

DEPARTEMENT DES SCIENCES AGRONOMIQUES

N°...../SNV/2017

THÈSE

Présentée par

FELLAHI Zine El Abidine

Pour l'obtention du diplôme de

DOCTORAT EN SCIENCES

Filière : Agronomie

Spécialité : Production végétale

THÈME

**Analyse génétique d'un croisement line x tester, réponse à la
sélection et tolérance des stress du blé tendre (*Triticum aestivum* L.)
sous conditions semi-arides**

Soutenue publiquement le **22/06/2017**

DEVANT LE JURY

Président	BENMAHAMMED Amar	Pr. UFA Sétif 1
Directeur	BOUZERZOUR Hamenna	Pr. UFA Sétif 1
Co-directeur	DREISIGACKER Susanne	Dr. CIMMYT, Mexique
Examineur	BOUTEKRABT Ammar	Pr. USD Blida 1
Examineur	BENDERRADJI Laid	Dr. UMB M'Sila
Examineur	LAIADI Ziane	Dr. UMK Biskra
Invité	YAHYAOUI Amor	Dr. CIMMYT, Mexique

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, louange à « ALLAH » qui m'a donné le courage, ma guidé sur le droit chemin tout au long de ce travail et m'a inspiré les bons pas et les justes réflexes. Sans sa miséricorde, ce travail n'aurait pas abouti.

*Je tiens à remercier vivement mon directeur de thèse le Professeur **Bouzerzour Hamenna**, pour la confiance qu'il m'a accordée en acceptant d'encadrer ce travail doctoral, pour ses multiples conseils et pour toutes les heures qu'il a consacrées à diriger cette recherche. J'ai été extrêmement sensible à ses qualités humaines d'écoute et de compréhension tout au long de ce travail. Qu'il trouve ici l'expression de toute ma reconnaissance, de ma profonde admiration et de ma respectueuse considération.*

*J'exprime ma plus profonde reconnaissance et gratitude au Docteur **Dreisigacker Susanne**, d'avoir acceptée d'être co-directeur de thèse, pour l'intérêt dont elle a fait preuve envers ma recherche et pour les moyens qu'elle a mis en œuvre pour me donner accès au laboratoire de biotechnologie du CIMMYT pour faire la caractérisation moléculaire du matériel végétal. Je lui dois beaucoup de respects.*

Je suis très honoré à remercier de la présence à mon jury de thèse et je tiens à remercier :

*Professeur **Benmahammed Amar**, qui m'a fait l'honneur de présider ce jury et pour toutes remarques intéressantes qu'il m'a faites. Je tiens à l'assurer de ma profonde reconnaissance pour l'intérêt qu'il porte à ce travail.*

*Mrs, **Boutekrabt Ammar**, **Benderradji Laid**, et **Laiadi Ziane** de m'avoir honoré en acceptant de faire partie de ce jury de thèse en qualité d'examineurs de mon travail. Veuillez agréer l'expression de ma reconnaissance et de mes remerciements les plus sincères. Merci pour les suggestions et les remarques judicieuses que vous m'avez indiquées.*

*Mes vifs remerciements vont également au Docteur **Yafyaoui Amor**, pour ses contributions et son aide tout le long de mon séjour au CIMMYT ainsi que pour son accueil enthousiaste à chaque fois que je l'ai rencontré. Veuillez trouver ici mes remerciements les plus sincères.*

*Je souhaiterais exprimer ma gratitude au Docteur **Sehgal Deepmala** pour tous les conseils précieux qu'elle m'a prodigué et de sa disponibilité pour m'éclairer de ses compétences. Veuillez agréer l'expression de ma reconnaissance et de mes remerciements les plus sincères.*

*J'adresse mes sincères remerciements à tous mes collègues de l'INRAA de Sétif, particulièrement **Hannachi Abderrahmane** et **Guendouz Ali**, pour leurs aides et leurs conseils toujours très pertinents tout le long de mon travail de thèse.*

Merci à tous les techniciens du laboratoire de biotechnologie du CIMMYT de m'avoir accueilli chaleureusement et pour les conditions de travail privilégiées qu'ils m'ont offert durant mon séjour.

Mes remerciements vont aussi à mes très chers parents, mon frère et mes sœurs, pour leur soutien et leur patience. Leurs présence et encouragements sont pour moi les piliers fondateurs de ce que je suis et de ce que je fais.

Merci à tous mes enseignants qui m'ont donné l'envie d'apprendre, la curiosité intellectuelle, et le goût de la recherche.

Encore un grand merci à mes proches, amis et tous ceux qui ont contribué de près ou de loin dans la réalisation de ce travail. Qu'ils trouvent ici ma très sincère reconnaissance.

Zine El Abidine

ملخص

أجريت هذه الدراسة في الحقل التجريبي التابع للمعهد الوطني الجزائري للبحث الزراعي (INRAA)، وحدة البحث بسطيف، و كذا مختبر التكنولوجيا الحيوية التابع للمركز الدولي لتحسين الذرة والقمح (CIMMYT) خلال المواسم الزراعية 2012/13، 2014/13 و 2015/14. الهدف منها هو تحديد طريقة عمل الجينات، اختبار فعالية الانتخاب المبكر والأسس الجينية لتأقلم القمح اللين (*Triticum aestivum* L.) و هذا لاختيار سلالات ذات كفاءة عالية و مقاومة للإجهادات اللاحيوية المائية و الحرارية التي تميز المناطق شبه الجافة المرتفعة. تتكون المواد النباتية المدروسة من 600 سلالة F_2 ، F_3 و F_4 تنتمي إلى 20 عشيرة تم الحصول عليها عن طريق تهجينات بين 9 أنماط وراثية أبوية باستعمال التحليل الوراثي سلالة \times كشاف. تشير النتائج إلى هيمنة الفعل الجيني السيادي مما يدل على تعقد النظام الوراثي المسؤول على التعبير عن الصفات المدروسة في الـ F_2 . لتحسين المردود الحبي في ظل هذه الظروف، كان الانتخاب على أساس المؤشرات أكثر فعالية مقارنة بالانتخاب المباشر وغير المباشر. يظهر التوصيف الجزيئي للسلالات المدروسة تنوع كبير في الأنماط الفردانية. تميل السلالات نصف قزمية والمتأخرة عند الاسبال إلى مردود أفضل. النمط المثالي الذي نتصوره للبيئات شبه الجافة يقرب من النمط الفرداني المطلوب [*vrn-A1, Claire, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a*].

كلمات مفتاحية: *Triticum aestivum*، إجهاد مائي، انتخاب، تأقلم، مردود، شبه جاف.

RESUME

La présente recherche a été conduite sur le site expérimental de l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (INRAA), unité de Sétif, et au laboratoire de biotechnologie du Centre International pour l'Amélioration du Maïs et du Blé (CIMMYT), au cours des campagnes agricoles 2012/13, 2013/14 et 2014/15. Elle s'est fixée pour objectif de déterminer le mode d'action des gènes, l'efficacité de la sélection précoce et les bases génétiques de l'adaptation du blé tendre (*Triticum aestivum* L.) en vue de sélectionner des lignées performantes et tolérantes des stress abiotiques, hydrique et thermique, qui caractérisent les zones semi-arides d'altitude. Le matériel végétal est constitué de 600 lignées F₂, F₃ et F₄ appartenant à 20 populations biparentales générées suivant un dispositif de croisements Lignées x Testeurs entre 9 génotypes parentaux. Les résultats indiquent la prépondérance des effets géniques de dominance suggérant la complexité du système génique impliqué dans la détermination des caractères mesurés en F₂. Pour améliorer le rendement en grains sous ces conditions, la sélection sur indice s'est montrée plus efficace que la sélection directe et indirecte. Le criblage moléculaire des lignées évaluées montre une grande diversité des haplotypes. Les lignées demi-naines et tardives à l'épiaison présentent un rendement meilleur. L'idéotype recherché pour les milieux semi-arides est proche de celui matérialisé par l'haplotype [*vrn-A1*, *Claire*, *vrn-B1*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*].

Mots clés: *Triticum aestivum*, stress hydrique, sélection, adaptation, rendement, semi-aride.

ABSTRACT

The present research was conducted at the experimental field of the National Agronomic Research Institute of Algeria (INRAA), unit of Setif and the biotechnology lab of the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), during the 2012/13, 2013/14 and 2014/15 cropping season. The objective was to determine the mode of gene action, test the efficiency of early generation selection and the genetic base of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) adaptation in order to select high yielding and resilient lines to abiotic stress of the high altitude semi-arid regions. The plant material comprised 600 F₂, F₃ and F₄ lines belonging to 20 bi-parental populations generated from crosses between 9 parental genotypes in a Line x Tester mating design. The results indicate the prevalence of the dominance gene effects revealing the complexity of the genetic system involved in determination of the traits measured in F₂. To improve grain yield under these conditions, selection based-index seems to be more efficient than direct and indirect selection. The molecular screening of the evaluated lines shows a great diversity of haplotypes. The semi-dwarf and latest lines are yielder. The ideotype sought for the semi-arid environments is close to the haplotype [*vrn-A1*, *Claire*, *vrn-B1*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*].

Key words: *Triticum aestivum*, drought stress, selection, adaptation, yield, semi-arid.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS

ملخص

RESUME

ABSTRACT

LISTE DES ABREVIATIONS

LISTE DES FIGURES

LISTE DES TABLEAUX

INTRODUCTION GENERALE	1
CHAPITRE I. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE.....	3
1. ORIGINES GENETIQUE ET GEOGRAPHIQUE DU BLE TENDRE (<i>TRITICUM AESTIVUM L.</i>).....	3
2. IMPORTANCE DE LA CULTURE DE BLE TENDRE.....	5
2.1. DANS LE MONDE.....	5
2.2. EN ALGERIE.....	7
3. VARIETES DE BLE TENDRE CULTIVEES EN ALGERIE.....	10
4. CONTRAINTES DE LA PRODUCTION DU BLE TENDRE.....	14
4.1. STRESS ABIOTIQUES.....	14
4.1.1. STRESS HYDRIQUE.....	14
4.1.2. STRESS THERMIQUE.....	16
4.2. ADAPTATION AUX STRESS ABIOTIQUES.....	18
4.2.1. ADAPTATION AU STRESS HYDRIQUE.....	18
5. SELECTION POUR LA TOLERANCE ET LA PERFORMANCE.....	23
6. APTITUDES A LA COMBINAISON, HERITABILITE ET MODES D'ACTION DES GENES.....	24
7. VERNALISATION, PHOTOPERIODE, PRECOCITE ET ADAPTATION DU BLE TENDRE.....	25
7.1. REPONSE A LA VERNALISATION.....	26
7.2. REPONSE A LA PHOTOPERIODE.....	28
7.3. EFFETS DES GENES <i>EPS</i> ET <i>RHT</i>	29
8. UTILISATION DES MARQUEURS MOLECULAIRES DANS LE SCHEMA DE SELECTION.....	30
CHAPITRE II. ANALYSE GENETIQUE DE LA F_2 D'UN DIALLELE PARTIEL.....	33
ملخص.....	33
RESUME.....	34
ABSTRACT.....	35
INTRODUCTION.....	36
MATERIEL ET METHODES.....	38
1. MATERIEL VEGETAL ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL.....	38

