm00001d011406	hsftf25 - HSF-transcription factor 25	Zm00001d012165	hypothetical protein
Zm00001d012127	hypothetical protein	Zm00001d011407	hypothetical protein	Zm00001d012166	Faciata 1-like protein
Zm00001d012128	arr7 - ARR-B-transcription factor 7	Zm00001d011410	ofp34 - OVATE-transcription factor 34	Zm00001d012167	SF16 protein
Zm00001d012129	3-hydroxyisobutyrate dehydrogenase	Zm00001d011411	Adaptin region family protein	Zm00001d012168	Membrane-associated protein VIPP1 chloroplastic
Zm00001d012130	KH domain-containing protein	Zm00001d011412	Mitochondrial import receptor subunit TOM7-1	Zm00001d012169	RHOMBOID-like protein 13
Zm00001d012131	hypothetical protein	Zm00001d011413	wrky28 - WRKY-transcription factor 28	Zm00001d012170	Calreticulin-3
Zm00001d012132	hypothetical protein	Zm00001d011414	DNAJ heat shock N-terminal domain-containing protein	Zm00001d012171	hypothetical protein
Zm00001d012137	Protein kinase	Zm00001d011417	cytochrome P450 family 72 subfamily A polypeptide 8	Zm00001d012172	alpha/beta-Hydrolases superfamily protein
Zm00001d012138	Protein NRT1/ PTR FAMILY 8.1	Zm00001d011418	cytochrome P450 family 72 subfamily A polypeptide 8	Zm00001d039618	alpha/beta-Hydrolases superfamily protein
Zm00001d012140	putative carboxylesterase 11	Zm00001d011419	cyp7 - cytochrome P450 7	Zm00001d039619	60S ribosomal protein L18A

Zm00001d012141	ptac10 - plastid transcriptionally active chromosome 10 homolog	Zm00001d011420	Putative cytochrome P450 superfamily protein	Zm00001d039620	D-Tyr-tRNA(Tyr) deacylase family protein
Zm00001d012142	Acid phosphatase/vanadium-dependent haloperoxidase-related protein	Zm00001d011421	hypothetical protein	Zm00001d039621	hypothetical protein
Zm00001d012144	3-oxo-2-(2'-[Z]-pentenyl)cyclopentane-1-octanoate CoA ligase	Zm00001d011422	Putative cytochrome P450 superfamily protein	Zm00001d039622	hypothetical protein
Zm00001d012145	DNA repair protein recA homolog 3 mitochondrial	Zm00001d011424	SCP1-like small phosphatase 4b	Zm00001d039623	RING/U-box superfamily protein
Zm00001d012146	U-box domain-containing protein 7	Zm00001d011425	Serine carboxypeptidase-like 50	Zm00001d039624	iaa8 - Aux/IAA-transcription factor 8
Zm00001d012147	1-lysophosphatidylcholine acylhydrolase	Zm00001d011426	mpk8 - MAP kinase8	Zm00001d039625	Serine/threonine protein phosphatase 2A 57 kDa regulatory subunit B' iota isoform
Zm00001d012148	hypothetical protein	Zm00001d011427	hypothetical protein	Zm00001d039626	Protein PGR
Zm00001d012152	1-lysophosphatidylcholine acylhydrolase	Zm00001d012087	Sas10/Utp3/C1D family	Zm00001d039628	Pyridoxal phosphate (PLP)-dependent transferase superfamily protein
Zm00001d025723	glucose-1-phosphate adenyltransferase	Zm00001d012088	hypothetical protein	Zm00001d039629	Pyridoxal phosphate (PLP)-dependent transferase superfamily protein
Zm00001d025724	Acid phosphatase/vanadium-dependent haloperoxidase protein	Zm00001d012089	Protein kinase superfamily protein	Zm00001d039630	hypothetical protein
Zm00001d025725	hypothetical protein	Zm00001d012090	hypothetical protein	Zm00001d039631	gl13 - glossy13
Zm00001d025726	Putative leucine-rich repeat transmembrane protein kinase family protein	Zm00001d012091	hypothetical protein	Zm00001d039632	uncharacterized
Zm00001d025727	bhlh133 - bHLH-transcription factor 133	Zm00001d012092	hdt104 - histone deacetylase 104	Zm00001d039633	malate dehydrogenase
Zm00001d025733	hypothetical protein	Zm00001d012094	Zinc finger protein AZF1	Zm00001d039634	GA20 3 β -dioxygenase
Zm00001d025734	TGL1	Zm00001d012095	Histone deacetylase HDT1, partial	Zm00001d039635	bzr6 - BZR-transcription factor 6
Zm00001d025735	Serine/threonine-protein kinase OXI1	Zm00001d012096	Late embryogenesis abundant (LEA) hydroxyproline-rich glycoprotein family	Zm00001d039636	hypothetical protein
Zm00001d025737	pebp19 - phosphatidylethanolamine-binding protein	Zm00001d012097	Pentatricopeptide repeat-containing protein	Zm00001d039637	glk14 - G2-like-transcription factor 14
Zm00001d025738	Sister chromatid cohesion 1 protein 2	Zm00001d012098	RNA-binding (RRM/RBD/RNP motifs) family protein	Zm00001d039638	hypothetical protein
Zm00001d025739	hypothetical protein	Zm00001d012099	FAD/NAD(P)-binding oxidoreductase family protein, partial	Zm00001d039639	Phototropic-responsive NPH3 family protein
Zm00001d025740	ATP/GTP binding protein-like	Zm00001d012100	hypothetical protein	Zm00001d039640	Double Clp-N motif-containing P-loop nucleoside triphosphate hydrolase superfamily protein
Zm00001d025741	Putative RING zinc finger domain superfamily protein	Zm00001d012101	E3 ubiquitin-protein ligase RGLG1	Zm00001d039641	hypothetical protein
Zm00001d025743	inosine triphosphate pyrophosphatase	Zm00001d012102	mgt8 - magnesium transporter8	Zm00001d039642	brassinolide 23-O-glucosyltransferase
Zm00001d025744	hypothetical protein	Zm00001d012103	fructose biphosphate aldolase	Zm00001d039643	brassinolide 23-O-glucosyltransferase
Zm00001d025745	Ribosome recycling factor	Zm00001d012108	glucosylceramide synthase	Zm00001d039644	brassinolide 23-O-glucosyltransferase
Zm00001d025747	phosphoglycolate phosphatase	Zm00001d012109	BCL-2 binding anthanogene-1	Zm00001d039645	hypothetical protein
Zm00001d025748	Protein NRT1/ PTR FAMILY 4.2	Zm00001d012110	DUF936 family protein	Zm00001d039646	hypothetical protein

Zm00001d025749	Inositol transporter 1	Zm00001d012112	hypothetical protein	Zm00001d039647	rte3 - rotten ear3
Zm00001d025750	putative E3 ubiquitin-protein ligase AR18	Zm00001d025767	La protein 1	Zm00001d039648	hypothetical protein
Zm00001d025752	Transcription factor bHLH68	Zm00001d029697	Complex 1 protein containing protein	Zm00001d039649	hypothetical protein
Zm00001d025754	hypothetical protein	Zm00001d029699	gst42 - glutathione transferase42	Zm00001d039650	brassinolide C-26 hydroxylase
Zm00001d025756	hypothetical protein	Zm00001d029700	gst32 - glutathione transferase32	Zm00001d025720	thx25 - Trihelix-transcription factor 25
Zm00001d025757	nlp9 - NLP-transcription factor 9	Zm00001d029701	gst40 - glutathione transferase40	Zm00001d025721	mad2 - mitotic arrest deficient homolog2
Zm00001d025759	hypothetical protein	Zm00001d029702	Glutathione S-transferase U16	Zm00001d025722	ATP-dependent DNA helicase Q-like 5
Zm00001d025760	hypothetical protein	Zm00001d029703	gst46 - glutathione transferase46	Zm00001d007153	Hypoxia-responsive family protein
Zm00001d025761	NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein	Zm00001d029704	gst37 - glutathione transferase37	Zm00001d007155	Pentatricopeptide repeat-containing protein
Zm00001d025762	hypothetical protein	Zm00001d029705	ubiquitin carrier protein 7	Zm00001d007160	Peroxidase 66
Zm00001d025763	CBF1 interacting corepressor	Zm00001d029706	gst37 - glutathione transferase39	Zm00001d007161	Peroxidase 52
Zm00001d025764	Endoglucanase 7	Zm00001d029707	gst38 - glutathione transferase38	Zm00001d007162	hypothetical protein
Zm00001d025765	atg10 - autophagy10	Zm00001d029708	gst30 - glutathione transferase30	Zm00001d007163	hypothetical protein
Zm00001d007196	dihydrofolate reductase	Zm00001d029709	hypothetical protein	Zm00001d007164	WEB family protein
Zm00001d007199	vq16 - VQ motif-transcription factor16	Zm00001d029710	hypothetical protein	Zm00001d007167	CBL-interacting serine/threonine-protein kinase 15
Zm00001d007200	Centromere protein-like	Zm00001d029711	bzip78 - bZIP-transcription factor 78	Zm00001d007168	ofp12 - OVATE-transcription factor 12
Zm00001d007202	Lon protease homolog 2 peroxisomal	Zm00001d029712	hypothetical protein	Zm00001d007169	PAP/OAS1 substrate-binding domain superfamily
Zm00001d007204	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zm00001d029713	hypothetical protein	Zm00001d007172	basic leucine-zipper 52
Zm00001d007206	DUF3511 domain protein	Zm00001d029714	spermine oxidase	Zm00001d007173	abi39 - ABI3-VP1-transcription factor 39
Zm00001d007207	putative protein phosphatase 2C 5	Zm00001d029715	alpha/beta-Hydrolases superfamily protein	Zm00001d007174	hypothetical protein
Zm00001d007208	COBRA-like protein 7	Zm00001d029716	Heavy metal transport/detoxification superfamily protein	Zm00001d007179	Eukaryotic translation initiation factor 2 subunit beta
Zm00001d007209	hypothetical protein	Zm00001d029717	Protein LAZ1 homolog 2	Zm00001d007180	gibberellin C13 oxidase
Zm00001d007210	hypothetical protein	Zm00001d029718	ofp5 - OVATE-transcription factor 5	Zm00001d007181	Calcium-binding protein CML42
Zm00001d007211	pectinesterase	Zm00001d029719	D-lactate dehydrogenase	Zm00001d007182	hypothetical protein
Zm00001d007212	hypothetical protein	Zm00001d029720	ABC-type Co2+ transport system, permease component	Zm00001d007183	Mediator of RNA polymerase II transcription subunit 33A
Zm00001d007213	D-alanine--D-alanine ligase family	Zm00001d029721	putative serine/threonine-protein kinase	Zm00001d007184	UDP-D-galacturonate:1,4-a-poly-D-galacturonate 4-a-D-galacturonosyltransferase
Zm00001d007214	Mitochondrial import inner membrane translocase subunit TIM44-2	Zm00001d029722	hypothetical protein	Zm00001d007185	hypothetical protein

Zm00001d007215	26S proteasome regulatory subunit 4 homolog A	Zm00001d029723	Mu-crystallin	Zm00001d007186	Apyrase 1
Zm00001d007216	phosphatidylethanolamine N-methyltransferase	Zm00001d029725	DeSI-like protein	Zm00001d007187	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein
Zm00001d007218	hypothetical protein	Zm00001d007232	dentin sialophosphoprotein-related	Zm00001d007188	ETHYLENE INSENSITIVE 3-like 2 protein
Zm00001d007219	hypothetical protein	Zm00001d007234	apx2 - ascorbate peroxidase2	Zm00001d007189	methylglyoxal reductase
Zm00001d007221	hypothetical protein	Zm00001d007235	Protein FATTY ACID EXPORT 1 chloroplastic	Zm00001d007190	Zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein
Zm00001d007222	hypothetical protein	Zm00001d007236	ereb43 - AP2-EREBP-transcription factor 43	Zm00001d007191	myb110 - MYB-transcription factor 110
Zm00001d007223	B-block binding subunit of TFIIC	Zm00001d007237	5,10-methylenetetrahydrofolate:glycine hydroxymethyltransferase	Zm00001d007192	T-complex protein 1 subunit zeta
Zm00001d007224	hypothetical protein	Zm00001d007240	Two-component response regulator-like APRR3	Zm00001d007193	SNARE-like superfamily protein
Zm00001d007225	ARM repeat superfamily protein	Zm00001d007241	Protein NETWORKED 2D	Zm00001d007194	Calmodulin-7
Zm00001d007226	hypothetical protein	Zm00001d007242	Thioredoxin superfamily protein	Zm00001d007247	receptor like protein 1
Zm00001d007227	DNA replication complex GINS protein PSF2	Zm00001d007243	Vacuolar protein sorting-associated protein 9A	Zm00001d007248	gras64 - GRAS-transcription factor 64
Zm00001d007228	1-18:2-2-16:2-monogalactosyldiacylglycerol desaturase	Zm00001d007245	ubiquinol-cytochrome C oxidoreductase	Zm00001d007251	Adenine/guanine permease AZG2
Zm00001d007229	phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate lipase C	Zm00001d007255	Protein NRT1/ PTR FAMILY	Zm00001d007253	fructose-6P, 2 kinase
Zm00001d007231	α -xylosyltransferase	Zm00001d007258	putative carboxylesterase 18	Zm00001d007254	Leucine-rich repeat receptor-like serine/threonine-protein kinase BAM3
Zm00001d007259	hypothetical protein	Zm00001d007263	WAT1-related protein	Zm00001d007267	lhcb5 - light harvesting chlorophyll a/b binding protein5
Zm00001d007261	hypothetical protein	Zm00001d007264	putative protein phosphatase 2C 30	Zm00001d007268	L-type lectin-domain containing receptor kinase IX.1
Zm00001d007269	Plant-specific domain TIGR01627 family protein				

Annexe 2. Liste des lignées consanguines utilisées ainsi que les témoins

Génotype	Code	Génotype	Code	Génotype	Code	Génotype	Code
AD362-2	70	I453	295	AR254	121	78004	139
CI72	185	N532	128	W570	116	EP61	263
MS223	38	R76	79	EP72	268	IL677a	297
FR19	168	EP65	265	Mo17+/su	46	LH202	301
ADSA10	73	SD69	198	EP40	251	ABPI5	18
R101	191	AusTRCF306303	105	R222	75	4580INBRED	101
W153R	315	G80	206	H96	49	LH60	142
H93	48	80-2	197	EP32	249	(TwanxTzuh)-S6	165
NC326	58	NC362	59	EP75	271	J47	19
A635RpRp	28	A239	22	H107	10	Va26	314
EP64	264	H84	293	MS78	35	MS79	36
BP2	232	V576	312	R851	194	N536	129
L127	161	CI82A	5	B76	153	AusTRCF306310	109
R75	78	NC252	173	89S4117	8	R30	77
NO.1037INBRED	93	EP99	281	R105	90	H116	87
EP57	261	NO.1032INBRED	92	A188	217	P8	42
EP44	253	F575	291	A643	182	STRAIN465A-421-68(B)	97
EP86	277	Yellow3-4	6	A564N	100	W3666	180
Va99	184	EZ6	288	V642	313	EP17	245
A208	181	A657	167	W182E	316	k305	299
PHG146	143	21-396-68(B)	98	A630	27	MS77	34
ADSA4	190	LP1CMSHT	137	A669	30	MS100	183
A632wx	219	AD230DS	67	78010	169	BPM2	233
NC372	60	N540	132	A636	29	ADH10	69
L139	162	EP42	252	T8144INBRE D	91	78002A	141
H119	16	A664	226	II14H	189	AD440DS-1	72
NO.1197INBRED	94	OC14	135	Oh545	304	H122w	53
H111	154	LH143CMS	205	A264	24	EP81	272
A684su	122	Oh43wx	303	AusTRCF306323	110	ABPI2	17
A635	177	C68sh2	236	pa91HT2	41	AusTRCF306306	107
Va102	125	A652	223	P51	306	H106w	187
W572	117	EP16	244	AusTRCF306335	111	EP116	286
CI21E	1	Ia5125	124	H109	51	NY166(Nevah Yaar)	88
MBPM	208	MS67	32	EP90	278	R004	76
INBREDA-243-1	86	H112	15	EP51	257	H8431	145
Mo49	149	EP67	266	27A-317-68©	95	AD284	68
A641	222	AusTRCF306304	106	E8501	160	PB80	209
EP29	248	STRAIN451B-4-	96	OC10	201	Mo17TRf	179

		68(B)					
EP71	267	FP1	292	PHW52	311	N217	134
CO106	239	4226	83	Hi60	151	Mo47	202
N514	126	P51	11	N538	131	CI540	43
NY971(NevahYaar)	89	EP4	243	W64A	317	B89	113
EP83	274	H121	52	ND407	176	B37TRF	9
B164	188	58613B73(Meth)Bc 5S4	215	A661	224	EP91	279
EP3	242	EP51	258	52220	164	k301	298
N515	127	58801InbredMo17	152	LH59	302	NY3671	147
CI38B	3	J8606	174	EP45	254	Yong28	7
A116	20	PHV37	213	LH195	300	ND480	193
A257	23	EP115	285	F473	289	K47	12
EP53	259	INBRED379	195	R181B	82	EP74	270
Mo20W	120	EP85	276	EP118	287	CM109	237
78551S	210	A637	220	Z77016	318	B107	136
EP106	283	A665	227	AusTRCF3062 73	104	Pa468	114
R181	81	EP19	246	PHG35	308	II778d	62
LP1NRHT	204	R223	85	AusTRCF3058 36	102	Tx714	148
PHR25	310	EP94	280	EP1	241	B46	199
PB130	307	CI45	4	IL14H	296	AusTRCF3063 08	108
EP73	269	OQ603	158	A627	26	5707	140
WIL900	159	NY364(Nevah Yaar)	196	C68	235	IBC2	172
CI41	44	AusTRCF306343	112	N527	146	A685su	123
H108	50	EP47	256	ADSA13	74	MS216	37
A203	21	II731a	61	Mo501w	66	A286	25
MS72	33	PHW52	211	EP84	275	R113	192
B73Htrhm	55	III.Hy	166	B93	230	R216	216
K41	14	ND-B8	84	A662	225	778	156
F557	290	W153R	203	S8326	212	B73	229
AusTRCF306236	103	R78	80	Mo401	63	L135	170
11430	144	A680	31	C103wx	234	NC308	57
PHP02	309	B84+/su	45	NC284	175	pa91HT1	40
CM139	238	MBNA	138	K150	13	N537	130
K10	99	A509	218	ND257	200	CO328	240
EP39	250	H99	294	EP82	273	EP46	255
PHP55	171	CI29B	2	66	47	N6	56
MS224	39	Pa880	115	N544	133	EP109	284
EP28	247	A671	228	P39	305	CI7Goodman- Buckler	64
A638	221	EP58	262	B9A	231	PHG29	207
CO257	54	W8555	163	NC290	65	PHT77	157
WXL317	186	R227	118	LH196	178	LH119	155

EP105	282	Hi47	150	EP56	260	B75	214
AD448ds	71	A619	T1	A632	T2	A662	T3
HP68-07	119	A665	T4	EP42	T5	PH207	T6
T: Numéro des témoins							

Annexe 3. A. Dispositif expérimental (partie conduite en conditions normales).

147	298	196	158	233	183	15	32	T5	
7	279	112	4	69	34	266	124		70
193	9	T1	280	141	299	T4	244		185
12	113	256	85	72	245	106	223		38
T1	T3	61	246	53	T6	96	236		168
270	43	211	227	272	180	292	303		73
237	202	166	T6	17	97	83	T1		191
136	284	84	220	107	42	11	205		315
114	56	203	276	187	87	243	135		48
62	255	80	195	T5	77	52	226		T6
148	240	31	285	286	109	215	252		58
199	130	T5	213	88	129	T6	132		28
108	40	45	174	76	36	121	67		264
140	T2	138	152	145	T2	116	137		232
172	260	218	258	68	314	268	98		161
123	178	294	T2	209	19	46	T3		78
37	65	2	119	179	165	251	167		93
25	231	115	71	134	142	75	288		261
	305	228	214	T2	101	49	6		T1
	133	262	155	89	18	249	291		253
	47	T3	157	274	301	T2	92		277
	273	163	207	188	297	271	281		184
	T5	118	64	242	T4	10	173		181
	200	150	282	127	263	35	5		143
	13	192	186	3	139	194	T5		190
	175	216	54	20	176	153	312		219
	234	156	221	23	317	8	293		60
	63	229	247	T3	131	90	22		T2
	212	170	39	259	151	217	59		162
	225	T4	T6	120	311	182	197		16
	230	57	171	210	201	100	206		94
	T4	224	250	283	T1	313	105		154
	275	164	99	81	160	316	198		122
	66	302	238	204	95	27	265		177
	74	254	309	310	257	T3	79		125
	146	300	144	307	278	30	128		117
	235	289	103	T4	51	169	295		T4
	26	82	290	269	111	29	126		1
	296	287	T1	159	306	91	T3		208
	241	318	14	44	41	189	239		86
	T6	104	55	50	T5	304	267		149
	102	308	33	21	110	24	248		222

Chaque couleur indique un bloc donné.

Annexe 3. B. Dispositif expérimental (partie conduite en conditions de stress hydrique).

289	175	158	106	252	T2	42	10	295
269	199	149	70	143	245	94	62	225
134	T2	247	131	248	80	108	114	T1
139	230	226	152	272	239	206	201	35
54	300	T1	T4	19	116	T3	T4	171
241	8	69	65	111	58	27	317	267
T5	87	178	97	34	16	161	49	233
209	33	44	243	309	291	96	92	315
278	148	18	305	173	128	167	130	219
179	86	75	293	186	T1	204	25	180
213	313	36	88	123	279	55	107	150
314	T1	17	28	T5	115	100	294	T2
264	169	132	259	246	7	265	12	15
195	99	T3	T6	220	63	T1	T5	256
197	270	9	57	61	235	274	145	127
176	112	43	163	154	183	284	288	215
275	261	117	40	89	73	255	138	304
104	281	286	316	174	60	251	182	21
	29	184	240	285	74	216	76	232
	238	147	210	125	t5	262	113	31
	T4	91	72	T2	193	277	212	T6
	157	26	118	198	211	68	203	5
	2	T2	263	103	308	T6	T2	23
	266	159	280	137	136	46	79	11
	292	126	95	47	244	224	242	283
	196	190	260	122	141	93	214	312
	121	181	205	290	236	164	162	202
	48	146	T4	307	66	81	253	166
	59	120	217	254	52	228	77	20
	T3	156	6	T6	t3	271	129	T5
	39	67	302	185	124	170	273	56
	200	144	83	71	258	38	84	301
	194	T5	142	229	102	64	231	223
	191	1	155	268	306	299	3	287
	303	4	135	53	133	37	98	234
	192	153	85	110	101	318	249	90
	151	50	T1	32	311	T4	T4	296
	177	208	187	189	172	140	237	13
	T6	218	297	T3	T6	298	188	T3
	257	250	207	105	222	14	165	82
	51	282	22	45	30	168	78	276
	221	24	109	160	41	310	119	227

Chaque couleur indique un bloc donné.

Annexe 4. A. : Moyennes des différents paramètres agronomiques ainsi que le rendement en grain et ses composantes évalués en conditions normales, sur les lignées issues du panel ainsi que les témoins.