2.	<i>MESURES ET NOTATIONS</i>	40
3.	<i>ANALYSE STATISTIQUE DES DONNEES</i>	41
3.1.	<i>ANALYSE DE LA VARIANCE DE L'EFFET GENOTYPE</i>	41
3.2.	<i>ANALYSE GENETIQUE DU DIALLELE PARTIEL</i>	42
3.2.1.	<i>METHODE DE GRIFFING</i>	42
3.2.1.1.	<i>ESTIMATION DES EFFETS DE L'APTITUDE GENERALE A LA COMBINAISON ..</i>	43
3.2.1.2.	<i>ESTIMATION DES EFFETS DE L'APTITUDE SPECIFIQUE A LA COMBINAISON</i>	44
3.2.2.	<i>METHODE DE VIANA</i>	44
3.2.2.1.	<i>VALIDITE DU MODELE</i>	44
3.2.2.2.	<i>COMPOSANTES GENETIQUES DE LA VARIATION</i>	45
3.2.2.3.	<i>ESTIMATION DES PARAMETRES GENETIQUES</i>	47
3.2.2.4.	<i>ANALYSE GRAPHIQUE</i>	50
	<i>RESULTATS ET DISCUSSION</i>	51
1.	<i>ANALYSE DE LA VARIABILITE</i>	51
1.1.	<i>EFFET GENOTYPE</i>	51
1.2.	<i>VARIABILITE INTRA LIGNEES</i>	52
1.3.	<i>VARIABILITE INTRA TESTEURS</i>	53
1.4.	<i>VARIABILITE INTRA POPULATIONS F₂</i>	54
2.	<i>ANALYSE GENETIQUE DE LA F₂ DIALLELE PARTIEL</i>	60
2.1.	<i>METHODE GRIFFING ADAPTEE AU DIALLELE PARTIEL</i>	60
2.1.1.	<i>APTITUDE GENERALE A LA COMBINAISON</i>	60
2.1.2.	<i>APTITUDE SPECIFIQUE A LA COMBINAISON</i>	66
2.2.	<i>METHODE HAYMAN ADAPTEE AU DIALLELE PARTIEL</i>	68
2.2.1.	<i>VALIDITE DU MODELE D'ADDITIVITE - DOMINANCE</i>	68
2.2.2.	<i>VARIATIONS GENETIQUE ET ENVIRONNEMENTALE</i>	69
2.2.3.	<i>PARAMETRES GENETIQUES</i>	78
	<i>CONCLUSION</i>	85
	<i>CHAPITRE III. HERITABILITE, REPONSE A LA SELECTION ET CORRELATION GENETIQUE</i>	
	<i>ENTRE CARACTERES DES GENERATIONS F₂, F₃ ET F₄ DU DIALLELE PARTIEL</i>	87
	<i>ملخص</i>	87
	<i>RESUME</i>	88
	<i>ABSTRACT</i>	89
	<i>INTRODUCTION</i>	90
	<i>MATERIEL ET METHODES</i>	92
1.	<i>MATERIEL VEGETAL ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL</i>	92
2.	<i>MESURES ET NOTATIONS</i>	93
3.	<i>ANALYSE STATISTIQUE DES DONNEES</i>	94

3.1.	<i>ANALYSE DE LA VARIANCE ET COMPARAISON DES MOYENNES</i>	94
3.2.	<i>VARIABILITES PHENOTYPIQUE ET GENOTYPIQUE</i>	95
3.3.	<i>GAIN DE LA SELECTION PRECOCE EN F₂</i>	95
3.3.1.	<i>SELECTION DIRECTE ET INDIRECTE</i>	95
3.3.1.1.	<i>SELECTION DIRECTE</i>	95
3.3.1.2.	<i>SELECTION INDIRECTE</i>	96
3.3.2.	<i>SELECTION SUR INDICE</i>	96
3.3.2.1.	<i>INDICE DE SMITH (1936) ET HAZEL (1943)</i>	96
3.3.2.2.	<i>INDICE DE WILLIAMS (1962)</i>	98
3.3.2.3.	<i>INDICE DE PESEK ET BAKER (1969)</i>	98
3.3.2.4.	<i>INDICE DE MULAMBA ET MOCK (1978)</i>	99
3.3.2.5.	<i>INDICE DE SUBANDI ET AL. (1973)</i>	100
3.3.2.6.	<i>INDICE DE CRUZ (2006)</i>	100
3.4.	<i>HERITABILITE AUX SENS LARGE ET ETROIT</i>	101
3.5.	<i>CORRELATIONS INTER GENERATIONS F₂, F₃ ET F₄</i>	101
	RESULTATS ET DISCUSSION	103
1.	<i>CONDITIONS CLIMATIQUES</i>	103
2.	<i>ANALYSE DE LA VARIANCE ET VALEURS MOYENNES DES POPULATIONS F₂, F₃ ET F₄</i>	104
3.	<i>VARIABILITES PHENOTYPIQUE ET GENOTYPIQUE DES GENERATIONS F₂, F₃ ET F₄</i>	105
4.	<i>VARIABILITES INTRA POPULATION</i>	112
4.1.	<i>COEFFICIENTS DE VARIABILITE PHENOTYPIQUE (CV_P) DES POPULATIONS F₂</i>	112
4.2.	<i>COEFFICIENTS DE VARIABILITE GENOTYPIQUE (CV_G) DES POPULATIONS F₂</i>	113
5.	<i>GAIN ATTENDU DE LA SELECTION PRECOCE EN F₂</i>	114
5.1.	<i>SELECTION DIRECTE ET INDIRECTE</i>	114
5.2.	<i>SELECTION SUR INDICE</i>	118
6.	<i>HERITABILITES, CORRELATIONS ET REPONSE A LA SELECTION EN F₄</i>	124
6.1.	<i>CORRELATION GENETIQUE INTER GENERATIONS F₂, F₃ ET F₄</i>	124
6.2.	<i>HERITABILITE DES CARACTERES MESURES EN F₂, F₃ ET F₄</i>	126
6.3.	<i>REPONSE A LA SELECTION ET GAIN REALISE EN F₄</i>	128
6.3.1.	<i>REPONSE A LA SELECTION DIRECTE ET INDIRECTE</i>	128
6.3.2.	<i>REPONSE A LA SELECTION SUR INDICE</i>	131
7.	<i>ANALYSE INDIVIDUELLE DES LIGNEES F₄ ET VARIATIONS INTRA POPULATION</i>	136
7.1.	<i>HERITABILITE AU SENS ETROIT</i>	136
7.2.	<i>IDENTIFICATION DES LIGNEES SUPERIEURES</i>	137
	CONCLUSION	140
	CHAPITRE IV. BASES GENETIQUES DE L'ADAPTATION DU BLE TENDRE A L'ENVIRONNEMENT DE PRODUCTION	141

<i>ملخص</i>	141
<i>RESUME</i>	142
<i>ABSTRACT</i>	143
<i>INTRODUCTION</i>	144
<i>MATERIEL ET METHODES</i>	147
1. <i>CONDITIONS EXPERIMENTALES</i>	147
2. <i>CARACTERISATION MOLECULAIRE</i>	147
2.1. <i>EXTRACTION DE L'ADN GENOMIQUE</i>	147
2.2. <i>QUANTITE ET QUALITE DE L'ADN GENOMIQUE EXTRAIT</i>	148
2.3. <i>MARQUEURS MOLECULAIRES</i>	148
2.3.1. <i>VARIATIONS DUES AUX RHT-1 ET RHT-2</i>	149
2.3.2. <i>VARIATIONS DUES AUX VRN-A1, VRN-B1 ET VRN-D1</i>	149
2.3.3. <i>VARIATIONS DUES AUX PPD-B1 ET PPD-D1</i>	151
2.4. <i>AMPLIFICATION DE L'ADN GENOMIQUE : PCR</i>	152
2.4.1. <i>MARQUEURS SNP</i>	152
2.4.2. <i>MARQUEURS STS</i>	154
3. <i>CARACTERISATION PHENOTYPIQUE</i>	155
<i>RESULTATS ET DISCUSSION</i>	156
1. <i>ETUDE DU POLYMORPHISME CHEZ LES PARENTS CROISES</i>	156
1.1. <i>QUANTITE ET QUALITE DE L'ADN GENOMIQUE EXTRAIT</i>	156
1.2. <i>VARIATIONS DUES AUX RHT-1 ET RHT-2</i>	156
1.3. <i>VARIATIONS DUES AUX VRN-A1, EXON7_C/T_VRN-A1, VRN-B1 ET VRN-D1</i>	160
1.4. <i>VARIATIONS DUES AUX PPD-B1 ET PPD-D1</i>	165
1.5. <i>INTERACTIONS VRN X PPD ET DIVERSITE DES PARENTS</i>	168
2. <i>ETUDE DES VARIATIONS CHEZ LA PROGENITURE</i>	170
2.1. <i>VARIATIONS DES FREQUENCES ALLELIQUES AUX LOCI RHT-1 ET RHT-2</i>	170
2.2. <i>VARIATIONS DES FREQUENCES ALLELIQUES AUX LOCI VRN-A1, EXON7_C/T_VRN-A1, VRN-B1 ET VRN-D1</i>	176
2.3. <i>VARIATIONS DES FREQUENCES ALLELIQUES AUX LOCI PPD-B1 ET PPD-D1</i>	181
2.4. <i>INTERACTION VRN X PPD ET DIVERSITE DES HAPLOTYPES</i>	183
<i>CONCLUSION</i>	189
<i>CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES</i>	191
<i>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</i>	195
<i>ANNEXE</i>	226

LISTE DES ABREVIATIONS

ACP	: Analyse en composantes principales
ACSAD	: Arab Center for the Studies of Arid zones and Dry lands
ADN	: Acide DésoxyriboNucléique
AFLP	: Amplified Fragment Length Polymorphism
AGC	: Aptitude Générale à la Combinaison
ANOVA	: Analysis of Variance
ARN	: Acide Ribonucléique
ASC	: Aptitude Spécifique à la Combinaison
BIO	: Biomasse aérienne accumulée à maturité
CCI	: Chlorophyll Content Index
Chl	: Teneur en Chlorophylle
CIMMYT	: Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo
CNCC	: Centre National de Contrôle et de Certification des Semences et Plants
CNEPRU	: Commission Nationale d’Evaluation des Projets de Recherche Universitaire
CRSTRA	: Centre de Recherche Scientifique et Technique sur les Régions Arides
CTAB	: Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide
DArT	: Diversity Arrays Technology
DO	: Densité Optique
DPV	: Durée de la Phase Végétative
EMS	: Expected Mean Square
ENSA	: Ecole Nationale Supérieure d’Agronomie
FAO	: Food and Agriculture Organization of the United Nations
GBS	: Genotyping By Sequencing
GS	: Gain de la sélection
HI	: Indice de Récolte
HT	: Hauteur de la végétation
IC	: Intégrité Cellulaire
ICARDA	: International Center of Agricultural Research in Dry Areas
IGC	: International Grains Council
INRAA	: Institut National de la Recherche Agronomique d’Algerie
ITGC	: Institut Technique des Grandes Cultures
IWGSC	: International Wheat Genome Sequencing Consortium
KASP	: Kompetitive Allele Specific PCR
MADR	: Ministère de l’Agriculture et du Développement Rural
MAP	: Ministère de l’agriculture et de la pêche

NE	: Nombre d'Epis
NGE	: Nombre de Grains par Epi
NGP	: Nombre de Grains par Plante
NILs	: Near Isogenic Lines
ONFAA	: Observatoire National des filières Agricoles et Agroalimentaires
ONM	: Office National de la Météorologie
PCR	: Polymerase Chain Reaction
PMG	: Poids de Mille Grains
PNAB	: Programme National d'Amélioration du Blé
PNE	: Poids des épis
PNR	: Programme National de Recherche
Ppds	: Plus petite différence significative
QTL	: Quantitative Traits Loci
RAPD	: Random Amplified Polymorphic DNA
RDT	: Rendement en grains
RFLP	: Restriction Fragment Length Polymorphism
RILs	: Recombinant Inbred Lines
SCMC	: Station Centrale de Maison Carrée
SE	: Standard Error
Serasem	: Obtenteur de céréales à pailles, protéagineux et colza
SF	: Surface de la feuille étendard
SNP	: Single Nucleotide Polymorphism
SSR	: Simple Sequence Repeat
STS	: Sequence Tagged Sites
TCV	: Température du Couvert Végétal
TRE	: Teneur Relative en Eau
USDA	: United States Department of Agriculture