Génotype	Paramètres										
	Vig	FM (j)	FF (j)	ASI (j)	HP (cm)	SF (cm ²)	SG	RDT (t/ha)	LE (cm)	NRE	PMG (g)
	Estimations										
(TwanxTzuh)S6	5,4178	76,1974	78,9214	3	144,49	418,56	0,9909	1,9543	11,236	12,8262	123,68
27A31768©	8,4178	65,1974	68,9214	4	162,99	271,86	1,9909	0,6896	7,986	12,8262	133,69
4226	6,5307	64,7139	67,4033	3	135,39	242,42	0,9694	.	10,4499	12,9773	.
4580INBRED	5,4178	74,1974	78,9214	5	112,99	299,12	0,9909	0,772	12,5693	9,8262	82,0405
52220	5,9838	69,6348	71,6392	2	95,0569	339,45	2,0783	0,6919	8,9553	8,6875	128,23
5707	6,7895	69,2142	75,5198	6	147,91	320,05	1,0768	4,6789	9,4893	9,9601	219,77
58613B73(Meth)Bc5S4	6,5307	75,7139	79,4033	4	180,39	405,69	1,9694	.	10,0999	9,9773	.
58801InbredMo17	3,9838	80,6348	83,6392	3	167,56	309,69	1,0783	.	6,6886	9,3542	123,99
66	5,7895	75,2142	79,5198	4	159,58	262,7	1,0768	1,1031	7,6393	13,9601	138,87
778	5,9838	65,6348	72,6392	7	108,56	160,1	1,0783
78002A	5,4178	70,1974	71,9214	2	170,99	331,23	0,9909	16,3158	12,5693	11,8262	339,68
78004	6,4178	71,1974	74,9214	4	136,32	312,78	0,9909	0,4925	12,736	13,1595	126,02
78010	6,4178	67,1974	69,9214	3	139,99	224,53	1,9909	0,7952	11,236	13,8262	126,79
78551S	5,3976	71,9878	78,7783	7	133,8	224,28	1,9569	.	10,7255	10,1915	.
802	5,8806	62,2519	64,738	2	125,01	185,88	0,9277	.	12,1774	10,0241	.
89S4117	8,5307	76,7139	82,4033	6	160,22	289,22	1,9694	.	6,7666	11,9773	.
A116	5,3976	61,9878	69,7783	8	105,89	118,56	0,9569
A188	8,5307	57,7139	59,4033	2	138,39	277,5	1,9694	.	9,0999	9,9773	.
A203	6,3976	67,9878	76,7783	9	142,47	263,11	1,9569	1,4135	7,9755	11,1915	206,35
A208	3,8806	68,2519	74,738	6	130,85	176,93	0,9277
A239	5,8806	64,2519	65,738	1	122,85	279,5	0,9277	4,1978	10,144	10,0241	253,98

A257	5,3976	62,9878	68,7783	6	92,469	223,68	1,9569
A264	5,4178	67,1974	80,9214	14	91,9912	176,05	3,9909	.	4,836	13,8262	.
A286	5,7895	73,2142	79,5198	6	157,58	331,4	1,0768	5,6266	11,6393	10,6268	251,37
A509	5,9838	59,6348	61,6392	2	117,06	219,08	1,0783	1,1624	8,122	11,3542	173,76
A564N	5,5307	68,7139	.	.	91,3902	.	1,9694	.	10,9726	.	.
A627	5,7895	69,2142	73,5198	4	125,08	390,85	1,0768	3,049	.	11,2935	201,27
A630	7,5307	64,7139	68,4033	4	142,39	318,27	1,9694	0,2453	10,9666	9,3106	121,13
A632wx	5,8806	71,2519	76,738	5	123,35	227,4	1,9277	1,0927	13,1774	11,3574	248,75
A635	5,8806	69,2519	75,738	6	118,35	209,95	1,9277	1,4222	6,3274	11,0241	183,26
A635RpRp	4,8806	69,2519	74,738	5	115,85	130,05	0,9277	1,7996	7,9274	11,0241	234,28
A636	6,4178	70,1974	73,9214	4	120,99	195,4	0,9909	.	5,5693	11,8262	.
A637	5,9838	57,6348	67,6392	10	82,3902	126,33	3,0783
A638	6,3976	60,9878	69,7783	9	126,47	258,87	1,9569	0,5961	7,7588	8,1915	161,35
A641	4,8806	68,2519	77,738	9	85,1801	140,03	1,9277	1,2606	5,0774	10,0241	198,75
A643	6,5307	64,7139	71,4033	7	149,31	278,19	2,9694	0,3746	12,0999	9,9773	174,7
A652	6,5307	63,7139	71,4033	8	122,06	181,82	0,9694	0,7642	10,8333	11,9773	106,13
A657	6,5307	73,7139	76,4033	3	169,72	298,74	0,9694	2,9875	8,1999	7,9773	257,36
A661	6,9838	55,6348	60,6392	5	117,89	182,67	2,0783	2,5172	6,7886	10,0209	188,39
A664	5,5307	65,7139	67,4033	2	139,72	192,32	0,9694	3,4567	8,1333	9,3106	197,93
A669	6,4178	65,1974	71,9214	7	122,32	206,11	0,9909	.	8,4026	11,8262	.
A671	6,9838	66,6348	68,6392	2	136,89	288,24	1,0783	3,6058	11,122	10,0209	177,75
A680	6,9838	69,6348	75,6392	6	159,89	343,13	2,0783	1,2559	11,122	14,6875	163,79
A684su	5,8806	63,2519	68,738	5	108,01	185,63	1,9277	.	9,1774	14,0241	.
A685su	6,7895	63,2142	64,5198	1	149,58	408,42	1,0768	1,1507	11,0726	11,9601	227,47
ABPI2	4,4178	66,1974	69,9214	4	135,66	179,05	0,9909	0,6224	12,236	8,8262	112,68
ABPI5	5,4178	62,1974	64,9214	3	121,49	154,26	1,9909	0,5413	5,236	11,8262	107,99
AD230DS	5,5307	63,7139	65,4033	2	118,39	177,37	0,9694	0,3863	8,9333	9,3106	111,98
AD284	6,3976	64,9878	69,7783	5	135,14	350,31	0,9569	1,5981	9,8255	10,1915	146,15
AD3622	4,8806	71,2519	75,738	4	101,35	214,78	0,9277

AD440DS1	5,4178	72,1974	76,9214	5	154,82	227,61	0,9909	0,6689	8,4026	7,8262	104,88
AD448ds	6,3976	64,9878	70,7783	6	146,64	307,91	1,9569	3,786	13,5588	10,8582	107,85
ADH10	6,4178	63,1974	65,9214	3	138,99	240,67	0,9909	3,1761	11,0693	12,4928	121,88
ADSA10	4,8806	64,2519	67,738	3	136,35	194,45	0,9277	2,9787	12,2774	10,0241	166,08
ADSA13	5,7895	61,2142	65,5198	4	128,08	240,53	1,0768	1,5242	13,4726	9,2935	113,67
ADSA4	6,8806	62,2519	68,738	6	124,51	231,78	2,9277	1,3655	11,0107	11,3574	81,0023
AR254	6,5307	69,7139	77,4033	8	108,39	223,69	0,9694	0,2399	13,5333	9,9773	204,46
AusTRCF305836	6,9838	75,6348	80,6392	5	125,56	258,22	2,0783	0,6992	7,4553	9,3542	212,56
AusTRCF306236	5,3976	75,9878	79,7783	4	119,64	303,29	0,9569	.	7,4755	10,1915	.
AusTRCF306273	5,9838	71,6348	78,6392	7	106,39	266,52	1,0783	1,3683	6,872	11,0209	162,39
AusTRCF306303	5,8806	77,2519	83,738	6	183,35	187,73	1,9277	.	4,5774	6,0241	.
AusTRCF306304	6,5307	78,7139	82,4033	4	139,72	393,32	0,9694	0,9822	13,4999	11,9773	209,33
AusTRCF306306	5,4178	80,1974	83,9214	4	149,49	347,23	0,9909	0,8054	7,236	9,8262	174,12
AusTRCF306308	5,7895	72,2142	80,5198	8	133,91	202,45	1,0768	0,3933	9,1393	11,9601	172,6
AusTRCF306310	6,4178	72,1974	78,9214	7	160,49	346,58	0,9909	1,6156	11,336	12,4928	227,98
AusTRCF306323	6,4178	83,1974	89,9214	7	103,16	255,96	1,9909	.	5,836	5,8262	.
AusTRCF306335	6,4178	70,1974	71,9214	2	136,82	326,13	0,9909	0,7325	15,586	10,8262	122,35
AusTRCF306343	5,9838	71,6348	76,6392	5	136,72	269,68	1,0783	3,8573	9,122	11,0209	230,87
B107	5,7895	69,2142	71,5198	2	155,75	284,16	1,0768	0,139	11,1393	10,6268	286,91
B164	7,3976	63,9878	64,7783	1	162,47	264,56	1,9569	1,2624	14,9755	10,1915	195,64
B37TRF	6,7895	69,2142	73,5198	4	144,91	277,88	1,0768	0,5571	15,6393	11,9601	341,59
B46	4,7895	69,2142	75,5198	6	122,91	337,12	1,0768	1,0314	11,9726	12,6268	215,12
B73	5,9838	76,6348	80,6392	4	156,89	443,02	2,0783	0,5185	8,122	12,6875	293,99
B73Htrhm	5,3976	78,9878	82,7783	4	131,97	343,31	1,9569
B75	6,3976	66,9878	73,7783	7	143,8	265,55	0,9569	2,4232	10,3921	12,1915	115,35
B76	6,5307	69,7139	74,4033	5	121,89	216,07	1,9694
B84+/su	6,9838	71,6348	77,6392	6	167,56	434,48	1,0783	4,4934	16,2886	12,6875	119,19
B89	7,7895	71,2142	79,5198	8	162,58	314,76	1,0768	2,9512	10,306	9,2935	252,17
B93	4,7895	72,2142	70,5198	2	96,4125	152,21	1,0768	1,299	8,806	9,9601	285,77

B9A	8,7895	70,2142	75,5198	5	174,91	447,68	1,0768	1,4697	12,9726	13,2935	155,37
BP2	4,8806	72,2519	76,738	4	160,35	217,65	0,9277	2,3984	12,5107	12,6907	179,98
BPM2	6,4178	66,1974	70,9214	5	135,66	275,17	0,9909	2,6973	13,9693	11,8262	115,48
C103wx	4,7895	75,2142	79,5198	4	164,91	333,53	1,0768	0,5131	15,306	11,9601	272,06
C68	8,7895	61,2142	65,5198	4	151,41	313,36	1,0768	2,2946	10,9726	11,2935	223,17
C68sh2	4,5307	68,7139	76,4033	8	142,06	154,59	0,9694	0,5174	11,0999	11,9773	206,13
CI21E	6,8806	76,2519	79,738	3	128,35	306,44	1,9277	0,8572	9,6274	13,0241	215,65
CI29B	7,9838	69,6348	76,6392	7	165,89	457,89	1,0783	0,7815	13,622	10,6875	357,32
CI38B	6,3976	73,9878	77,7783	4	143,14	365,93	1,9569	0,679	10,2255	11,1915	138,85
CI41	8,3976	76,9878	82,7783	6	148,47	396,58	1,9569	1,6916	10,7255	9,5248	164,25
CI45	5,9838	75,6348	78,6392	3	139,22	341,38	1,0783	0,6328	7,922	10,0209	220,91
CI540	4,7895	83,2142	86,5198	3	174,75	265,15	1,0768	0,4471	10,1393	9,9601	100,57
CI72	4,8806	79,2519	82,738	3	128,01	245,55	1,9277	1,1591	12,044	12,6907	218,28
CI7GoodmanBuckler	7,3976	75,9878	78,7783	3	192,64	450,9	0,9569	0,6737	8,7255	10,8582	100,61
CI82A	7,5307	71,7139	74,4033	3	151,39	365,1	1,9694	5,1023	13,6333	9,9773	200,13
CM109	6,7895	59,2142	62,5198	3	147,25	260,77	2,0768	0,702	9,6393	11,9601	111,07
CM139	6,3976	56,9878	63,7783	7	130,3	178,4	2,9569
CO106	7,8806	52,2519	59,738	7	125,35	172,65	1,9277	1,5457	8,7774	8,0241	102,23
CO257	5,3976	74,9878	82,7783	8	129,97	384,37	1,9569	0,7071	9,7255	16,1915	324,08
CO328	6,7895	65,2142	68,5198	3	145,91	328,56	1,0768	11,534	14,406	12,6268	204,17
E8501	5,4178	66,1974	68,9214	3	148,82	357,96	0,9909	2,6028	13,936	9,8262	195,48
EP1	7,7895	56,2142	60,5198	4	97,5792	178,6	4,0768	0,5464	5,4726	11,9601	105,07
EP105	6,3976	64,9878	73,7783	9	154,47	333,09	1,9569	4,7461	9,0255	10,8582	235,55
EP106	6,3976	65,9878	67,7783	2	121,14	253,7	0,9569	2,1823	10,2255	8,1915	165,73
EP109	6,7895	70,2142	77,5198	7	131,58	322,31	2,0768	0,3066	10,7393	9,2935	89,6663
EP115	6,9838	64,6348	68,6392	4	172,06	339,11	1,0783	1,4094	9,2886	11,3542	327,99
EP116	6,3976	67,9878	74,7783	7	150,64	426,68	0,9569	2,8282	9,5588	13,5248	283,25
EP118	8,9838	61,6348	65,6392	4	152,72	275,9	2,0783	0,6643	6,122	8,6875	142,87
EP16	6,5307	55,7139	63,4033	8	115,72	186,77	0,9694

EP17	8,4178	71,1974	75,9214	5	124,16	269,86	0,9909	0,3584	15,236	9,8262	147,68
EP19	7,9838	58,6348	56,6392	2	98,5569	157,74	2,0783	0,5291	7,472	10,0209	203,99
EP28	5,3976	57,9878	71,7783	14	64,6357	68,3208	1,9569
EP29	6,8806	62,2519	72,738	10	121,35	177	2,9277
EP3	7,3976	55,9878	61,7783	6	131,64	201,06	1,9569	0,6417	14,4255	8,1915	138,5
EP32	6,5307	63,7139	76,4033	13	101,22	236,83	1,9694	1,1091	11,5999	7,9773	215,43
EP39	5,3976	56,9878	61,7783	5	88,3024	102,67	2,9569
EP4	6,5307	56,7139	63,4033	7	129,81	206,89	1,9694	1,3911	15,0999	7,9773	284,13
EP40	6,5307	68,7139	70,4033	2	152,06	233,75	0,9694	1,6214	9,9999	8,9773	148,33
EP44	5,8806	62,2519	67,738	5	92,5134	164,65	3,9277	0,8718	6,9274	7,0241	84,2262
EP45	7,9838	63,6348	66,6392	3	151,56	427,07	1,0783	6,377	16,4553	8,6875	141,99
EP46	6,7895	54,2142	60,5198	6	117,41	140,73	3,0768	1,0915	10,1393	7,9601	178,87
EP47	8,9838	58,6348	62,6392	4	151,89	247,78	2,0783	1,6333	9,622	7,3542	191,29
EP51	7,2008	67,4161	72,7803	5,5	151,27	402,06	1,0346	2,3295	13,129	12,2569	190,97
EP53	3,3976	55,9878	61,7783	6	115,8	157,06	0,9569	0,5652	10,2255	8,8582	211,35
EP56	6,7895	52,2142	56,5198	4	111,25	105,76	4,0768	.	8,3393	9,9601	.
EP57	6,8806	60,2519	64,738	4	140,85	217,73	2,9277	3,6493	9,1774	12,0241	225,99
EP58	7,9838	61,6348	64,6392	3	131,22	228,6	2,0783	0,5635	7,4553	14,6875	298,99
EP61	6,4178	60,1974	65,9214	6	112,49	203,91	1,9909
EP64	4,8806	67,2519	71,738	4	122,85	327,78	0,9277	2,4174	6,344	10,6907	170,48
EP65	6,8806	67,2519	73,738	6	142,68	253,64	1,9277	1,755	9,5774	8,0241	151,58
EP67	8,5307	60,7139	64,4033	4	131,06	314,98	1,9694	4,2615	11,4333	11,9773	213,03
EP71	7,8806	61,2519	68,738	7	118,01	190,44	1,9277	1,5483	7,0774	12,0241	214,58
EP72	5,5307	69,7139	77,4033	8	159,22	281,25	0,9694	1,3628	7,9333	11,9773	142,74
EP73	8,3976	56,9878	61,7783	5	118,97	203,06	0,9569	3,2282	11,4755	10,1915	199,69
EP74	7,7895	58,2142	59,5198	1	96,9125	236,11	2,0768	0,3489	8,8893	10,9601	101,2
EP75	8,5307	57,7139	60,4033	3	127,56	216,24	3,9694	2,6303	8,7999	8,644	149,93
EP81	6,4178	62,1974	66,9214	5	121,82	229,11	2,9909	0,9251	8,736	11,8262	186,48
EP82	7,7895	62,2142	65,5198	3	151,08	257,86	2,0768	0,5944	14,206	11,9601	248,87

EP83	7,3976	60,9878	66,7783	6	144,14	326,62	1,9569	2,0661	12,2255	11,5248	154,15
EP84	5,7895	56,2142	60,5198	4	122,58	148,51	1,0768	1,0915	7,3893	10,9601	108,87
EP85	7,9838	58,6348	62,6392	4	141,06	260,18	1,0783	.	12,4553	10,6875	.
EP86	6,8806	62,2519	65,738	3	154,18	224,55	1,9277	3,6888	12,5107	10,6907	144,18
EP90	5,4178	67,1974	73,9214	7	153,99	272,67	0,9909	0,1111	11,836	6,8262	76,181
EP91	6,7895	68,2142	71,5198	3	131,91	215,28	1,0768	1,2727	12,8893	9,9601	83,5663
EP94	5,9838	68,6348	73,6392	5	89,7236	228,02	2,0783	1,0519	4,9553	10,0209	128,69
EP99	7,5307	68,7139	73,4033	5	157,22	326,27	0,9694	3,1038	6,5499	11,9773	138,43
EZ6	6,5307	65,7139	72,4033	7	138,72	287,82	0,9694	3,4492	13,4333	9,9773	274,73
F473	8,9838	61,6348	64,6392	3	130,56	328,85	1,0783	2,3358	10,2886	12,0209	208,19
F557	6,3976	62,9878	71,7783	9	131,3	164	1,9569	2,224	5,2255	9,5248	172,78
F575	8,5307	63,7139	68,4033	5	130,06	282,17	1,9694	0,4459	13,5999	6,9773	122,77
FP1	8,5307	60,7139	62,4033	2	140,06	273,07	0,9694	7,4779	14,7999	11,9773	174,03
FR19	4,8806	72,2519	76,738	4	146,01	220,8	0,9277	3,7215	9,144	12,0241	171,68
G80	5,8806	69,2519	74,738	5	148,68	208,43	0,9277	0,911	8,1774	11,3574	226,37
H106w	5,4178	71,1974	75,9214	5	124,16	234,67	0,9909	0,896	4,236	8,8262	312,58
H107	5,5307	70,7139	74,4033	4	100,39	278,19	1,9694	.	6,0999	10,9773	.
H108	4,3976	76,9878	79,7783	3	104,64	204,37	0,9569	0,7299	8,2255	10,1915	129
H109	7,4178	67,1974	70,9214	4	127,66	242,46	0,9909	0,7196	12,686	7,8262	163,35
H111	6,8806	72,2519	76,738	4	141,18	240,9	0,9277	1,3945	11,844	11,3574	261,7
H112	5,5307	70,7139	74,4033	4	113,56	309,32	1,9694	.	8,3999	9,9773	.
H116	6,4178	62,1974	62,9214	1	145,49	222,28	0,9909	2,9601	12,736	7,8262	296,77
H119	2,8806	77,2519	83,738	6	100,1	235,88	0,9277
H121	7,5307	68,7139	76,4033	8	147,22	390,38	1,9694	0,3058	13,0999	9,9773	317,13
H122w	4,4178	80,1974	84,9214	5	134,99	204,21	0,9909	0,5438	6,736	8,8262	91,302
H84	5,8806	68,2519	74,738	6	119,85	170,03	1,9277
H8431	5,3976	67,9878	69,7783	2	158,97	315,25	0,9569	8,4581	17,0588	12,8582	244,35
H93	4,8806	75,2519	79,738	4	148,85	238,78	0,9277	.	12,0107	12,3574	.
H96	5,5307	76,7139	80,4033	4	124,39	280,82	1,9694	.	5,5999	13,3106	.

H99	6,9838	58,6348	55,6392	3	94,2236	208,14	1,0783	2,2565	10,7886	10,0209	217,64
HP6807	6,3976	66,9878	68,7783	2	153,8	226,76	0,9569	1,3964	12,2255	9,5248	115,95
Hi47	6,9838	75,6348	81,6392	6	156,22	354,53	2,0783	.	9,4553	10,6875	.
Hi60	7,4178	73,1974	79,9214	7	157,49	317,38	1,9909	2,2093	10,236	7,8262	252,28
I453	7,8806	61,2519	68,738	7	146,51	350,63	1,9277	1,491	12,4274	10,0241	199,08
IBC2	6,7895	70,2142	75,5198	5	146,91	370,2	2,0768	0,2152	13,4726	9,9601	277,37
IL14H	7,7895	63,2142	67,5198	4	156,91	266,38	1,0768	4,6235	9,7393	9,2935	258,87
IL677a	5,4178	67,1974	78,9214	12	105,66	212,01	0,9909
INBRED379	3,9838	71,6348	77,6392	6	141,22	439,64	2,0783	0,8712	14,9553	11,3542	257,32
INBREDA2431	5,8806	63,2519	72,738	9	100,35	132,38	1,9277	.	8,1774	10,0241	131,13
Ia5125	4,5307	67,7139	75,4033	8	115,22	168,5	0,9694	0,2065	6,3499	6,9773	.
II14H	6,4178	64,1974	74,9214	11	134,99	278,16	1,9909	0,08902	7,236	5,8262	111,2
II731a	4,9838	64,6348	70,6392	6	61,4736	103,38	1,0783
II778d	4,7895	66,2142	69,5198	3	115,25	137,86
III.Hy	5,9838	70,6348	76,6392	6	157,89	333,32	1,0783	2,3925	6,522	12,0209	174,19
J47	5,4178	72,1974	77,9214	6	178,16	421,24	0,9909	5,294	10,1693	11,1595	246,48
J8606	7,9838	69,6348	71,6392	2	174,72	336,63	1,0783	3,1541	9,2886	10,6875	228,4
K10	5,3976	60,9878	67,7783	7	101,3	112,51	1,9569	0,5763	8,5255	12,1915	196,35
K150	5,7895	77,2142	83,5198	6	148,08	103,99	1,0768	.	6,6393	11,9601	.
K41	5,3976	75,9878	81,7783	6	112,64	262,23	1,9569	.	3,7255	10,1915	.
K47	4,7895	84,2142	86,5198	2	117,58	254,15	1,0768	0,8677	14,6393	7,9601	87,4377
L127	5,8806	68,2519	72,738	4	128,35	189,3	0,9277	5,13	13,6774	12,0241	289,38
L135	7,9838	62,6348	69,6392	7	122,89	279,4	2,0783	0,5399	10,9553	10,6875	72,8748
L139	6,8806	67,2519	72,738	5	153,51	247,95	1,9277	0,9943	13,0107	12,0241	119,1
LH119	6,3976	69,9878	72,7783	3	158,97	320,63	1,9569	.	8,2255	14,1915	.
LH143CMS	6,5307	70,7139	71,4033	1	128,81	288,6	0,9694	0,3427	8,8499	9,9773	146,46
LH195	7,9838	75,6348	79,6392	4	136,39	434,3	1,0783	1,8064	11,122	13,3542	253,21
LH196	6,7895	69,2142	75,5198	6	170,91	299,01	1,0768	1,9831	9,5393	13,2935	229,77
LH202	5,4178	69,1974	71,9214	3	141,16	283,61	1,9909	0,1504	8,0693	10,4928	151,48