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Origines génétiques des différentes espèces de blés (Shewry, 2009).	4
Figure 2. Evolution de la production algérienne de céréales de la période 2000/12 (Benbelkacem, 2013).	8
Figure 3. Localisation des aires de production des céréales (Boufenar-Zaghouane et Zaghouane, 2006).	9
Figure 4. Effets du stress hydrique sur blé tendre et réponses adaptatives (Barnabás <i>et al.</i> , 2008).	19
Figure 5. Valeurs relatives (% de la valeur maximale) des caractères des différentes lignées.....	53
Figure 6. Valeurs relatives (% de la valeur maximale) des caractères des différents testeurs.	54
Figure 7. Ecart des moyennes des F_2 relativement aux moyennes des lignées $[(100 \cdot X_{F_2} - X_L) / X_L]$ et des testeurs $[(100 \cdot X_{F_2} - X_T) / X_T]$ pour les caractères mesurés du diallèle partiel.....	55
Figure 8. Valeurs moyennes de la chlorophylle, la durée de la phase végétative et la hauteur de la plante, exprimées en % des moyennes des testeurs $(100 \cdot X_{F_2} / X_T)$, des F_2 du diallèle partiel.	57
Figure 9. Valeurs moyennes du nombre d'épis, de celui des grains par épi et du poids de 1000 grains, exprimées en % des moyennes des testeurs $(100 \cdot X_{F_2} / X_T)$, des F_2 du diallèle partiel.	59
Figure 10. Valeurs moyennes du rendement en grains, de la biomasse aérienne et du poids des épis, exprimées en % des moyennes des testeurs $(100 \cdot X_{F_2} / X_T)$, des F_2 du diallèle partiel.	60
Figure 11. Régression des W_r sur V_r de la teneur en chlorophylle chez les lignées (a) et les testeurs (b).	74
Figure 12. Régression des W_r sur V_r de la durée de la phase végétative chez les lignées (a) et les testeurs (b).	74
Figure 13. Régression des W_r sur V_r de la surface de la feuille étandard chez les lignées (a) et les testeurs (b).	75
Figure 14. Régression des W_r sur V_r de la hauteur des plantes chez les lignées (a) et les testeurs (b). 75	
Figure 15. Régression des W_r sur V_r du nombre d'épis par plante chez les lignées (a) et les testeurs (b).	76
Figure 16. Régression des W_r sur V_r du poids de 1000 grains chez les lignées (a) et les testeurs (b). 76	
Figure 17. Régression des W_r sur V_r du poids des épis par plante chez les lignées (a) et les testeurs (b).	77
Figure 18. Régression des W_r sur V_r du nombre de grains par épi chez les lignées (a) et les testeurs (b).	77

Figure 19. Régression des W_r sur V_r de la biomasse aérienne par plante chez les lignées (a) et les testeurs (b).	78
Figure 20. Relations entre $W_r + V_r$ et Y_r de la hauteur de la végétation chez les lignées (G_1).....	81
Figure 21. Relations entre $W_r + V_r$ et Y_r de la hauteur de la végétation chez les testeurs (G_2).....	81
Figure 22. Relations entre $W_r + V_r$ et Y_r de la biomasse aérienne chez les lignées (G_1).....	82
Figure 23. Relations entre $W_r + V_r$ et Y_r de la biomasse aérienne chez les testeurs (G_2).....	82
Figure 24. Pluie et température moyenne mensuelles des campagnes 2012/13, 2013/14 et 2014/15 du site expérimental de l'INRAA de Sétif (ONM, 2015).....	103
Figure 25. Gain total attendu de la sélection directe, indirecte et sur indice sur la base des caractères mesurés chez les populations F_2	121
Figure 26. Représentation des variables mesurées, des populations F_2 sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse en composantes principales.	123
Figure 27. Gain total réalisé par la sélection directe, indirecte et sur indice pratiquée en F_2 sur la base des caractères mesurés.....	133
Figure 28. Gains totaux, attendus et réalisés, suite à la sélection directe, indirecte et sur indice pratiquée en F_2 sur la base des caractères mesurés.	134
Figure 29. Représentation des variables mesurées, des populations F_4 sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse en composantes principales.	135
Figure 30. Représentation des variables mesurées, des populations F_4 sur le plan formé par les axes 1 et 3 de l'analyse en composantes principales.	136
Figure 31. L'application “ <i>Customer KASP reaction volume calculator</i> ” utilisée pour calculer les volumes réactionnels nécessaires pour PCR/SNP (Dreisigacker <i>et al.</i> , 2016b).	153
Figure 32. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, <i>Rht-B1_SNP</i> (à gauche) et <i>Rht-D1_SNP</i> (à droite) de la réduction de la hauteur aux loci <i>Rht-1</i> et <i>Rht-2</i> chez les parents étudiés.	159
Figure 33. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, <i>Vrn-A1_9K0001</i> (à gauche) et <i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i> (à droite) de la vernalisation sur le gène <i>Vrn-A1</i> chez les parents étudiés..	162
Figure 34. Polymorphisme généré par le marqueur KASP SNP, <i>Vrn-D1-D1a_A</i> (à gauche) et le marqueur STS, <i>Intro 1/B/F/R3/R4</i> (à droite) de la vernalisation aux loci <i>Vrn-D1</i> et <i>Vrn-B1</i> chez les parents étudiés.	163
Figure 35. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, <i>TaPpdBJ003</i> (à gauche) et <i>TaPpdDD001</i> (à droite) de la photopériode aux loci <i>Ppd-B1</i> et <i>Ppd-D1</i> chez les parents étudiés.	167

Figure 36. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, <i>Rht-B1_SNP</i> (à gauche) et <i>Rht-D1_SNP</i> (à droite) de la réduction de la hauteur aux loci <i>Rht-1</i> et <i>Rht-2</i> chez les populations F ₄ étudiées.....	171
Figure 37. Variation de la hauteur des plantes des haplotypes identifiés chez les lignées F ₄ évaluées.	173
Figure 38. Régression de la hauteur des plantes sur le rendement en grains chez les lignées F ₄ étudiées.	174
Figure 39. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, <i>Vrn-A1_9K0001</i> (à gauche) et <i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i> (à droite) de la vernalisation sur le gène <i>Vrn-A1</i> chez les populations F ₄ étudiées.....	177
Figure 40. Polymorphisme généré par le marqueur KASP SNP, <i>Vrn-D1-D1a_A</i> de la photopériode au locus <i>Vrn-D1</i> chez les populations F ₄ étudiées.	180
Figure 41. Polymorphisme généré par le marqueur KASP SNP, <i>TaPpdBJ003</i> de la photopériode au locus <i>Ppd-D1</i> chez les populations F ₄ étudiées.	182
Figure 42. Variation du rendement en grains des quatre groupes d'haplotypes identifiés chez les lignées F ₄ évaluées.....	186

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Evolution de la production et de la consommation mondiales (10 ⁶ t) de blé tendre (IGC, 2016).....	6
Tableau 2. Production mondiale de blé tendre par grandes zones et principaux pays producteurs, en millions de tonnes (IGC, 2016).	6
Tableau 3. Les principaux pays exportateurs de blé dans le monde, en millions de tonnes (IGC, 2016).	7
Tableau 4. Les dix principaux pays importateurs de blé dans le monde, en millions de tonnes (IGC, 2016).....	7
Tableau 5. Variétés de blé tendre issues du programme national de sélection (Boufenar-Zaghouane et Zaghouane, 2006 ; CNCC, 2015).	11
Tableau 6. Lignées parentales utilisées dans le dispositif de croisement Lignées x Testeurs.....	38
Tableau 7. Squelette du tableau d'analyse de la variance du diallèle partiel impliquant les parents et leurs hybrides F ₂ selon la procédure de Viana <i>et al.</i> (2000).....	42
Tableau 8. Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères mesurés en F ₂ du diallèle partiel.	51
Tableau 9. Valeurs moyennes des caractères mesurés des parents du diallèle partiel.	53
Tableau 10. Valeurs moyennes des caractères mesurés des populations F ₂ du diallèle partiel.....	56
Tableau 11. Carrés moyens de l'analyse de la variance des effets d'AGC et ASC des caractères mesurés en F ₂ du diallèle partiel selon la méthode de Griffing (1956).	62
Tableau 12. Effets de l'aptitude générale à la combinaison (AGC) des caractères mesurés chez les parents.	64
Tableau 13. Effets de l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) des caractères mesurés chez les populations F ₂ diallèle partiel.....	67
Tableau 14. Test de validité des hypothèses restrictives des caractères mesurés du diallèle partiel....	70
Tableau 15. Composantes de variation génétiques et environnementales et leurs écart-types des caractères mesurés du diallèle partiel.	71
Tableau 16. Paramètres génétiques des caractères mesurés du diallèle partiel.	79
Tableau 17. Randomisation en plein champs des lignées parentales et des populations descendantes F ₃ et F ₄ évaluées au cours des campagnes 2013/14 et 2014/15.	92
Tableau 18. Squelette de l'analyse de la variance du modèle additif adopté (McIntosh, 1983).	94
Tableau 19. Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères mesurés chez les parents et les populations F ₂ , F ₃ et F ₄	106

Tableau 20. Valeurs moyennes des caractères mesurés chez les parents et les populations F ₂	107
Tableau 21. Valeurs moyennes des caractères mesurés chez les parents et les populations F ₃	108
Tableau 22. Valeurs moyennes des caractères mesurés chez les parents et les populations F ₄	109
Tableau 23. Valeurs des variances phénotypiques, génotypiques et environnementale, coefficients de variabilité génotypique et héritabilité au sens large des caractères mesurés chez les populations F ₂ , F ₃ et F ₄	111
Tableau 24. Valeurs du coefficient de variabilité phénotypique (CV_P) intra croisements des caractères mesurés chez les populations F ₂	113
Tableau 25. Valeurs du coefficient de variabilité génotypique (CV_G) intra croisements des caractères mesurés chez les populations F ₂	114
Tableau 26. Valeurs du gain génétique attendu de la sélection directe (en gras) et indirecte sur la base des caractères mesurés chez les populations F ₂	117
Tableau 27. Valeurs du gain génétique attendu de la sélection sur indice sur la base des caractères mesurés chez les populations F ₂	119
Tableau 28. Ecarts des populations F ₂ sélectionnées, relativement aux valeurs moyennes générales de la population de base, des caractères mesurés par plantes individuelles à une intensité de sélection de 5%.	122
Tableau 29. Valeurs des coefficients de corrélation génotypique (r_G), phénotypique (r_P) et environnemental (r_E) inter générations des caractères mesurés des populations F ₂ , F ₃ et F ₄	125
Tableau 30. Valeurs de l'héritabilité au sens étroit des caractères mesurés chez les populations F ₂ , F ₃ et F ₄	127
Tableau 31. Valeurs du gain génétique réalisé de la sélection directe (en gras) et indirecte pratiquée en F ₂ sur la base des caractères mesurés.	130
Tableau 32. Valeurs du gain génétique réalisé de la sélection sur indice pratiquée en F ₂ sur la base des caractères mesurés.	132
Tableau 33. Valeurs du coefficient de détermination de l'héritabilité au sens étroit des caractères mesurés chez les 600 lignées des générations F ₃ et F ₄	138
Tableau 34. Ecarts des lignées F ₄ sélectionnées relativement aux valeurs du témoin Hidhab pour les variables mesurées.	139
Tableau 35. Description des marqueurs SNP testés pour leur polymorphisme chez les lignées parentales et les populations F ₄ étudiées (Dreisigacker <i>et al.</i> , 2016b).	150
Tableau 36. Description du marqueur STS testés pour la présence de polymorphisme chez les lignées parentales et les populations F ₄ étudiées (Dreisigacker <i>et al.</i> , 2016b).	150
Tableau 37. Composition du mélange réactionnel pour constituer le KASP mix à 96 puits (5 ul de volume final, méthode d'ADN sec) de <i>Rht-B1</i> , <i>Rht-D1</i> , <i>Vrn-A1</i> , <i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i> , <i>Vrn-D1</i> , <i>Ppd-B1</i> † et <i>Ppd-D1</i> (Dreisigacker <i>et al.</i> , 2016b).	152