LH59	5,9838	69,6348	76,6392	7	133,56	311,1	1,0783	0,5795	16,2886	8,6875	191,49
LH60	2,4178	83,1974	84,9214	2	120,32	297,81	0,9909	0,7242	8,836	9,8262	169,98
LP1CMSHT	5,5307	82,7139	80,4033	2	146,39	341,75	0,9694	1,2564	14,0999	11,9773	175,67
LP1NRHT	6,3976	69,9878	72,7783	3	157,64	369,12	1,9569	0,7493	11,2921	11,5248	151,35
MBNA	6,9838	64,6348	69,6392	5	146,56	273,85	1,0783	1,1977	9,2886	11,3542	288,1
MBPM	6,8806	79,2519	82,738	3	106,85	400,88	1,9277	0,7991	8,1774	9,0241	110,65
MS100	6,4178	63,1974	68,9214	6	129,82	176,8	0,9909	1,6849	10,5026	10,4928	199,18
MS216	5,7895	68,2142	73,5198	5	123,25	349,51	2,0768	0,168	8,6393	9,9601	188,47
MS223	4,8806	70,2519	76,738	6	131,51	185,98	0,9277	.	8,3774	9,3574	.
MS224	6,3976	60,9878	68,7783	8	153,97	210,46	1,9569	2,6332	9,6921	8,1915	171,55
MS67	6,5307	67,7139	73,4033	6	121,89	245,84	0,9694	5,916	10,7999	9,3106	198,53
MS72	5,3976	67,9878	72,7783	5	121,14	248,77	1,9569	5,533	8,3921	9,5248	174,35
MS77	8,4178	67,1974	70,9214	4	111,82	229,56	0,9909	0,3681	10,0693	11,1595	186,78
MS78	6,5307	70,7139	77,4033	7	121,56	285,04	1,9694	.	7,8499	11,9773	.
MS79	6,4178	66,1974	70,9214	5	133,16	269,83	0,9909
Mo17+/su	6,5307	70,7139	76,4033	6	179,06	318,12	0,9694	4,3167	9,9333	9,3106	191,33
Mo20W	6,3976	70,9878	76,7783	6	128,3	336,31	1,9569	7,1308	11,0588	12,1915	206,88
Mo401	5,7895	76,2142	79,5198	3	157,08	380,43	1,0768	.	8,6393	11,9601	.
Mo47	7,7895	68,2142	72,5198	4	154,91	320,6	1,0768	0,2454	8,9726	12,6268	168,6
Mo49	4,8806	68,2519	77,738	9	105,51	141,08	1,9277	1,4388	6,1774	8,0241	130,83
Mo501w	5,7895	71,2142	73,5198	2	114,58	314,9	1,0768	.	12,1393	11,9601	.
N217	4,3976	86,9878	88,7783	2	157,14	348,18	0,9569	1,1688	11,9755	9,1915	181,35
N514	4,8806	83,2519	87,738	4	145,35	331,73	0,9277
N515	6,3976	71,9878	78,7783	7	148,47	109,11	0,9569
N527	5,7895	69,2142	75,5198	6	146,58	415,86	1,0768	0,3061	13,2393	15,9601	348,37
N532	5,8806	67,2519	72,738	5	99,0134	326,1	1,9277	0,785	13,0274	14,0241	122,08
N536	6,4178	77,1974	80,9214	4	137,16	304,63	0,9909	0,08108	15,3026	9,8262	263,83
N537	5,7895	79,2142	82,5198	3	115,25	373,51	1,0768	1,0687	10,6393	11,9601	248,87
N538	5,4178	80,1974	83,9214	4	115,66	240,88	1,9909	0,8277	7,986	5,8262	128,3

N540	5,5307	84,7139	87,4033	3	146,06	371,57	1,9694
N544	6,7895	75,2142	78,5198	3	163,91	458,67	1,0768	0,5202	10,1393	11,9601	183,53
N6	6,7895	65,2142	69,5198	4	144,75	313,98	1,0768	0,01059	11,4726	11,9601	225,22
NC252	6,5307	77,7139	81,4033	4	151,56	305	0,9694	3,8194	14,6499	9,9773	205,63
NC284	4,7895	80,2142	83,5198	3	142,25	111,62	1,0768
NC290	6,7895	66,2142	72,5198	6	146,58	323,26	1,0768	0,7423	9,306	13,2935	354,57
NC308	5,9838	79,6348	82,6392	3	122,56	247,38	1,0783	0,5204	4,422	9,0209	243,99
NC326	5,8806	78,2519	81,738	3	155,01	236,6	0,9277	0,8587	14,1774	14,0241	145,42
NC362	6,8806	76,2519	81,738	5	160,51	340,8	1,9277	0,8916	9,1774	12,0241	308,45
NC372	5,8806	76,2519	77,738	1	150,51	328,54	0,9277	1,678	9,344	13,3574	211,28
NDB8	6,9838	61,6348	64,6392	3	125,39	191,5	1,0783	0,5926	9,122	11,3542	189,99
ND257	5,7895	58,2142	63,5198	5	128,25	154,41	1,0768	1,0871	8,6393	9,9601	106,37
ND480	4,7895	63,2142	70,5198	7	134,91	181,56	1,0768	0,7315	9,6393	10,9601	129,65
NO.1032INBRED	4,5307	76,7139	84,4033	8	119,06	268,14	0,9694	.	4,6774	.	.
NO.1037INBRED	3,8806	76,2519	79,738	3	132,6	195,3	1,9277	.	5,6774	12,0241	.
NO.1197INBRED	6,8806	70,2519	78,738	8	95,5134	239,4	2,9277	.	.	8,0241	.
NY166(NevahYaar)	5,3976	67,9878	68,7783	1	155,14	257,81	0,9569
NY364(Nevah Yaar)	5,9838	65,6348	69,6392	4	147,72	437,22	1,0783	4,1251	16,122	14,0209	279,79
NY3671	7,7895	64,2142	73,5198	9	166,25	468,16	1,0768	12,0412	12,9726	13,2935	279,27
NY971(NevahYaar)	7,3976	67,9878	70,7783	3	145,97	399,12	1,9569	0,8108	8,7255	12,1915	282,35
OC10	8,4178	70,1974	78,9214	9	152,16	183,21	2,9909
OC14	4,5307	69,7139	76,4033	7	124,89	191,45	0,9694	0,8257	5,7999	5,9773	177,01
OQ603	6,9838	66,6348	69,6392	3	139,89	236,27	1,0783	8,6659	11,222	10,0209	250,19
Oh43wx	4,5307	75,7139	79,4033	4	119,72	312,09	1,9694	0,7918	17,2999	9,9773	266,92
Oh545	7,4178	67,1974	76,9214	10	115,66	259,48	1,9909
P39	7,7895	56,2142	58,5198	2	121,75	188,33	3,0768	1,0883	10,4726	11,2935	132,2
P51	6,9743	59,9557	64,1623	4,5	118,61	237,05	1,4802	0,524	12,1263	8,2351	173,16
P8	6,4178	72,1974	79,9214	8	149,49	333,66	0,9909	1,6723	9,4026	10,4928	254,48
PB130	7,3976	54,9878	59,7783	5	121,47	200,06	1,9569	0,9709	9,8921	10,1915	74,6873

PB80	6,3976	71,9878	76,7783	5	171,97	450,31	0,9569	6,0433	11,1588	13,5248	193,45
PHG146	5,8806	79,2519	82,738	3	117,51	328,58	1,9277	1,2545	10,9274	10,0241	167,82
PHG29	7,3976	64,9878	70,7783	6	103,64	345,88	0,9569	5,8571	11,8921	11,5248	190,35
PHG35	5,9838	76,6348	80,6392	4	114,06	355,58	2,0783	6,9651	9,4553	8,0209	336,29
PHP02	6,3976	67,9878	75,7783	8	131,97	328,03	1,9569	0,7144	9,3921	10,1915	149,27
PHP55	7,3976	74,9878	78,7783	4	124,97	339,16	1,9569	.	10,7255	10,1915	.
PHR25	5,3976	64,9878	72,7783	8	128,3	221,77	0,9569	1,0773	4,7255	10,1915	190,02
PHT77	7,3976	63,9878	67,7783	4	158,64	227,79	1,9569	0,627	10,2255	10,8582	105,9
PHV37	5,9838	66,6348	77,6392	11	159,06	343,72	1,0783	2,8288	11,7886	14,0209	153,3
PHW52	7,7008	71,9161	79,2803	7,5	126,52	311,07	1,5346	2,3874	13,4553	12,0209	265,41
Pa468	5,7895	69,2142	74,5198	5	153,91	470,89	1,0768	1,0393	9,9726	9,9601	204,87
Pa880	4,9838	71,6348	77,6392	6	148,06	394,92	1,0783	0,8799	11,4553	15,3542	230,83
R004	5,3976	70,9878	74,7783	4	169,8	295,18	0,9569	1,0884	12,2255	10,1915	209,69
R101	4,8806	65,2519	69,738	4	142,85	129,44	0,9277	0,9701	11,6774	10,0241	207,32
R105	7,5307	71,7139	82,4033	11	164,06	287,98	1,9694	.	7,8666	11,9773	.
R113	2,9838	72,6348	82,6392	10	79,0569	371,13	1,0783	0,6646	16,122	12,0209	153,99
R181	6,3976	63,9878	68,7783	5	153,47	291,51	0,9569	1,5065	6,6921	9,5248	214,45
R181B	6,9838	66,6348	71,6392	5	130,56	248,68	1,0783	0,8528	7,2886	12,0209	360,07
R216	6,9838	66,6348	69,6392	3	126,22	340,52	1,0783	0,7743	11,122	11,3542	121,91
R222	4,5307	78,7139	81,4033	3	139,22	272,04	0,9694	.	9,0999	7,9773	.
R223	6,9838	67,6348	71,6392	4	129,56	276,74	1,0783	9,7747	8,7553	10,6875	182,39
R227	6,9838	80,6348	82,6392	2	137,72	511,63	1,0783	0,7647	12,4553	13,3542	356,76
R30	5,4178	76,1974	80,9214	5	119,16	327,73	0,9909	0,7187	12,736	9,8262	432,58
R75	4,8806	75,2519	79,738	4	148,01	201,38	1,9277	2,3535	9,0107	7,3574	182,38
R76	5,8806	77,2519	81,738	4	140,01	365,05	1,9277	.	7,6774	8,0241	.
R78	6,9838	69,6348	74,6392	5	155,06	531,89	2,0783	0,6691	14,122	15,3542	230,24
R851	6,5307	61,7139	69,4033	8	135,06	303,99	1,9694	0,583	10,6499	9,9773	288,4
S8326	5,7895	73,2142	77,5198	4	159,41	281,22	1,0768	5,284	12,306	11,2935	241,47
SD69	3,8806	75,2519	79,738	4	83,6801	165,68	0,9277

STRAIN451B468(B)	6,5307	60,7139	65,4033	5	127,72	172,82	0,9694	0,9405	9,3999	12,9773	227
STRAIN465A42168(B)	7,4178	62,1974	66,9214	5	136,66	341,06	0,9909	0,05104	9,9693	9,8262	146,68
T8144INBRED	5,4178	67,1974	79,9214	13	126,49	225,36	1,9909	.	5,236	11,8262	.
Tx714	4,7895	77,2142	80,5198	3	180,25	481,1	1,0768	1,3702	14,8893	13,9601	152,07
V576	4,8806	55,2519	63,738	8	89,1801	145,43	4,9277
V642	7,5307	40,7139	45,4033	5	84,0569	125,27	3,9694
Va102	5,8806	64,2519	72,738	8	142,51	331,6	0,9277	1,0079	12,1774	10,0241	238,33
Va26	3,4178	81,1974	83,9214	3	159,24	435,3	0,9909	0,1219	13,736	12,8262	260,58
Va99	5,8806	71,2519	75,738	4	143,35	316,35	0,9277	0,9028	13,5107	12,0241	260,54
W153R	4,9322	60,4434	64,6886	4	95,4518	149,18	1,003	9,3156	8,6497	11,0225	197,58
W182E	7,5307	64,7139	68,4033	4	111,06	195,24
W3666	5,4178	56,1974	58,9214	3	137,99	146,98
W570	7,5307	69,7139	75,4033	6	172,39	350,74	0,9694	2,8933	13,8333	12,644	121,93
W572	6,8806	68,2519	73,738	5	123,35	252,28	1,9277	1,1252	9,1774	6,0241	135,47
W64A	8,4178	62,1974	64,9214	3	141,16	153,28	1,9909	0,1947	11,736	11,8262	126,08
W8555	7,9838	76,6348	78,6392	2	155,89	411,44	1,0783	1,9172	8,122	13,3542	158,6
WIL900	4,3976	81,9878	84,7783	3	152,14	362,81	0,9569	0,6567	8,2255	10,1915	166,35
WXL317	5,3976	69,9878	76,7783	7	161,97	294,34	0,9569	0,5879	13,2255	14,1915	131,35
Yellow34	5,5307	63,7139	69,4033	6	125,06	290,57	0,9694
Yong28	6,7895	68,2142	72,5198	4	128,58	337,7	1,0768	5,8308	13,1393	12,6268	261,87
Z77016	7,9838	56,6348	60,6392	4	90,3902	192,39	4,0783	3,2971	7,7886	9,3542	161,69
k301	8,7895	68,2142	70,5198	2	178,58	415,81	1,0768	37,8913	15,806	15,9601	238,77
k305	7,4178	72,1974	66,9214	5	122,16	439,86	0,9909	2,0528	9,236	9,1595	239,38
pa91HT1	6,7895	79,2142	82,5198	3	114,25	442,7	1,0768	1,0673	.	.	.
pa91HT2	8,4178	77,1974	84,9214	8	148,49	541,86	2,9909	0,6048	12,736	7,8262	175,74
Témoins											
A619	6.1667	65.8333	71.0000	5.1667	146.47	293.33	1.5000	3.1512	12.1778	10.5556	219.47
A632	7.1667	68.1667	72.1667	4.0000	151.92	309.71	1.6667	3.9837	11.3944	11.1111	185.91
A662	5.9699	54.0306	60.6457	6.5714	106.80	145.47	1.8681	0.7356	7.2745	8.8503	135.09

A665	7.1405	63.6621	68.5199	4.8571	130.37	227.13	1.5826	4.5450	10.0079	10.4792	179.82
EP42	7.3615	63.2448	65.9442	3.6667	126.03	219.57	1.8528	2.2996	10.8038	8.2144	129.69
PH207	6.0000	64.8333	71.5000	6.6667	123.94	225.38	1.1667	2.5306	11.2749	10.8284	213.98
LSD (P<0.05)	1.0905	3.5806	3.962	2.1129	16.925	43.932	0.8238	2.9772	2.4161	1.9571	45.475

. : Donnée manquante ; Vig = Vigueur, FM = Floraison mâle, FF = Floraison femelle, ASI = Intervalle entre la floraison mâle et femelle, HP = Hauteur de la plante, SF = Surface foliaire, LE = Longueur de l'épi, NRE = Nombre de rangées par épi, PMG = Poids de mille grains, RDT = Rendement, SG = Sénescence ; LSD = Least Significant Distance, j = Nombre de jours, cm = Centimètres, q/ha = Quintaux par hectare, g = Grammes.

Annexe 4. B. : Moyennes des différents paramètres agronomiques ainsi que le rendement en grain et ses composantes évalués en conditions normales, sur les lignées issues du panel ainsi que les témoins.

Génotype	Paramètres										
	Vig	FM (j)	FF (j)	ASI (j)	HP (cm)	SF (cm ²)	SG	RDT (q/ha)	LE (cm)	NRE	PMG (g)
	Estimations										
(TwanxTzuh)S6	4,729	78,1681	.	.	57,3867	.	3
2139668(B)	3,729	78,1681	.	.	58,3867	.	4
27A31768©	2,964	71,2697	80	9	87,8719	86,9017	1
4226	5,964	70,2697	78	8	109,87	194,67	3	0,4809	7,5	11,4119	107,83
4580INBRED	5,444	74,7932	86	10	68,7637	229,61	2
52220	4,2153	80,6057	.	.	76,8257	.	2
5707	6,444	75,7932	89	12	101,43	193,63	2	1,3386	7,5	6,0887	180,83
58613B73(Meth)Bc5S4	5,729	76,1681	88	11	150,39	259,01	3	.	9	15,8817	.
58801InbredMo17	6,0552	77,2697	86	9	92,9336	229,71	3
66	4,964	72,2697	86	14	147,21	184,86	2	0,1083	6	10,4119	240
778	5,0552	69,2697	80	11	92,6003	141,85	2
78004	5,5925	69,8936	80	11	117,89	184,89	4
78010	4,5925	66,8936	72	6	114,55	184,29	2	.	9,5	10,2325	.
78551S	4,964	66,2697	73	7	117,71	186,86	2	0,3918	6	8,4119	134,8
802	3,5925	68,8936	79	11	83,2184	117,9	2	0,02554	6	6,2325	121,9
89S4117	5,5925	77,8936	84	7	141,55	212,85	1
A116	3,729	68,1681	.	.	74,5533	.	5
A188	6,964	57,2697	62	5	98,5386	200,06	4	1,9838	11,8333	9,7453	159,5
A203	4,729	68,1681	.	.	84,0533	.	4
A208	4,0552	69,2697	.	.	58,9336	.	2
A239	5,964	73,2697	84	11	107,87	249,12	2	1,5734	10,1667	7,7453	157,6

A257	5,729	74,1681	83	8	81,5533	125,87	2	0,3226	11	11,8817	198,93
A264	5,0552	68,2697	77	9	144,6	197,42	2	0,7011	10,6667	12,3463	151,8
A286	5,2153	69,6057	80	11	103,16	144,57	1	0,6418	14	9,7055	291,6
A509	5,0552	65,2697	79	14	74,9336	146,16	4
A564N	4,2153	77,6057	83	6	141,33	230,52	1	.	8	10,7055	.
A627	6,0552	69,2697	80	11	102,27	253,6	2	0,03511	7,75	6,6797	88,5185
A630	5,2153	66,6057	83	17	69,8257	136,88	3
A632wx	4,729	71,1681	.	.	81,3033	.	4
A635	4,5925	70,8936	78	8	114,22	213,4	1	3,9954	10,3333	8,8992	244,2
A635RpRp	4,0552	69,2697	79	10	115,93	102,69	2	0,05839	7,5	11,6797	250
A636	4,5925	69,8936	89	20	106,22	201,49	3
A637	4,964	56,2697	76	20	76,0386	114,53	5
A638	7,0552	66,2697	84	18	74,2669	201	2
A641	6,444	63,7932	69	4	86,4303	261,67	2	1,3328	17	10,0887	213,8
A643	4,2153	69,6057	79	10	111,66	192,27	1	0,03279	8	11,7055	176,67
A652	5,729	64,1681	80	.	64,72	.	5
A657	5,2153	77,6057	82	5	102,99	253,39	2	0,2566	6	7,7055	168,46
A661	5,2153	64,6057	.	.	60,159	.	5
A664	6,0552	61,2697	63	2	120,27	186,71	3	2,8755	9	8,3463	178,6
A669	4,444	71,7932	.	.	60,4303	.	2
A671	5,2153	69,6057	80	11	76,8257	147,94	4	0,1641	8,5	7,7055	168
A680	3,729	79,1681	.	.	65,5533	.	4
A684su	4,964	66,2697	70	4	100,54	158,17	1	0,2159	8,75	8,4119	225,38
A685su	4,964	64,2697	66	2	119,87	182,96	1
ABPI2	3,0552	65,2697	83	18	100,6	112,41	1
ABPI5	4,0552	61,2697	66	5	99,9336	101,22	4
AD284	4,2153	82,6057	.	.	54,8257	.	4
AD3632	5,0552	69,2697	84	15	106,27	172,12	2	0,1969	10	5,6797	78,6842
AD440DS1	4,964	70,2697	84	14	127,37	207,32	2

AD448DS	4,964	66,2697	72	6	121,21	186,42	1	0,5405	12,5	8,4119	123,01
ADH10	5,0552	63,2697	69	6	109,6	160,47	3	0,5056	11	11,6797	101,87
ADSA10	6,444	61,7932	68	5	135,76	177,69	2	1,3497	12,1667	8,0887	101,6
ADSA13	4,444	63,7932	77	12	91,097	170,19	3	0,4288	11	7,0887	103,33
ADSA4	6,0552	65,2697	69	4	107,27	236,97	2	2,6384	12	9,013	181,9
AR254	4,5925	80,8936	84	4	73,2184	173,39	1	.	5,5	6,2325	.
AusTRCF306236	3,964	77,2697	84	7	99,3719	234,07	2	0,213	10,1667	10,4119	250
AusTRCF306273	5,5925	74,8936	96	22	111,89	242,03	2
AusTRCF306303	4,964	83,2697	.	.	82,3719	.	4
AusTRCF306304	4,0552	80,2697	.	.	104,43	.	2
AusTRCF306306	4,2153	84,6057	90	6	98,159	221,52	2
AusTRCF306308	5,2153	73,6057	79	6	120,83	154,69	3
AusTRCF306310	4,964	83,2697	.	.	84,3719	.	3
AusTRCF306323	4,964	80,2697	.	.	79,8719	.	2
AusTRCF306335	6,444	67,7932	80	11	137,93	259,39	2	0,3459	8	8,0887	220
AusTRCF306343	3,5925	72,8936	83	11	112,22	158,42	1	0,1515	7,25	10,2325	133,33
B107	5,444	69,7932	82	11	99,7637	136,66	2	0,3299	8	6,0887	174
B164	5,729	68,1681	82	13	87,0533	74,8848	4
B37TRF	5,0552	66,2697	78	12	117,93	198,96	1	.	9,5	11,6797	.
B46	3,5925	65,8936	80	15	57,7184	143,33	3
B73	5,964	76,2697	82	6	154,87	346,1	1	1,9906	10,6667	15,0786	210,5
B73Htrhm	5,2153	77,6057	86	9	156,83	242,5	1	0,01777	6,75	10,7055	180
B75	4,729	68,1681	81	12	105,72	64,4598	2	0,1913	3	7,8817	180
B76	5,0552	80,2697	89	9	70,7669	248,22	2	.	6,5	7,6797	.
B84+/su	3,964	80,2697	.	.	82,8719	.	1
B89	5,2153	76,6057	83	7	139,83	292,27	1	0,1629	10,3333	13,0388	205
B93	6,5925	61,8936	59	2	151,05	333,83	2	12,4604	14,3333	11,5658	240,6
B9A	4,729	81,1681	.	.	89,0533	.	2
BP2	4,729	79,1681	92	12	65,5533	222,71	3