Tableau 38. Profil d'amplification par PCR aux loci <i>Rht-B1</i> , <i>Rht-D1</i> , <i>Vrn-A1</i> , <i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i> , <i>Vrn-D1</i> , <i>Ppd-B1</i> † et <i>Ppd-D1</i> (Dreisigacker <i>et al.</i> , 2016b).	154
Tableau 39. Composition du mélange réactionnel pour PCR/STS du marqueur <i>Vrn-B1</i> (Dreisigacker <i>et al.</i> , 2016b).	155
Tableau 40. Profil d'amplification par PCR au loci <i>Vrn-B1</i> (Dreisigacker <i>et al.</i> , 2016b).	155
Tableau 41. Quantité et qualité de l'ADN génomique extrait des 9 parents.	156
Tableau 42. Polymorphisme révélé chez les parents pour les marqueurs SNP et STS relatifs aux gènes de la réduction de la hauteur <i>Rht-1</i> et <i>Rht-2</i> , de la vernalisation <i>Vrn-A1</i> , <i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i> , <i>Vrn-B1</i> , et <i>Vrn-D1</i> , et de la photopériode <i>Ppd-B1</i> et <i>Ppd-D1</i>	158
Tableau 43. Valeurs moyennes des variables mesurées chez les parents porteurs d'allèles dominants et récessifs aux loci <i>Rht-1</i> et <i>Rht-2</i>	160
Tableau 44. Valeurs moyennes des variables mesurées chez les parents porteurs d'allèles dominants et récessifs aux loci <i>Vrn-A1</i> , <i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i> , <i>Vrn-B1</i> et <i>Vrn-D1</i>	164
Tableau 45. Valeurs moyennes des variables mesurées chez les parents porteurs d'allèles dominants et récessifs aux loci <i>Ppd-B1</i> et <i>Ppd-D1</i>	166
Tableau 46. Diversité des parents aux loci <i>Vrn-A1</i> , <i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i> , <i>Vrn-B1</i> , <i>Vrn-D1</i> et <i>Ppd-D1</i> et valeurs moyennes des variables mesurées chez les parents porteurs d'allèles dominants et récessifs.	169
Tableau 47. Répartition des allèles aux loci <i>Rht-1</i> et <i>Rht-2</i> , diversité des haplotypes et valeurs moyennes des variables mesurées par classe chez les lignées F ₄	172
Tableau 48. Répartition des allèles aux loci <i>Vrn-A1</i> , <i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i> , <i>Vrn-B1</i> , <i>Vrn-D1</i> , <i>Ppd-B1</i> et <i>Ppd-D1</i> et valeurs moyennes des variables mesurées par classe chez les lignées F ₄	178
Tableau 49. Diversité des haplotypes aux loci <i>Vrn-A1</i> , <i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i> , <i>Vrn-B1</i> , <i>Vrn-D1</i> , <i>Ppd-B1</i> et <i>Ppd-D1</i> et valeurs moyennes des variables mesurées chez les lignées F ₄ porteuses d'allèles dominants et récessifs.	185

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION GENERALE

Les céréales constituent, en Algérie, une part importante des ressources alimentaires humaines et animales. Elles occupent une superficie de 3.3 millions d'hectares, qui s'étalent du littoral au semi-aride et parfois empiètent sur l'étage bioclimatique aride, avec une production qui s'est établie à 37.5 millions de quintaux pour la campagne agricole 2014/15 (INRAA, 2016).

Le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) occupe une place importante dans les habitudes alimentaires de la population algérienne. Sa culture est confrontée à plusieurs contraintes d'ordre biotiques et surtout abiotiques (Annichiarico *et al.*, 2005, 2006 ; Nouar *et al.*, 2012 ; Bendjama *et al.*, 2014 ; Haddad *et al.*, 2016). L'amélioration des performances de cette céréale passe incontestablement par l'amélioration génétique qui doit cibler un matériel végétal à haut potentiel et adapté aux conditions agroécologiques du pays (Benmahammed *et al.*, 2010 ; Adjabi *et al.*, 2014 ; Oulmi *et al.*, 2014 ; Fellahi *et al.*, 2016).

La sélection du blé tendre a débuté vers le début des années 1970, utilisant les introductions massives du matériel végétal des Centres Internationaux et la variabilité créée par des croisements réalisés au niveau national (Fellahi, 2013). Cette sélection a produit un nombre important de variétés dont certaines sont adoptées par la production (Boufenar-Zaghouane et Zaghouane, 2006).

Parmi les stress abiotiques qui caractérisent les milieux de culture du blé tendre figure les stress, hydrique et thermique. Ils sont considérés comme les facteurs les plus importants limitant la production de cette espèce (Chaves *et al.*, 2002 ; Passioura, 2006 ; Tuberosa et Salvi, 2006). Plusieurs études ont montré que la tolérance à la sécheresse est associée à certaines caractéristiques d'ordre phénologiques, morphologiques, physiologiques et biochimiques reflétant différents types d'adaptation (Richards *et al.*, 2002 ; Lopes *et al.*, 2012 ; Reynolds et Langridge, 2016).

La mise en place d'un programme d'amélioration génétique efficace dépend largement de la variabilité existante pour les caractères d'intérêts ciblés et de la facilité de transmission héréditaire de ces caractères des lignées parentales à la descendance (Fellahi, 2013 ; Hannachi, 2013 ; Ceccarelli, 2015 ; Rabti, 2015). Pour que la sélection, pour de tels caractères, soit efficace, il est nécessaire de connaître leur déterminisme génétique, notamment l'action des gènes mis en causes, leur degré de détermination génétique et le fond génétique qui en assure la meilleure expression (Fellahi *et al.*, 2013a ; Hannachi *et al.*, 2013a).

Quoiqu'elle a apporté du progrès dans ce domaine dont le fruit s'est manifesté par la sélection d'un nombre important de variétés, cette sélection dite classique ou phénotypique reste coûteuse, longue et parfois peu efficace suite à la présence d'interactions génotype x environnements qui compliquent les efforts de la sélection (Bouzerzour *et al.*, 1998 ; Annichiarico *et al.*, 2006).

L'utilisation des marqueurs moléculaires renforce la sélection classique. C'est une approche qui permet d'identifier et d'étiqueter les gènes d'intérêts, et d'améliorer la gestion de la variabilité génétique afin de développer des génotypes résilients cumulant un maximum de gènes favorables (Gupta *et al.*, 1999 ; Dreisigacker, 2012). Selon Zhang *et al.* (2010) l'évaluation des populations de plantes par voie moléculaire et l'utilisation de l'information qui en découle, sont utiles pour gérer efficacement les ressources génétiques dans les programmes d'amélioration. Plusieurs travaux, publiés récemment, montrent l'existence de QTL (*Quantitative Traits Loci*) spécifiques pour l'adaptation de blé à certains milieux (Maccaferri *et al.*, 2008 ; Acuña-Galindo *et al.*, 2015 ; Li *et al.*, 2015).

L'objectif de cette recherche est d'analyser un croisement Lignée x Testeur pour les caractères morpho-phéno-physiologiques et agronomiques, d'évaluer l'efficacité de la sélection précoce, mono, multi caractères et sur indices, pratiquée en F₂ de par la réponse en F₄ et d'étudier les bases génétiques de l'adaptation du blé tendre (*Triticum aestivum* L.) aux conditions semi-arides.

CHAPITRE I

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

CHAPITRE I. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

I. ORIGINES GENETIQUE ET GEOGRAPHIQUE DU BLE TENDRE (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

Selon Harlan (1975), dès les années 1920, Sakamura rapporte que les espèces de céréales appartiennent au genre *Triticum*, différent essentiellement pour le nombre chromosomique, qui est de 14, 28 et 42 chromosomes, respectivement pour les espèces diploïdes (*Triticum monococcum*), tétraploïdes (*Triticum durum*) et hexaploïdes (*Triticum aestivum*). Le génome de ces espèces est organisé en une série basique de 7 chromosomes (X = 7 chromosomes), qui, au cours de l'évolution, a gardé une certaine homologie (synténie), malgré la spéciation chez la famille des *Poaceae* (Ahn *et al.*, 1993). Les espèces de blé tirent leur origine génétique des croisements naturels entre *Triticum monococcum*, *Triticum urartu* et des espèces sauvages apparentées appartenant à l'*Aegilops* (*Aegilops speltaoides*). Les espèces *Triticum monococcum* et *Triticum urartu*, de constitution génomique $2n = 14$, sont les premières formes de céréales cultivées.

Le génome A des formes sauvages et cultivées des blés tétraploïdes et hexaploïdes dérive de l'espèce *Triticum urartu*, alors que le génome B vient de l'*Aegilops speltaoides*. Les deux génomes A et B forment ensemble la constitution génomique du blé tétraploïde *Triticum turgidum* L. ($2n = 28$, AABB), dont la diversification a donné naissance à plusieurs groupes variétaux distincts dont *Triticum turgidum* var. *durum* et *Triticum turgidum diccocoïdes* (Feldman et Sears, 1981).

Par contre le génome D du blé hexaploïde dérive de l'espèce sauvage *Aegilops tauschii* ($2n = 14$, DD). Ainsi, le croisement entre *Triticum turgidum diccocoïdes* (AABB) et *Aegilops tauschii* (DD) donna naissance à l'espèce *Triticum aestivum* L. ($2n = 42$, AABBDD) (Feldman et Sears, 1981) (Figure 1). Selon Harlan (1975), Kihara a été le premier à montrer que c'est *Aegilops tauschii* qui est le donneur du génome D du blé tendre. Le croisement entre *Triticum durum* et *Aegilops tauschii* ssp. *strangulata*, a eu lieu il y a plus de 7000 ans (Dvorac *et al.*, 1998).

La domestication de ces espèces a eu lieu dans le croissant fertile qui est l'origine géographique, il y a 8000 à 10000 ans. Des restes archéologiques appartenant à l'espèce *Triticum monococcum* ont été découverts datant de 7500 ans avant J.C, au sud-est de la Turquie (Heun *et al.*, 1997 ; Nesbitt, 1998 ; Dubcovsky et Dvorak, 2007). La culture s'est ensuite étendue au Proche Orient, il y a environ 9000 ans quand le blé hexaploïde a fait son apparition (Feldman,

2001). Des restes de l'espèce cultivée *Triticum turgidum* ssp. *dicoccon* datant de 7500 ans avant J.C ont été découverts en Syrie (Zohary et Hopf, 1993). La route principale vers l'Europe était via l'Anatolie, puis la Grèce (il y a ~ 8000 ans) et puis vers le nord du Danube par les Balkans et à travers l'Italie, la France et l'Espagne (~ 7000 ans), atteignant enfin la grande Bretagne et la Scandinavie (~ 5000). De même, le blé a atteint l'Asie centrale et la Chine en traversant l'Iran et puis l'Afrique via l'Égypte, il y a environ 3000 ans. Il a été introduit au Mexique en 1529 par les Espagnols et en Australie vers 1788 (Shewry, 2009).

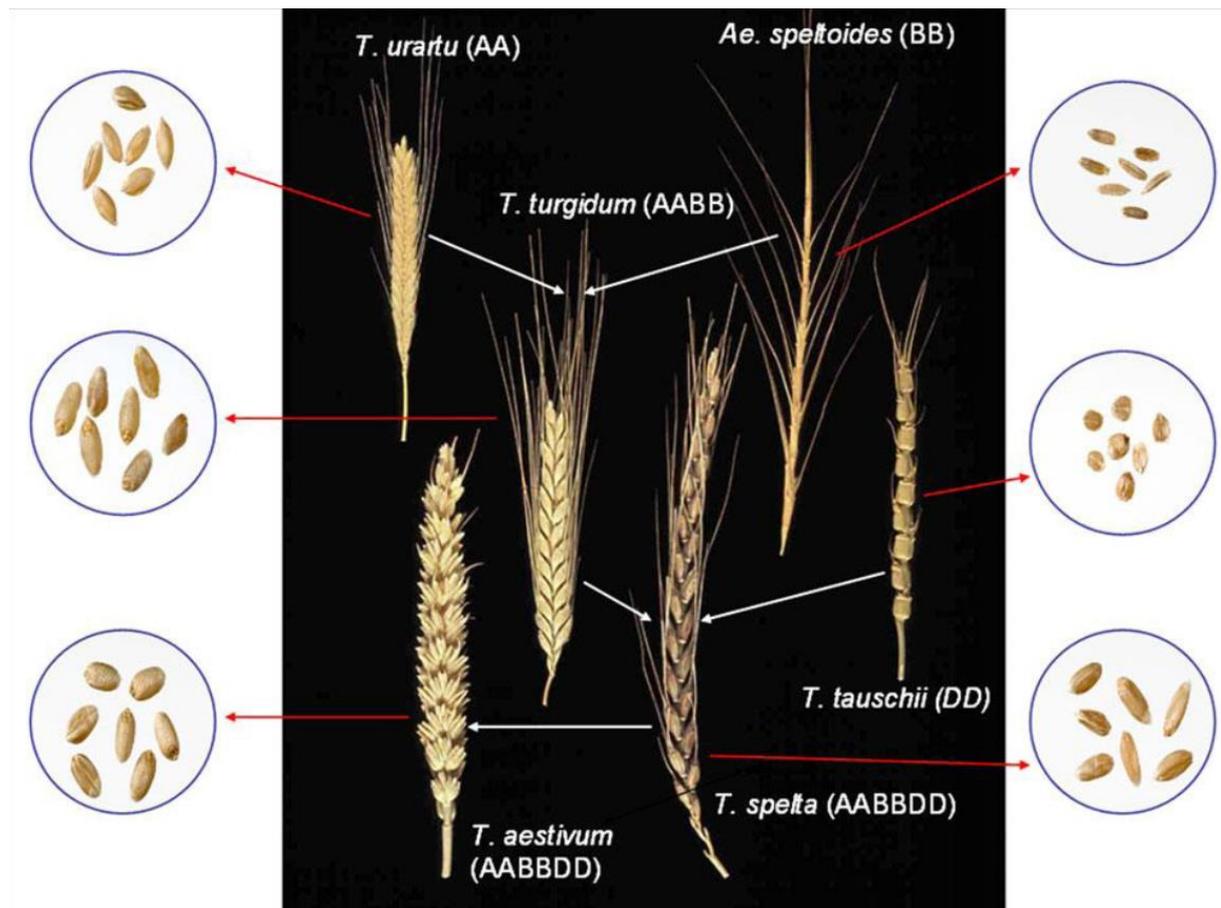


Figure 1. Origines génétiques des différentes espèces de blés (Shewry, 2009).

Le blé tendre est apparu un peu plus vers le nord-ouest du croissant fertile, dans le couloir s'étendant de l'Arménie au sud-ouest des côtes de la mer Caspienne, près de l'Iran (Dvorak *et al.*, 1998). Dans cette région prédomine l'espèce sauvage d'*Aegilops tauschii* ssp. *strangulata*, ce qui favorisa le croisement naturel entre cette espèce et *Triticum durum* (Talbert *et al.*, 1998). Selon McFadden et Sears (1946), le premier blé tendre apparu est de la forme *spelta*, à partir duquel les formes à enveloppes non adhérentes (free-threshing) dérivèrent par mutation. Le génome de *Triticum aestivum* a une taille de 17000 millions de bases d'ADN, organisé en trois séries de 7 chromosomes appartenant aux génomes A, B et D. Chacun de ces trois génomes

compte environ 5.3 Mb. En raison de la relation génétique étroite entre ces génomes, de nombreux gènes sont présents en triple, chez les trois génomes constitutifs du blé tendre (Feuillet *et al.*, 2007). Une telle constitution génomique fournit au blé tendre le potentiel d'une énorme variabilité génétique, qui lui permet de s'adapter à un large éventail de climats, allant des régions Nordiques froides à des régions plus sèches au voisinage des déserts (Gustafson *et al.*, 2009).

2. IMPORTANCE DE LA CULTURE DE BLE TENDRE

2.1. DANS LE MONDE

Dans le monde, 691.4 millions d'hectares de céréales sont cultivés, soit plus de 14.4% de la surface agricole mondiale et 5.4% des terres émergées du monde (USDA, 2013). Le blé tendre est l'aliment de base de plus de 35% de la population mondiale et apporte plus de 20% des calories consommées dans le monde (Braun *et al.*, 2010). En termes de production, le blé tendre occupe le deuxième rang après le maïs. Lors de la campagne 2012/13, la quantité de blé tendre produite était de 655.0 millions de tonnes soit 29% de la production mondiale toutes céréales (maïs, riz, blé tendre, orge, blé dur et triticale) confondues qui était de l'ordre de 2258.7 millions de tonnes (USDA, 2013). Actuellement, le blé tendre occupe environ 95% de la surface des blés cultivés dans le monde entier, les 5% restant sont représenté par le blé dur (Shewry, 2009). En dépit de son origine relativement récente, le blé tendre montre une diversité génétique assez large qui permet le développement de plus de 25000 cultivars adaptés à un large éventail de climats (Feldman *et al.*, 1995). Cette espèce est principalement utilisée pour faire du pain, des nouilles, des biscuits et des gâteaux (He *et al.*, 2013).

Au cours du 20^{ème} siècle, la production du blé tendre a constamment évolué, suite à l'accroissement des surfaces productrices, jusqu'aux années 1950, suivie d'une augmentation importante des rendements jusqu'aux années 1990 (Calderini et Slafer, 1998). Cette augmentation est induite par des améliorations d'ordre génétiques et agronomiques (Slafer et Andrade, 1991 ; Calderini *et al.*, 1999 ; Evenson et Gollin, 2003 ; Reynolds et Borlaug, 2006). Selon le Conseil International du Grain (IGC, 2016), la production mondiale du blé tendre est passée, de 611 à 723 millions de tonnes, au cours de la période allant de 2007/08 à 2014/15 (Tableau 1). Ce niveau de production dépasse largement les besoins de la population mondiale avec des stocks en hausses (IGC, 2016). Toutefois, une augmentation de la productivité du blé de 1.6% chaque année doit être atteinte pour répondre aux besoins futurs d'une population mondiale atteignant les 9.6 milliards vers l'horizon 2050 (IWGSC, 2016).

Tableau 1. Evolution de la production et de la consommation mondiales (10⁶t) de blé tendre (IGC, 2016).

Campagnes	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
Production	611	685	679	653	695	655	714	730
Consommation	602	645	658	658	689	677	696	715

L'Union Européenne, la Chine, l'Inde, la Russie et les Etats-Unis sont les plus grands producteurs de blé, respectivement (Tableau 2, IGC, 2016). Ils contribuent avec 70.51% à la production mondiale, valeur moyenne des trois dernières campagnes 2012/15 (IGC, 2016). Les pays exportateurs sont les Etats-Unis, l'Union Européenne, le Canada, l'Australie ainsi que la Russie (Tableau 3, IGC, 2016). Selon le Conseil International du Grain, les grands importateurs sont l'Egypte, le Brésil, l'Indonésie et l'Algérie (Tableau 4).

Tableau 2. Production mondiale de blé tendre par grandes zones et principaux pays producteurs, en millions de tonnes (IGC, 2016).

Zones/Pays producteurs	2012/13	2013/14	2014/15
Europe	136.0	146.4	150.8
- dont U.E.	131.6	142.2	146.8
Ex-URSS	77.2	102.7	100.3
- dont Kazakhstan	9.8	13.9	15
- Russie	37.7	52.1	51
- Ukraine	15.8	22.3	20
Nord et Centre Amérique	92.2	98.9	87.7
- dont Canada	27.2	37.5	29
- Etats-Unis	61.8	58	55
Sud Amérique	17.1	19.9	23.9
- dont Argentine	8.2	10	12.9
- Brésil	4.4	5.5	6.6
Proche Orient	38.6	41.2	35.6
- dont Iran	14	14.5	13.3
- Turquie	17.5	18	16
Extrême Orient	247.5	247.6	250.3
- dont Chine	120.6	121.9	122
- Inde	94.9	93.5	95.9
Afrique	23.4	26.1	25
- dont Egypte	8.5	8.8	9.2
- Maroc	3.9	7	5.8
Océanie	22.9	27.3	25.8
- dont Australie	22.5	27	25.5

Tableau 3. Les principaux pays exportateurs de blé dans le monde, en millions de tonnes (IGC, 2016).

Pays	2012/13	2013/14	2014/15
Etats-Unis	27.5	31.1	26.5
Union Européenne	21.7	30.4	25.5
Canada	18.7	21.9	22.6
Australie	21.3	18.3	18.9
Russie	11.2	18.6	17.2
Ukraine	7.1	9.5	8.2
Kazakhstan	7.2	8.2	7.5
Argentine	7.1	1.3	6.3
Inde	8.6	5	2.9
Turquie	2.8	3.3	2.8
Monde	140.5	152.2	144.1

Tableau 4. Les dix principaux pays importateurs de blé dans le monde, en millions de tonnes (IGC, 2016).

Pays	2012/13	2013/14	2014/15
Egypte	8.2	10.4	10.4
Brésil	7.7	7.4	6.2
Indonésie	7.2	7.0	7.2
Algérie	6.4	6.6	6.0
Japon	6.3	6.0	6.0
Iran	5.4	6.0	4.3
Union Européenne	5.3	4.2	4.8
Corée du Sud	5.2	4.3	4.3
Irak	3.9	3.2	3.4
Maroc	3.9	3.9	3.0
Monde	140.5	152.2	144.1

2.2. EN ALGERIE

La production Algérienne en blé tendre reste très marginale, quoiqu'elle ait connu des augmentations significatives depuis les années 1960, affleurant les 1.02 millions de tonnes en 2012 (Figure 2, Benbelkacem, 2013). La production de blé tendre a atteint, au cours de la campagne 2014/15, les 0.63 millions de tonnes contre 2.02 millions de tonnes de blé dur et 1.03 millions de tonnes d'orge et 0.07 millions de tonnes d'avoine soit un total pour les céréales à paille de 3.75 millions de tonnes (INRAA, 2016).

Du point de vue productivité par unité de surface, les rendements de la céréaliculture algérienne sont très bas, comparativement à la moyenne mondiale qui est de 2.90 t ha⁻¹, et celles des pays voisins qui est de 2.50 t ha⁻¹ (Bedrani, 2004). Au cours de la période 2000 à 2012, le

rendement de blé tendre a varié de 0.94 à 1.63 tonnes par hectare, avec une moyenne de 1.37 tonne. Au cours de la campagne 2014/15, le rendement moyen était de 1.26 t ha⁻¹ contre 1.80 t ha⁻¹ en 2013/14 (INRAA, 2016).