BPM2	4,729	70,1681	.	.	84,3867	.	2
C103wx	3,729	85,1681	.	.	53,5533	.	2
C68	6,444	59,7932	71	10	113,43	104,25	3
C68sh2	4,444	70,7932	84	12	87,7637	264,13	2	0,5111	10	12,0887	109,35
CI21E	5,0552	79,2697	.	.	96,4336	.	2
CI29B	5,5925	72,8936	.	.	110,89	.	4
CI38B	5,729	75,1681	87	11	71,0533	238,91	2
CI41	6,0552	83,2697	.	.	104,93	.	3
CI45	5,0552	80,2697	91	11	90,1003	246,5	2	.	6	8,6797	.
CI540	3,0552	78,2697	.	.	109,43	.	3
CI72	5,964	77,2697	83	6	128,21	470,29	2	.	10	6,4119	.
CI82A	4,729	76,1681	83	6	94,0533	238,76	2
CM109	5,729	60,1681	77	16	89,72	185,21	5
CM139	5,5925	57,8936	61	4	123,55	170,47	3	.	4,5	6,2325	63,3333
CO106	6,444	54,7932	58	2	108,1	82,2003	4	1,4118	22,5	8,0887	174,89
CO257	4,5925	75,8936	85	10	92,2184	178,77	2	.	3	6,2325	.
CO328	3,964	69,2697	79	10	99,2053	185,42	2	0,7944	7,5	6,4119	104,47
E8501	4,964	72,2697	83	11	119,87	289,84	3	.	7,5	7,4119	.
EP1	5,5925	61,8936	65	4	79,5518	90,6042	5	0,2244	4	10,2325	61,6667
EP105	6,0552	69,2697	77	8	164,27	320,11	2	3,4633	8	9,013	199,1
EP106	4,729	68,1681	73	4	84,72	77,3973	1	0,279	7,5	9,8817	242,5
EP109	5,2153	72,6057	81	9	96,8257	241,63	4
EP115	5,964	65,2697	73	8	145,54	259,83	2	0,5583	9,1667	9,0786	187,8
EP116	6,0552	68,2697	80	12	106,6	230,27	3
EP118	5,729	60,1681	.	.	109,72	.	4
EP16	6,444	55,7932	65	8	112,76	102,46	5	0,3508	10,75	6,0887	86,4865
EP17	5,444	81,7932	.	.	92,2637	.	3
EP19	4,964	57,2697	59	2	87,5386	104,18	1	0,1253	7,1667	8,4119	154
EP28	5,0552	58,2697	66	8	71,6003	76,6602	5

EP29	4,444	61,7932	88	25	79,4303	95,2628	4
EP3	5,2153	62,6057	66	4	95,4923	102,52	2
EP32	4,729	70,1681	84	13	61,0533	158,36	5
EP39	5,0552	57,2697	61	4	84,4336	150,72	5	0,2299	4,75	6,6797	102,12
EP4	6,0552	61,2697	69	8	110,27	103,92	2
EP40	5,2153	69,6057	71	2	118,16	215,59	2	2,8424	8	5,7055	184,24
EP44	5,729	64,1681	.	.	69,8867	.	5
EP45	5,964	66,2697	76	10	117,04	226,82	3	1,8225	9	5,7453	116,8
EP46	5,2153	55,6057	65	10	99,8257	132,49	2	.	7,25	7,7055	.
EP47	5,729	63,1681	80	16	104,89	158,68	4
EP51	6,5183	69,3434	81	11,5	99,241	214,06	2,5	0,1718	7	8,8992	114
EP53	5,0552	58,2697	61	3	73,2669	87,4102	1
EP56	4,964	57,2697	63	6	92,2053	115,83	4	0,3826	6,6667	9,7453	166,25
EP57	4,5925	61,8936	66	5	113,89	150,95	3	1,6712	7	7,5658	135,2
EP58	5,2153	61,6057	69	8	97,8257	122,82	5
EP61	4,964	61,2697	64	3	79,5386	144,7	1
EP64	4,5925	66,8936	80	14	98,5518	119,1	1	0,193	7	6,2325	87,6087
EP65	6,2153	66,6057	71	5	135,66	231,42	1	0,02456	11,3333	10,7055	145
EP67	5,5925	63,8936	69	6	117,55	147,98	1	1,1066	9,8333	8,8992	124,4
EP71	5,729	60,1681	68	7	109,22	166,61	3	0,9806	7,3333	10,5483	108,05
EP72	4,964	66,2697	76	10	102,54	152,99	1	0,7599	7,3333	8,4119	118,97
EP73	5,5925	58,8936	64	6	99,8851	150,55	2	5,2698	8	9,5658	134,9
EP74	4,5925	59,8936	61	2	76,8851	85,6417	4	0,459	7,3333	6,8992	139,69
EP75	6,2153	58,6057	68	10	85,4923	139,62	5
EP81	6,444	61,7932	69	6	129,76	186,23	3	0,5509	6	7,0887	306,67
EP82	5,729	69,1681	85	15	46,72	210,33	4
EP83	5,2153	61,6057	65	4	125,33	224,62	1	0,04927	9,3333	7,7055	293,33
EP84	4,5925	58,8936	66	8	113,55	134,95	2	0,4004	6	8,8992	122,6
EP85	3,729	79,1681	.	.	37,72	.	3

EP86	6,2153	61,6057	.	.	80,9923	.	4
EP90	4,5925	69,8936	81	12	120,22	148,32	2
EP91	4,444	69,7932	77	6	130,26	140,5	1	0,3083	7,5	7,4221	110
EP94	3,964	69,2697	82	13	89,8719	306,12	5	.	10	11,4119	.
EP99	5,5925	69,8936	71	2	125,89	197,4	2	0,2299	5,1667	6,8992	130
EZ6	6,2153	65,6057	73	8	144,49	259,02	2	0,05363	12,8333	9,7055	180
F473	5,5925	69,8936	80	11	71,2184	103,93	3
F557	5,964	62,2697	66	4	123,87	145,49	2	2,4235	12,3333	9,0786	177,2
F575	6,444	64,7932	68	2	160,43	211,88	1	0,2735	17,1667	12,0887	124,44
FP1	5,5925	65,8936	69	4	110,89	218,65	2	3,7025	8	9,5658	123,9
FR19	6,444	71,7932	83	10	118,43	257,91	2	1,3105	7,5	8,0887	148,37
H106w	4,964	82,2697	.	.	97,8719	.	1
H107	5,2153	71,6057	79	8	87,159	187,66	2	0,3589	8,25	10,7055	148,7
H109	5,5925	71,8936	83	12	102,55	188,89	2	.	6,5	6,2325	.
H111	5,964	71,2697	80	9	113,37	248,28	2	.	8,5	7,7453	.
H112	4,729	5
H116	5,5925	61,8936	64	3	146,89	172,67	1	3,0113	7,1667	8,2325	248,49
H119	4,444	82,7932	91	7	100,1	232,63	1	0,218	8,75	14,0887	230
H121	4,444	83,7932	.	.	70,7637	.	2
H122w	3,964	2
H84	6,0552	69,2697	82	13	99,9336	94,2477	2	.	4,5	13,6797	.
H8431	5,2153	66,6057	71	5	129,16	189,81	2	6,1001	12,5	11,7055	195,73
H93	5,5925	69,8936	80	11	134,55	267,83	1	0,2358	10	6,8992	186,67
H96	5,2153	73,6057	82	9	110,49	216,93	2	.	4,75	10,7055	160
H99	5,2153	61,6057	64	3	88,8257	119,82	2	0,9745	9	9,7055	146,59
HP6807	4,729	76,1681	88	11	99,5533	224,45	2
Hi47	5,729	82,1681	.	.	124,25	.	2
Hi60	5,5925	76,8936	82	6	112,22	257,7	2	0,07587	8,1667	9,5658	193,89
I453	5,729	60,1681	69	8	111,55	225,45	4	0,6688	11	5,8817	183,77

IBC2	5,444	75,7932	87	10	82,597	201,04	3	.	3	6,0887	.
IL14H	4,729	68,1681	80	11	67,3867	199,71	3
IL677a	4,964	73,2697	80	7	96,2053	154,32	2	.	10	10,4119	.
INBRED379	2,5925	72,8936	83	11	92,5518	204,48	1	0,322	6	6,2325	115
INBREDA2431	4,5925	62,8936	83	21	76,5518	89,2042	2	.	5,5	9,2325	.
Ia5125	4,444	67,7932	80	11	67,4303	153,43	4
II14H	5,964	65,2697	77	12	97,5386	169,67	3	0,3525	5,5	6,4119	175,45
II731a	2,964	64,2697	77	13	74,3719	78,0442	2
II778d	4,2153	69,6057	73	4	97,4923	101,12	2	.	7	11,7055	.
III.Hy	4,729	79,1681	90	10	111,05	204,26	2	0,2538	6	10,8817	138
J47	6,444	75,7932	83	6	179,6	382,55	1	0,3086	8,5	7,4221	232,73
J8606	5,964	69,2697	71	2	161,37	281,43	2	0,656	9,5	11,0786	174,24
K10	3,5925	66,8936	69	3	78,8851	71,5792	2
K150	3,729	77,1681	85	7	95,72	138,45	2
K41	6,444	71,7932	82	9	98,7637	231,95	2	0,2569	9	12,0887	81,1765
K47	3,2153	80,6057	87	7	74,3257	211,08	2
L127	6,2153	68,6057	82	14	95,8257	188,5	4	0,137	8,75	10,7055	201,43
L135	5,2153	69,6057	85	16	65,159	143,22	4
L139	3,729	79,1681	.	.	61,5533	.	2
LH119	4,964	76,2697	87	11	92,2053	253,54	2
LH143CMS	5,964	69,2697	86	17	99,8719	112,37	2	.	7,6667	7,0786	.
LH195	4,5925	83,8936	.	.	107,89	.	1
LH196	5,0552	71,2697	84	13	127,6	241,47	3
LH202	4,729	73,1681	.	.	58,3867	.	4
LH59	5,964	73,2697	.	.	99,2053	.	2
LH60	5,964	80,2697	88	8	67,8719	290,56	2	.	5,6667	7,0786	.
LP1CMSHT	3,964	80,2697	76	2	105,54	232,81	1	2,0595	14,3333	12,4119	159,8
LP1NRHT	6,2153	72,6057	80	8	150,83	329,44	2	0,03279	13,1667	13,7055	122,5
MBNA	3,2153	70,6057	84	14	114,49	159,57	2

MBPM	5,0552	86,2697	.	.	95,4336	.	2
MS100	5,444	63,7932	80	15	116,43	97,0066	2
MS216	4,444	71,7932	.	.	93,097	.	1
MS223	5,2153	80,6057	87	7	81,4923	317,63	3
MS224	5,5925	62,8936	69	7	140,89	147,45	2	1,16	13	7,5658	205,3
MS67	5,964	76,2697	86	10	75,8719	204,79	2	1,5778	9,25	6,4119	182,06
MS72	5,5925	69,8936	77	8	121,89	207,9	1	3,9148	9,6667	8,2325	195,5
MS77	6,444	71,7932	80	7	130,43	230,01	1	.	10,6667	10,7554	.
MS78	5,729	70,1681	84	13	69,22	175,57	3
MS79	5,0552	64,2697	70	6	102,93	156,77	1	.	10,5	9,6797	.
Mo17+/su	3,2153	85,6057	.	.	54,3257	.	4
Mo17TRf	2,5925	84,8936	92	8	98,2184	229,05	2
Mo20W	6,0552	69,2697	78	9	102,93	280,6	2	1,5978	8,8333	9,013	134,8
Mo401	5,444	69,7932	85	14	116,93	190,75	2	.	10	12,0887	.
Mo47	5,729	69,1681	76	6	124,72	254,61	2	0,6094	9,3333	10,5483	202,3
Mo49	4,0552	66,2697	79	13	95,6003	116,39	2	0,5138	5	7,6797	128,57
Mo501W	5,444	82,7932	.	.	83,4303	.	2
N217	4,5925	77,8936	88	11	96,2184	256,14	2
N514	5,0552	86,2697	.	.	115,27	.	2
N515	5,729	79,1681	93	13	90,0533	390,41	2
N527	5,0552	72,2697	80	8	88,6003	266,92	1	.	5,5	11,6797	.
N532	4,444	68,7932	78	8	109,43	207,08	1	0,2167	12,8333	13,4221	210
N536	4,729	82,1681	.	.	61,3867	.	3
N537	5,2153	82,6057	94	12	100,83	208,99	2
N538	4,0552	82,2697	.	.	93,2669	.	3
N540	4,0552	84,2697	.	.	103,93	.	2
N544	6,444	82,7932	90	6	67,4303	252,05	3
N6	4,729	70,1681	.	.	60,72	.	4
NC252	4,444	77,7932	86	7	126,1	363,5	1	.	6	6,0887	.