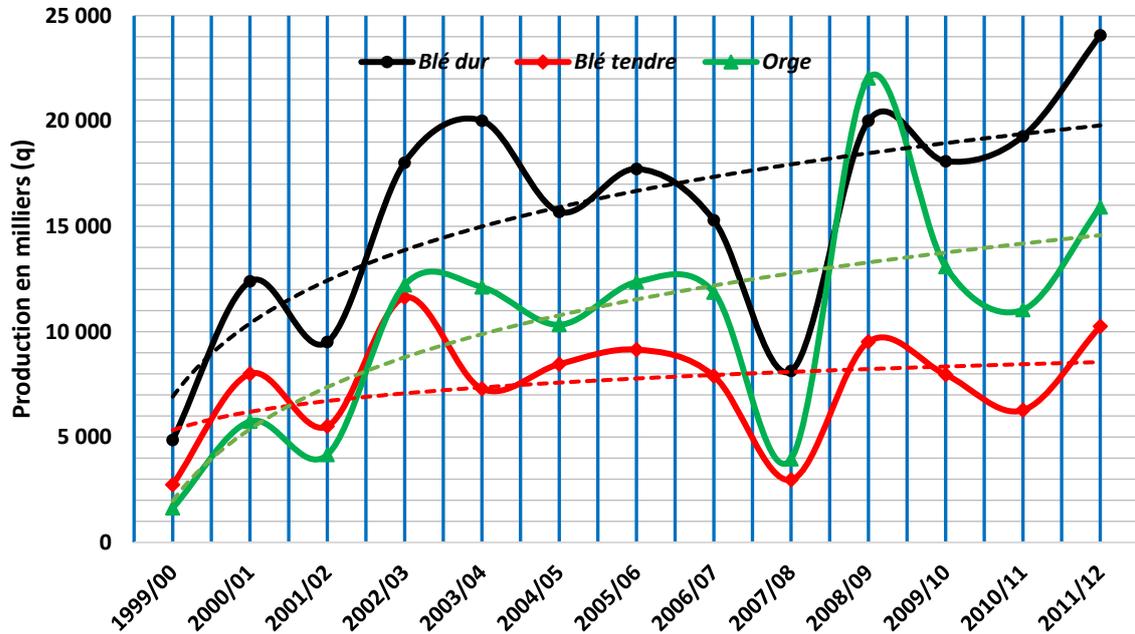


Figure 2. Evolution de la production algérienne de céréales de la période 2000/12 (Benbelkacem, 2013).

Du point de vue superficie, 623 300 hectares sont occupés par le blé tendre, soit 22.9% de la sole réservée aux céréales, moyenne de la période 2000/12 (Benbelkacem, 2013). Les superficies réservées à cette espèce sont localisées sur les plaines intérieures et les hauts plateaux (Figure 3). Cette dernière zone se caractérise par une multitude de stress abiotiques, notamment hydrique et thermique, qui, en absence d'irrigation, constituent un frein à l'augmentation des rendements de la céréale, et spécialement dans le cas de l'adoption de génotypes sensibles (Chennafi *et al.*, 2006 ; Mekhlouf *et al.*, 2006a ; Benmahammed *et al.*, 2010 ; Adjabi *et al.*, 2014). A cela s'ajoute l'itinéraire technique qui n'est pas toujours ce qu'il devrait être, en termes de dates de semis, de densités de semis, de fertilisation et de désherbage, parce que les risques de sinistre et de faibles rendements sont élevés et que la plupart des agriculteurs n'ont pas les moyens de les supporter (Djenane, 1998).

L'écart important entre les besoins d'une population en forte croissance et le niveau d'une production nationale irrégulière et faible a conduit l'Algérie à recourir constamment aux importations de grosses quantités. Dans ce contexte, en 2011, le pays a importé 11 millions de

tonnes de céréales, dont 68% de blés et 29% de maïs. Les importations de blés avoisinent la moyenne de 5.8 millions de tonnes par an entre 2000 et 2012 ; avec 56% de blé tendre et 44% de blé dur (Rastoin et Benabderrazik, 2014).

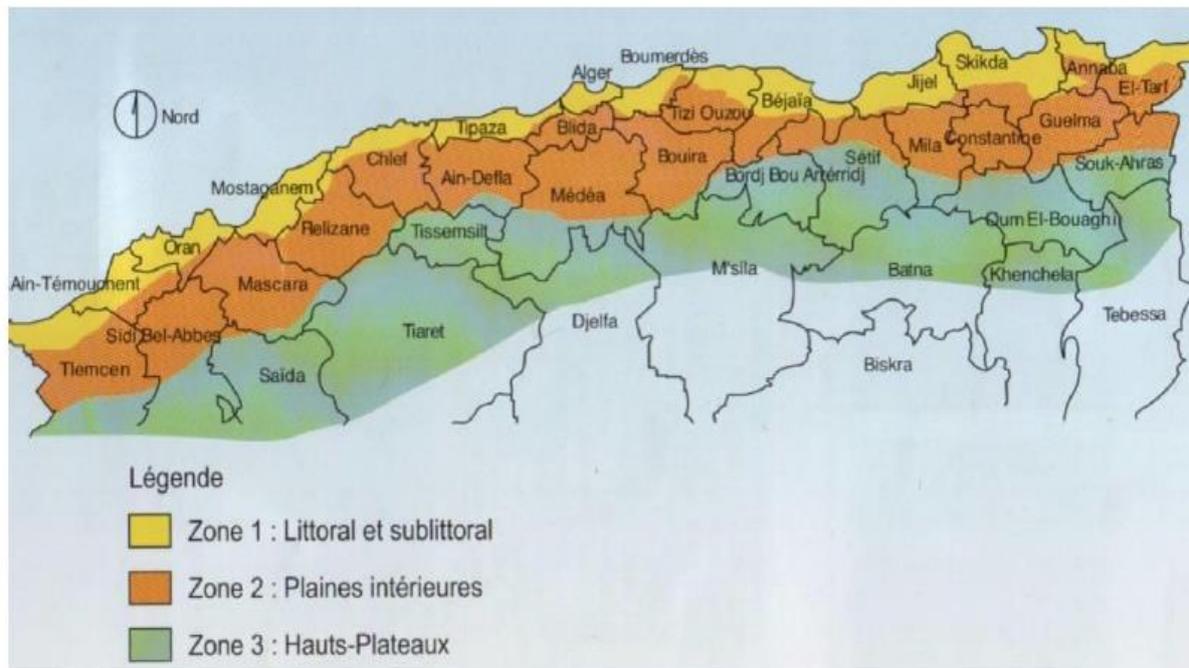


Figure 3. Localisation des aires de production des céréales (Boufenar-Zaghouane et Zaghouane, 2006).

Les importations de blé tendre sont régulièrement plus importantes du fait de l'évolution de la consommation et de la faiblesse de la production. La consommation moyenne des produits céréaliers est de 210 kg/hab/an (Derbal *et al.*, 2013). Le déficit concerne beaucoup plus le blé tendre que le blé dur (Rastoin et Benabderrazik, 2014). A titre d'exemple, l'Algérie a importé en 2010 environ 3.98 millions de tonnes de blé tendre pour une valeur de 913 millions de \$US. En 2011, le pays a importé plus de 2.1 millions de tonnes suite à la baisse de la production nationale. Le prix du blé tendre importé a évolué de 129 \$US/T en 2000, 393 \$US/T en 2008 et 354 \$US/T en 2011 (Comtrade, 2013). En 2016, le total des importations algérienne du blé tendre a atteint 6.4 millions de tonnes, soit une facture de 1240 millions de \$US (ONFAA, 2017).

L'Union Européenne est le principal fournisseur de blé de l'Algérie avec plus de 75% du volume des importations venant de cette région (Fellahi, 2013). Le prix des céréales est soutenu, le blé tendre local ou importé est revendu aux meuniers à 12850 DA/t, à la collecte il est payé aux producteurs à 54500 DA/t. La différence de prix est supportée par l'Etat. Ceci incite les

agriculteurs à fournir davantage d'efforts en matière d'augmentation de la production locale et de contribuer à l'amélioration du taux d'autosuffisance de ce produit stratégique (Djermoun, 2009).

3. VARIETES DE BLE TENDRE CULTIVEES EN ALGERIE

En Algérie, l'activité d'amélioration des céréales est attribuée par le Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural et de la Pêche (MADR) à diverses institutions dont les principales sont l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRAA) et l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC). D'autres structures relevant du Ministère de l'enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique telles que l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie (ENSA), les Départements d'agronomie de certaines universités et les centres de recherches comme le Centre de Recherche Scientifique et Technique sur les Régions Arides (CRSTRA) contribuent également par des projets de recherche de type CNEPRU et/ou PNR (Fellahi, 2013). Des institutions internationales sont également sollicitées dans ce domaine, par le biais de l'ITGC et de l'INRAA, notamment le Centre International pour l'Amélioration du Maïs et du Blé (*Centro International de Mejoramiento de Maiz y Trigo = CIMMYT*), le Centre International pour la Recherche Agricole dans les Zones Arides (*International Center of Agricultural Research in Dry Areas = ICARDA*), le Centre Arabe pour l'Etude des Zones Arides et des Terres Sèches (*Arab Center for the Studies of Arid zones and Dry lands = ACSAD*), l'Organisation Mondiale de l'Agriculture et de l'Alimentation (*Food and Agriculture Organization of the United Nations = FAO*) et les Instituts de la Recherche Agronomique Tunisien, Marocain, Français, Espagnol et Italien.

L'amélioration du blé tendre a pour objectif principal la sélection de variétés plus performantes du point de vue production de grain (Fellahi, 2013). Ceci découle du fait que la production nationale de blé tendre ne couvre pas les besoins d'une population croissante. En Algérie, le travail de sélection, entrepris depuis le début des années 1970, a abouti, pour le blé tendre à la sélection d'une trentaine de variétés. Plusieurs variétés améliorées à paille courte en provenance du CIMMYT (Mexique) et plus tard de l'ICARDA (Syrie) ont par la suite été introduites. Après les années 1970, le programme de sélection national a homologué un grand nombre de variétés (Tableau 5). Cependant, sur une trentaine de variétés inscrites (Tableau 5), seul un nombre assez restreint a été adopté par la grande culture. Ainsi au côté de la variété locale Mahon-Démias, on trouve aussi les cultivars Hidhab et Anza (Boufenar-Zaghouane et Zaghouane, 2006).

Tableau 5. Variétés de blé tendre issues du programme national de sélection (Boufenar-Zaghouane et Zaghouane, 2006 ; CNCC, 2015).

Variété	Pedigree	Origine/Obtenteur	Année*	Institution**	Observation
Mahon-Démias	Land race	Iles Baléares-Espagne	1930	SCMC	P
FA ₈₁₉₃	Florence x Aurore ₅₈₈	Locale	1930	SCMC	P
Baroota ₈₇₉₁	Sélection du Baroota Australien	Australie	1930	SCMC	R
Pumaflore	Pusa x Mentana ₉₂₉₀ /FA ₈₁₉₃	Locale	1930	SCMC	R
7Cerros	Front./Ken ₅₈ /NThatcher/3/N ₁₀ /Br/2/G ₅₅	Cimmyt-Mexique	1973	ITGC	R
Inia ₆₆	LR ₆₄ /Sonora ₆₄	Cimmyt-Mexique	1972	ITGC	R
Syrimex	Yaktana ₅₄ /2/Norin ₁₀ /Brevor/3/*LR ₆₄	Icarda-Syrie	1982	ITGC	R
Anza	LR/N ₁₀ B x ANE ₃	Cimmyt-Mexique	1974	ITGC	P
Arz	Mayo _{54e} /LR ₆₄ //H ₄₉₀ /3/LR ₆₄ //TPP/Yaktana ₅₄	Cimmyt-Mexique	1978	ITGC	P
Hidhab	HD ₁₂₂₀ /3*Kal/Nac	Cimmyt-Mexique	1985	ITGC	P
Ain Abid	AS ₈₁₈₉ ' A'	Espagne	1985	ITGC	P
Ziad	Alondra'S/Era//Son ₆₄ /Alondra's	Cimmyt-Mexique	1982	ITGC	P
Tesselah	N ₁₀ /Brevor//LR ₆₄	Cimmyt-Mexique	1979	ITGC	P
Buffalo	521/45 363/Cimmyt 12	Serasem-France	1989	ITGC	P
Orion	Arche/Genial	Serasem-France	1989	ITGC	P
Almirante	H ₇₇₂₁₅ C/Recital	Serasem-France	1989	ITGC	P
Mimouni	Inia/Napo//Tob/Hprew	Cimmyt-Mexique	1989	ITGC	P
Zidane	Gv/Alondra's	Cimmyt-Mexique	1989	ITGC	P
Nesser	W _{.3918} .A/Jup	Icarda-Syrie	1989	ITGC	P
Hodna	Hodna	Acsad-Syrie	1989	ITGC	P
Soummam	Dgo/Bty's	Cimmyt-Mexique	1989	ITGC	R
Chellif	Vmc/Cno'S//7C/3/Kal/Bb	Cimmyt-Mexique	1978	ITGC	R
Strampelli	Strampelli	Italie	1974	ITGC	R
Tobari	TPP/Son ₆₄	Italie	1974	ITGC	R
Isser	Cc/Inia//Tob/3/Cfn/Bb	Icarda-Syrie	1974	ITGC	R

* : Année d'introduction, ** : Demandeur, P : Produite, R : Non produite ou retirée du circuit de production.