NC284	3,5925	80,8936	.	.	105,72	.	2
NC290	5,0552	68,2697	.	.	88,6003	.	2
NC308	5,0552	82,2697	.	.	98,6003	.	2
NC326	4,444	81,7932	.	.	99,2637	.	2
NC362	5,5925	77,8936	84	7	133,55	307,78	2	.	9,75	8,2325	.
NC372	5,444	80,7932	.	.	96,097	.	3
NDB8	4,729	70,1681	85	14	66,72	231,79	5
ND257	5,5925	57,8936	61	4	108,89	135,14	2	1,7026	11	8,8992	126,9
ND407	2,5925	65,8936	82	17	93,7184	160,58	2
ND480	3,444	69,7932	.	.	84,097	.	2
NO.1032INBRED	3,2153	65,6057	87	22	103,83	192,08	1
NO.1037INBRED	4,2153
NY166(NevahYaar)	5,0552	64,2697	69	5	110,27	103,26	2
NY364(Nevah Yaar)	4,5925	69,8936	83	14	120,22	254,57	2	0,2077	5	7,2325	202,86
NY6371	6,0552	69,2697	77	8	133,93	260,79	1	.	10	10,6797	.
NY971(NevahYaar)	3,964	77,2697	85	8	130,87	373,54	2	.	14	12,4119	.
OC10	4,2153	69,6057	79	10	115,83	158,14	2	.	4	9,7055	.
OC14	4,964	71,2697	75	4	78,2053	75,9592	4	0,7982	7	8,4119	127,9
OQ603	4,0552	77,2697	82	5	94,2669	135,91	2	0,01525	7	9,6797	155
Oh43wx	4,5925	69,8936	80	11	103,89	178,57	2	0,3123	10	8,8992	430
Oh545	5,729	68,1681	80	11	66,6533	277,13	3	0,1156	7,5	5,8817	.
P39	6,0552	61,2697	64	3	89,6003	90,7227	2
P51	5,5865	62,4807	76,5	13	77,9918	142,26	3
P8	6,2153	73,6057	83	10	125,49	359,44	3	0,1156	5,5	8,7055	116,67
PB130	5,964	56,2697	61	5	90,2053	144,11	2	2,3365	8,5	7,7453	178,6
PB80	5,5925	85,8936	.	.	109,22	.	2
PHG29	5,964	69,2697	80	11	83,8719	173,82	3	0,4397	6	10,4119	66,7241
PHG35	6,444	74,7932	80	4	140,43	323,68	2	0,3624	9,6667	9,4221	180
PHG86	4,444	78,7932	.	.	91,097	.	2

PHP02	6,444	63,7932	71	6	128,26	195,11	1	.	8,8333	11,4221	.
PHP55	4,729	74,1681	84	9	94,0533	210,86	2
PHR25	6,444	57,7932	77	18	86,7637	164,48	4	0,3386	5,3333	10,0887	170
PHT77	5,5925	63,8936	72	9	136,89	151,25	1	1,2701	10,5	8,8992	144,1
PHV37	5,5925	69,8936	80	11	128,55	228,38	1	0,0112	6,5	8,2325	221,43
PHW52	6,444	72,7932	87	13	109,51	238,55	2	1,2064	10	6,0887	155,31
Pa468	5,2153	71,6057	78	7	112,83	323,07	1	.	14	7,7055	.
Pa880	2,444	3
R004	4,2153	73,6057	85	12	118,83	217,07	1
R101	4,5925	69,8936	82	13	109,55	151,14	1	.	5,5	7,2325	.
R105	5,729	79,1681	92	12	75,5533	48,9598	2
R113	3,5925	71,8936	.	.	120,89	.	2
R181	3,2153	80,6057	.	.	70,8257	.	3
R181B	3,729	79,1681	85	5	75,0533	135,71	2
R216	4,2153	76,6057	.	.	51,8257	.	5
R222	5,0552	63,2697	69	6	103,93	170,22	1
R223	5,964	69,2697	80	11	83,5386	200,03	3	1,0226	6,75	9,4119	164,37
R227	4,964	86,2697	.	.	99,8719	.	2
R30	4,729	81,1681	.	.	62,3867	.	3
R75	6,729	84,1681	.	.	94,4533	.	2
R76	5,2153	77,6057	83	.	191,16	372,82	4	0,02698	12	11,7055	210
R78	5,444	79,7932	88	7	87,097	208,18	3
R851	3,5925	69,8936	71	2	76,8851	139,5	1	0,02161	6	8,2325	187,11
S8326	4,2153	72,6057	79	7	148,49	197,82	1	0,2053	11	10,3721	200
SD69	2,964	69,2697	80	11	98,5386	207,1	1
STRAIN451B468(B)	5,2153	62,6057	70	8	100,16	107,91	3
STRAIN465A42168(B)	3,0552	66,2697	79	13	67,6003	81,2727	2
T8144INBRED	6,0552	64,2697	76	12	117,93	152,62	2	.	6	7,6797	.
Tx714	4,5925	80,8936	.	.	79,7184	.	2

V576	3,729	65,1681	73	7	83,5533	197,81	3
V642	5,5925	43,8936	49	6	36,2184	61,3917	5
Va102	5,964	69,2697	76	7	141,71	257,88	1
Va26	4,5925	82,8936	98	16	110,55	268,32	1
Va99	6,0552	69,2697	79	10	102,27	279,58	1	0,055	10,3333	9,013	160
W153R	4,9722	63,8869	69	5	87,3562	123,54	2,5	1,2306	5,6	7,7936	155,58
W182E	4,964	69,2697	70	1	93,2053	115,06	3
W3666	4,729	57,1681	.	.	94,0533	.	5
W570	6,444	74,7932	83	7	152,26	431,53	2	.	13,3333	15,4221	.
W572	4,0552	69,2697	77	8	95,6003	134,41	1	.	4,6667	9,013	.
W64A	6,2153	62,6057	65	3	110,83	195,89	2
W8555	5,0552	78,2697	85	7	111,93	382,1	1	0,1199	9	11,6797	165
WIL900	6,0552	75,2697	85	10	115,27	187,6	2	.	7	7,6797	.
WXL317	4,964	76,2697	82	6	142,21	301,24	1	.	11,5	11,4119	.
Yellow34	5,964	61,2697	69	8	92,8719	68,7317	3	0,2333	8,5	10,4119	172,22
Yong28	5,444	70,7932	85	13	120,43	224,83	2	.	6,6667	8,0887	.
Z77016	6,444	67,7932	83	14	56,097	50,6003	5
k301	6,444	74,7932	80	4	142,43	344,26	2	4,8445	10,75	12,0887	253
k305	4,2153	83,6057	.	.	88,3257	.	2
pa91HT1	4,964	75,2697	86	11	116,54	350,44	2
pa91HT2	5,444	83,7932	.	.	86,2637	.	2
Témoins											
A619	5.8333	65.5000	75.0000	9.5000	122.47	177.06	1.8333	0.1753	9.4167	10.7778	192.34
A632	5.1667	72.5000	77.0000	7.2500	119.03	259.60	2.0000	0.2934	9.9583	8.5074	129.76
A662	5.3899	54.2604	61.0000	6.5000	98.4546	135.88	3.5714	2.9817	9.0083	7.6878	157.34
A665	5.3899	68.5954	76.0000	9.8333	89.7457	163.42	2.0000	1.5568	9.4660	10.8589	192.97
EP42	5.4920	63.8276	74.1429	10.1429	106.97	117.07	2.8571	1.0046	8.1667	6.9670	145.67
PH207	4.3333	69.8333	78.8000	8.8000	80.6389	153.82	2.0000	1.7950	8.1667	8.7309	110.03
LSD (P<0.05)	1.1917	5.8258	8.4767	5.6622	28.373	54.722	1.1657	1.7234	3.783	2.5728	45.48

. : Donnée manquante ; Vig = Vigueur, FM = Floraison mâle, FF = Floraison femelle, ASI = intervalle entre la floraison mâle et femelle, HP = Hauteur de la plante, SF = Surface foliaire, LE = Longueur de l'épi, NRE = Nombre de rangées par épi, PMG = Poids de mille grains, RDT = Rendement en grain, SG = Sénescence

J = Nombre de jours pour atteindre la floraison, cm = Centimètres, q/ha = Quintaux par hectare, g = grammes

Annexe 5. Scripts utilisés dans le programme SAS.

- **PROC GLM LSD**

```
PROC GLM DATA=library.control_t;
CLASS BLOQUE NOMVAR;
MODEL Vig FM FF ASI SF HP SG PMG LE NRE RDT= BLOQUE
NOMVAR ;
random BLOQUE /test;
means nomvar/lsd lines;
RUN;
```

```
PROC GLM DATA=library.stress_t;
CLASS BLOQUE NOMVAR;
MODEL Vig FM FF ASI SF HP SG PMG LE NRE RDT= BLOQUE
NOMVAR ;
random BLOQUE /test;
means nomvar/lsd lines;
RUN;
```

- **PROC GLM (traitements combinés)**

```
PROC GLM DATA=library.data;
CLASS traitement BLOQUE NOMVAR;
MODEL Vig = traitement BLOQUE(traitement) NOMVAR NOMVAR*traitement;
random BLOQUE(traitement) /test;
MEANS traitement/LSD LINES E=BLOQUE(traitement);
means nomvar/lsd lines;
RUN;
FM FF ASI SF HP SG PMG LE NRE RDT
```

- **PROC MIXED**

```
proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model Vig= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
```

```
ods output lsmeans=library.Vig_control;
run;
proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model FM= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.FM_control;
run;
proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model FF= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.FF_control;
run;
proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model ASI= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.ASI_control;
run;

proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model SF= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.SF_control;
run;
proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
```

```
model HP= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.HP_control;
run;

proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model SG= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.SG_control;
run;

proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model PMG= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.PMG_control;
run;

proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model LE= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.LE_control;
run;

proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model NRE= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.NRE_control;
```

```

run;
proc mixed data=library.control cl=wald covtest;
class BLOQUE NOMVAR;
model RDT= nomvar;
random BLOQUE;
lsmeans nomvar ;
ods output lsmeans=library.RDT_control;
run;

```

- **Estimation des BLUEs (one environnement. Augmented design)**

```

%MACRO BLUE_da (trait);
PROC MIXED DATA=library.gwas_control;
CLASS NOMVAR BLOQUE ;
MODEL &trait=nomvar/s;
Random BLOQUE ;
LSMEANS NOMVAR;
ODS output lsmeans=library.BLUE_&trait;
run;
quit;
%mend BLUE_da;

%BLUE_da (trait= Vig );
%BLUE_da (trait= Fm);
%BLUE_da (trait= FF);
%BLUE_da (trait= ASI);
%BLUE_da (trait= SF);
%BLUE_da (trait= HP);
%BLUE_da (trait= SG);
%BLUE_da (trait= PMG);
%BLUE_da (trait= LE);
%BLUE_da (trait= NRE);
%BLUE_da (trait= RDT);

run;

%macro data(trait=);
data library.bluegwas_control_&trait;set library.blue_&trait; &trait=estimate; keep NOMVAR &trait;

```

```
run;  
  
%mend data;  
  
%data (trait= Vig );  
  
%data (trait= Fm);  
  
%data (trait= FF);  
  
%data (trait= ASI);  
  
%data (trait= SF);  
  
%data (trait= HP);  
  
%data (trait= SG);  
  
%data (trait= PMG);  
  
%data (trait= LE);  
  
%data (trait= NRE);  
  
%data (trait= RDT);
```

```
run;
```

```
data library.blue_folder_stress;merge library.bluegwas_control_Vig library.bluegwas_control_fm  
library.bluegwas_control_ff library.bluegwas_control_asi library.bluegwas_control_SF  
library.bluegwas_control_hp library.bluegwas_control_sg library.bluegwas_control_pmg  
library.bluegwas_control_le library.bluegwas_control_NRE library.bluegwas_control_RDT ; by  
nomvar;
```

```
run;
```