Tableau 5_{bis}. Variétés de blé tendre issues du programme national de sélection (Boufenar-Zaghouane et Zaghouane, 2006 ; CNCC, 2015).

Sidi Okba	Flk's/Hork's	Cimmyt-Mexique	1974	ITGC	R
El Wifak	K ₁₃₄ /4/Tob/Bman/Bb/3/Cal/5/Bucc	Cimmyt-Mexique	2011	ITGC	P
Rmada	Vee's/Bow's//Alondra's/Pavon's	Acsad-Syrie	2011	ITGC	P
Anforeta	Eg 83 x Bel 118	Italie	2011	ACI	P
Anapo	Eg 52 x Bel 118	Italie	2009	ACI	P
Bonpain	Prinqual x Cornette	France	2007	ITGC	P
Guadalupe	1656-13 x Recital	France	2007	Semences d'Atlas	P
Mezghana	Orchestrexs.306	Serasem-France	2010	ITGC	P
Salama	Salama	France	2007	ACI	P
Sensas	So 179 x 32203	Serasem-France	2009	ITGC	P
Tamezghida	(Geppeto x Apache) 8248	Serasem-France	2011	ITGC	P
Andana	Lignée Cimmyt x eridiano	Italie	2012	-	P
Djanet	Acsad529/4/C182.24/C168.3/3/Cno*2/7C//CC/Tob	Acsad-Syrie	2012	ITGC	P
Djemila	529//Prl4s4/Vee''S''	Acsad-Syrie	2012	ITGC	P
Boumerzoug	CMSS93B00255S-48Y-010M-010Y-010M-7Y-0M-4KBY-0KBY-0M	Cimmyt-Mexique	2014	ITGC	P
Akhamokh	Irena/Badax//Pastor CMSS96 M05638T-040Y-010S-010M-010S-4M-0Y	Cimmyt-Mexique	2014	ITGC	P
Massine	Pastor CM85295-0101TOPY-2M-0Y-0M-3Y-0M-0SY	Cimmyt-Mexique	2014	ITGC	P
Pinzon	Pinzon	Espagne	2009	CASAP	P
Tidis	Erena CM91575-28Y-0M-0Y-2M-0Y	Cimmyt-Mexique	2014	ITGC	P

* : Année d'introduction, ** : Demandeur, P : Produite, R : Non produite ou retirée du circuit de production.

Ces variétés sont d'origines géographiques différentes : Mahon-Démias est une population locale introduite, vers les années 1950, à partir des Iles de Baléares (Laumont et Erroux, 1961). Les souches sélectionnées de cette population ont servi de matériel de départ pour la multiplication de cette variété par la station expérimentale agricole de Sidi Bel Abbés (Laumont et Erroux, 1961). Anza, dénommée Ghriss, est d'origine américaine (Californie), elle a été introduite en 1978 par l'ITGC. Hidhab est une sélection de la station de l'ITGC de Sétif, elle est issue de sélections du matériel végétal en provenance du CIMMYT (Mexique) (Fellahi, 2013). Cette dernière occupe plus de 80% des superficies emblavées en blé tendre (Boufenar-Zaghouane et Zaghouane, 2006). D'autres variétés de blé tendre, notamment Rmada, El-Wifak, Djanet, Djemila, Boumerzoug, Massine, Tidis et Akhamokh, récemment sélectionnées, sont proposées pour prendre la relève des variétés anciennement cultivées, suite à leur haut potentiel de rendement qu'elles ont montré à travers les résultats de plusieurs années d'évaluation (Tableau 5).

Les sélectionneurs de blé, à travers le Programme National d'Amélioration du Blé (PNAB), mettent l'accent sur l'amélioration simultanée du comportement agronomique, des caractères qualitatifs et de la résistance aux maladies existantes. La méthodologie d'amélioration consiste à créer de nouvelles variétés plus performantes et plus adaptées aux environnements de production. Le processus de création variétale commence par la production d'hybrides F₁ par croisement de deux parents ou plus. Les sélectionneurs veillent à ce que tous les parents croisés possèdent collectivement la majorité des caractères recherchés chez la nouvelle variété (Fellahi *et al.*, 2013a ; Hannachi *et al.*, 2013a). La sélection des plantes individuelles, par la méthode pedigree, possédant les caractères recherchés commence en F₂ et se poursuit jusqu'à la génération F₈, lorsque la descendance devient uniforme. Cette sélection précoce se fait sur la base des caractères dont l'expression dépendra relativement moins des conditions du milieu, telles que la hauteur, la précocité, et la sensibilité aux maladies (Khaldoun *et al.*, 2006). Par contre, la sélection pour les caractères complexes, comme la biomasse, le rendement, et la qualité du grain, s'effectue plus tardivement sur un matériel génétiquement plus homogène, en utilisant des dispositifs plus rigoureux pour maîtriser la variation environnementale. Les essais préliminaires de rendement commencent à partir de la F₅. Ces essais sont menés sur un seul site et les lignées qui y sont sélectionnées sont testées dans des essais de rendement multilocaux. Après deux années, les lignées émergentes sont présentées au Centre National de Contrôle et de Certification des Semences et Plants (CNCC) pour l'homologation (Khaldoun *et al.*, 2006).

4. CONTRAINTES DE LA PRODUCTION DU BLE TENDRE

4.1. STRESS ABIOTIQUES

En Algérie, la production céréalière est faible et notamment celle du blé tendre qui subit les contraintes de nature abiotiques qui caractérisent les milieux de production (Benbelkacem, 1997). En effet sous ces conditions, le matériel végétal subit tout au long de son cycle végétatif, de nombreuses contraintes qui influent variablement le potentiel de production. Selon Bouzerzour et Benmahammed (1994), ces contraintes abiotiques demeurent la principale cause de la variation des rendements des céréales en zones semi-arides. Pour ces milieux, en plus d'un haut potentiel de rendement, l'amélioration génétique du blé est basée essentiellement sur la recherche de la tolérance aux stress abiotiques, pour minimiser la variabilité des productions (Amokrane, 2001).

4.1.1. STRESS HYDRIQUE

Le stress hydrique est la principale contrainte environnementale qui affecte la production agricole de part le monde, en particulier dans les régions arides et semi-arides. Il est à l'origine d'importantes pertes de production dans de nombreuses régions (Cattivelli *et al.*, 2008 ; Kamoshita *et al.*, 2008 ; Ceccarelli *et al.*, 2010). Trente-cinq pour cent (35%) des terres arables, de part le monde, sont classées dans la catégorie aride ou semi-aride. Plus de 50% de la superficie emblavée en blé sont affectées par la sécheresse périodique (Rajaram, 2001 ; Pfeiffer *et al.*, 2005). Selon Rajaram (2000), environ 32% des 99 millions d'hectares de blé, dans les pays en développement, et au moins 60 millions d'hectares de culture du blé, dans les pays développés, sont touchés par ce phénomène.

Le déficit hydrique est un stress multidimensionnel et c'est un défi permanent pour les sélectionneurs (Tuberosa et Salvi, 2006). Il menace de devenir de plus en plus fréquent et persistant, à l'avenir, suite aux changements climatiques attendus (Olesen et Bindi, 2002 ; Seguin, 2010 ; Bitá et Gerats, 2013). En effet, il est prédit que d'ici l'an 2025, 1.8 milliards de personnes affronteront la pénurie d'eau et 65% de la population mondiale vivra dans des environnements caractérisés par le stress hydrique (Nezhadahmadi *et al.*, 2013).

L'effet du déficit hydrique, de nature intermittente et intervenant à n'importe quel stade végétatif de la plante, réduit la croissance et le rendement de la culture. Intervenant en début du

cycle végétatif, le déficit hydrique perturbe l'installation de la culture, alors que celui de fin du cycle, qui est le plus fréquent, affecte le remplissage du grain.

Dans un lit de semences sec, le problème de mortalité des jeunes plantules est rapporté dans les régions sujettes au stress hydrique de début de cycle (Johnson et Asay, 1993). La croissance des racines et le développement des parties aériennes sont fortement perturbés (Blum, 1996 ; Debaeke *et al.*, 1996). Avant de débiter le processus de germination, l'embryon est dormant et hautement tolérant à la dessiccation. Il commence à perdre cette caractéristique graduellement dès que la graine, après hydratation, germe. Sous ces conditions, Blum *et al.* (1980) rapportent des pertes à la levée, variant de 32.5% à 67.5%. La réduction du nombre et de la taille des talles est rapportée par Davidson et Chevalier (1990).

Les effets pénalisant de ce stress s'accroissent, suite à l'augmentation excessive de la température du sol (Peacock *et al.*, 1990). A la montaison, les effets se manifestent par la régression des talles montantes en épis (Ehdaie *et al.*, 1988), et la réduction du nombre de grains initiés par épi (Dakheel *et al.*, 1993). Il y a accroissement de l'avortement des fleurs, et la stérilité du grain de pollen, accompagnés par la réduction de la fertilité des épillets, juste après le stade anthèse (Dorion *et al.*, 1996 ; Debaeke *et al.*, 1996 ; Slama *et al.*, 2005). Un stress hydrique sévère bloque le déroulement du stade épiaison induisant un allongement de ce stage végétatif très sensible aux conditions du milieu (Angus et Moncur, 1977 ; Dwyer et Stewart, 1987). Le manque d'eau après la floraison, combiné à des températures élevées, entraîne une diminution du poids de 1000 grains par altération de la vitesse et de la durée de remplissage des graines (Triboï, 1990 ; Abbassenne *et al.*, 1997).

Sous climat méditerranéen, la demande climatique est de loin largement supérieure au cumul des précipitations, ce qui conduit à un déficit hydrique notable au cours des phases de reproduction et de remplissage du grain, désigné également par le vocable de « stress hydrique terminal » (Reynolds *et al.*, 2005). Le stress hydrique terminal accélère la sénescence foliaire (Yang *et al.*, 2003), réduit le taux de transfert des assimilats vers le grain (Asada, 2006), et provoque l'échaudage, réduisant la taille du grain (Liang *et al.*, 2001), diminuant ainsi le rendement (Davidson et Chevalier, 1990 ; Jat *et al.*, 1990 ; Sairam *et al.*, 1990 ; Kobata *et al.*, 1992 ; Thompson et Chase, 1992 ; Ravichandran et Mungse, 1997 ; Villareal *et al.*, 1998 ; Ahmadi et Baker, 2001 ; Nawaz *et al.*, 2013). Sous stress hydrique terminal, Edmeades *et al.* (1994) rapportent des pertes de rendement en grains variables de 17 à 70%.

Reynolds *et al.* (2005) mentionnent que la complexité du stress hydrique, en zones sèches, réside dans le fait que cette contrainte agit, le plus souvent, en association avec d'autres facteurs, notamment le stress thermique. Les stress hydrique et thermique sont, en effet, les deux principales contraintes qui conditionnent le plus la croissance et le développement des cultures des régions arides et semi-arides (Prasad *et al.*, 2011). La réaction de la plante est, de ce fait, la résultante de l'impact de la combinaison de ces deux contraintes, ce qui n'est pas forcément le même que l'impact de ces deux contraintes prises individuellement (Sehgal et Yadav, 2010).

4.1.2. STRESS THERMIQUE

Le stress thermique est un phénomène complexe de par la variation de son intensité et sa durée. Certains stades végétatifs et périodes du cycle de développement sont particulièrement plus sensibles à ce stress (Gate *et al.*, 1996). Le stress induit par les températures élevées est plus fréquent que celui induit par les basses températures (Abrol et Ingram, 1996). Quoique les deux provoquent des dommages significatifs (Mekhlouf *et al.*, 2006 ; Oukarroum, 2007). La température moyenne optimale pour la croissance et le développement du blé se situe entre 15 et 18°C (Chowdhury et Wardlaw, 1978), 20°C étant la température optimale pour le remplissage du grain (Russell et Wilson, 1994 ; Dupont et Altenbach, 2003). Des températures au-dessous et au-dessus de ces seuils sont largement présentes dans les environnements semi-arides où la culture de blé est pratiquée (Mekhlouf *et al.*, 2006b). Toute augmentation de la température moyenne de 1°C, au-delà du seuil optimal, engendre une réduction du rendement en grains de 3 à 4% (Spiertz, 1977 ; Wardlaw *et al.*, 1989 ; Wardlaw *et al.*, 2002).

Le blé tendre est une espèce très sensible aux températures élevées (Slafer et Satorre, 1999 ; Wahid *et al.*, 2007), les effets varient en fonction du stage végétatif de la plante (Farooq *et al.*, 2011). L'effet au semis se matérialise par une réduction de la longueur du coléoptile, ce qui fait que la plantule ne peut pas s'ancrer en profondeur et devient très sensible aux effets de ce stress et au manque d'eau (Kirby et Appleyard, 1984). Selon Rebetzke *et al.* (2002), sous une température de 35°C, mesurée à 5 cm de profondeur du sol, une réduction de la longueur du coléoptile, de 100 mm à moins de 30 mm, est notée. Araus *et al.* (2003) observent une réduction appréciable du nombre de plantes levées par unité de surface, suite aux effets des températures élevées lors de la période du semis. L'effet pénalisant de ce type de stress est surtout dû au fait que la plante n'arrive pas à absorber l'eau et les éléments nutritifs du sol, au rythme de croissance imposé par le stress thermique (Ibrahim et Quick, 2001).

Chez le blé tendre, la température optimale pour l'anthèse et le remplissage de grain s'étend de 12 à 22°C (Farooq *et al.*, 2011). Wardlaw et Wrigley (1994) observent une augmentation du taux d'avortement des fleurs suite à un stress thermique au moment de l'épiaison. Durant la phase reproductive, l'effet pénalisant du stress thermique se manifeste par une augmentation du taux de la stérilité mâle, la déshydratation des tissus, la réduction de l'assimilation du CO₂, et une photorespiration accélérée. Ainsi, des températures excédant les 30°C, au cours de la floraison, peuvent causer la stérilité complète du pollen (Saini et Aspinal, 1982).

L'élévation de la température, au cours du cycle de développement de la plante et particulièrement après anthèse, est une contrainte à l'augmentation des rendements en zones semi-arides (Benderradji, 2013). L'effet se manifeste par une accélération de la sénescence foliaire (Siddique *et al.*, 1999), un raccourcissement de la phase de remplissage du grain (Acevedo *et al.*, 1999), une réduction du poids de 1000 grains et du nombre de grains/m² (Wardlaw et Moncor, 1995). La résultante est un effet négatif sur la productivité globale de la plante et la qualité du produit final (Macãs *et al.*, 2000 ; Mullarkey et Jones, 2000 ; Tewolde *et al.*, 2006).

Plusieurs études ont indiqué que ce n'est pas seulement les hautes températures qui ont des effets négatifs sur les cultures, mais également les températures basses qui peuvent engendrer des pertes énormes notamment pour les semis précoces (Al-Khatib et Paulsen, 1984 ; Boer *et al.*, 1993 ; Mekhlouf *et al.*, 2006b ; Fuller *et al.*, 2007). L'abaissement brutal de la température, en dessous de 0°C, provoque de nombreuses perturbations au sein du végétal. Des dommages du gel sont observés au cours de certains stades végétatifs, du semis jusqu'à la floraison, quoique ce dernier stage végétatif est le plus sensible à ce type de stress (Barlow, 2015). Des températures inférieures ou égales à -5°C sont néfastes durant la phase germination-levée (Blouet *et al.*, 1984). Tant que l'ébauche d'épi n'est pas atteinte parce qu'elle est protégée par l'empilement des feuilles, les dégâts foliaires ont peu de conséquences sur le devenir de la culture et les effets des basses températures sont relativement moins importants (Benderradji, 2013).

Le blé commence à souffrir dès l'anthèse, le gel induit une stérilité partielle des fleurs ou même une stérilité complète entraînant ainsi une réduction du nombre de grains et du rendement final (Al-Issawi *et al.*, 2012). Abbassenne *et al.* (1997) ont remarqué que les chutes de fertilité des épis des semis très précoces sont dues aux dégâts de gel des épis au cours du stade

gonflement et que ceci est d'autant plus marqué que la variété est précoce à la montaison. Des pertes de rendement de 10% surviennent fréquemment, toutefois des pertes supérieures à 85% ont également été observés dans certaines saisons (Paulsen et Heyne, 1983 ; Boer *et al.*, 1993). Pour réduire les risques de baisse de rendement en grains liés aux effets du gel tardif, la tolérance aux basses températures est recherchée (Mekhlouf *et al.*, 2001 ; Annichiarico *et al.*, 2005).

4.2. ADAPTATION AUX STRESS ABIOTIQUES

4.2.1. ADAPTATION AU STRESS HYDRIQUE

En amélioration des plantes, une meilleure compréhension des mécanismes morphologiques et physiologiques de tolérance au stress hydrique est nécessaire pour sélectionner ou créer des variétés productives sous des conditions de déficit en eau. Fukai et Cooper (1995) ont défini la tolérance au manque d'eau comme les mécanismes par lesquels les plantes tolérantes maintiennent les processus métaboliques, même avec un faible potentiel hydrique. La réponse des plantes au stress hydrique dépend de plusieurs facteurs tels que le stade de développement, la sévérité et la durée de stress, et du matériel génétique ciblé (Chaves *et al.*, 2002 ; Reynolds, 2006 ; Beltrano et Ronco, 2008 ; Jaleel *et al.*, 2009). Le déficit en eau est caractérisé par la réduction de la teneur en eau des organes, la fermeture des stomates, le ralentissement de la croissance et de la division cellulaire.

Les processus physiologiques et biochimiques de la plante, comme la photosynthèse, la respiration, la translocation et l'absorption ionique sont aussi affectés (Figure 4, Barnabás *et al.*, 2008 ; Jaleel *et al.*, 2009). En outre, plusieurs caractères morphologiques comme la longueur des racines, le nombre d'épis par m², le nombre de grains par épi, le nombre de talles fertiles par plant, le poids de 1000 grains, la longueur du pédoncule, le poids des épis, le poids de la tige, la longueur des barbes et le poids du grain, extériorisent l'impact du manque d'eau sous forme de réduction (Passioura, 1977 ; Levitt, 1980 ; Kramer, 1983 ; Moustafa *et al.*, 1996 ; Plaut *et al.*, 2004 ; Blum, 2005). Les plantes réagissent au manque d'eau par une multitude de changements adaptatifs complexes, d'ordre morphologiques et physiologiques voire moléculaires (Chaves *et al.*, 2002).

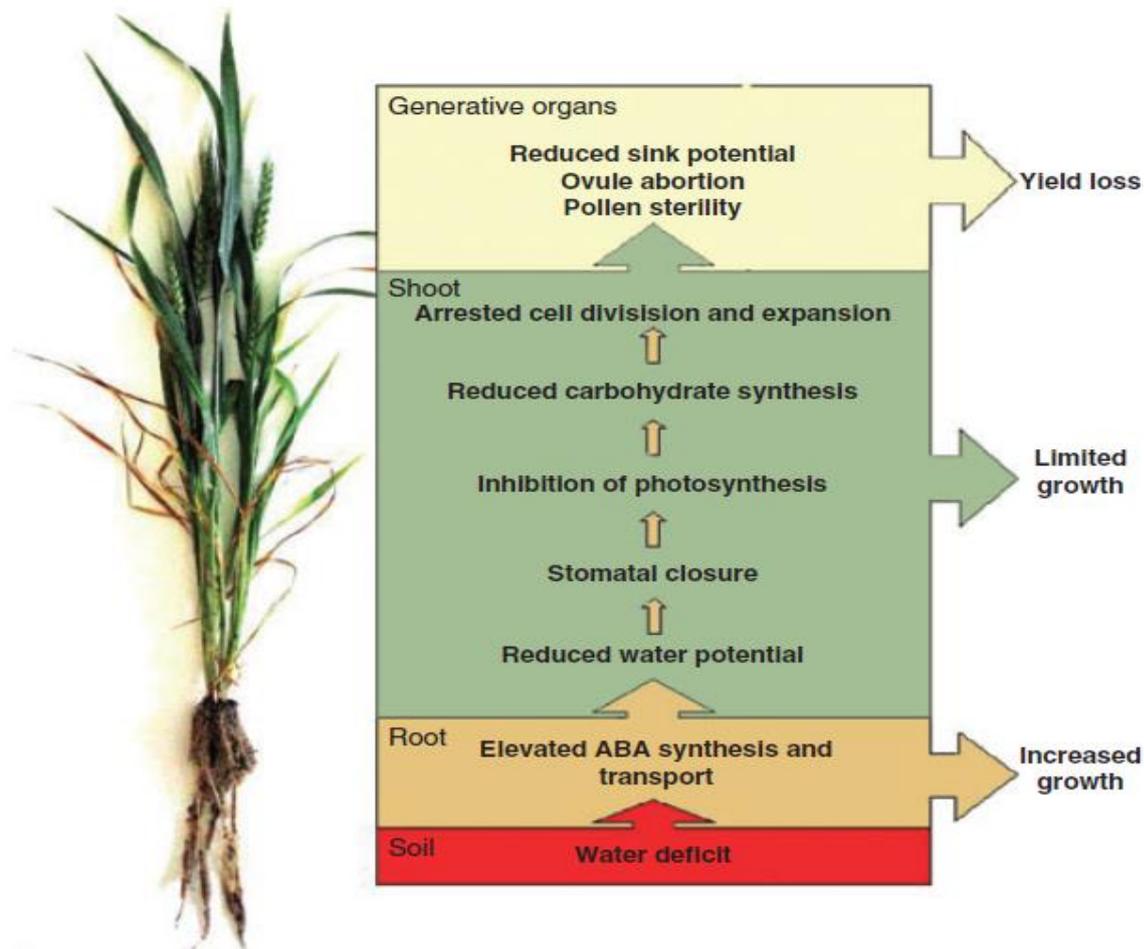


Figure 4. Effets du stress hydrique sur blé tendre et réponses adaptatives (Barnabás *et al.*, 2008).

L'adaptation à la sécheresse prend trois formes distinctes (Turner, 1993 ; Saadalla, 2008) :

- **Evitement de la déshydratation des tissus**

Cette caractéristique prend forme grâce au maintien d'un état hydrique interne satisfaisant. Cet état permet à la plante de continuer ses activités métaboliques sans être fortement perturbée par le milieu extérieur qui peut être très stressant (Levitt, 1980). L'évitement de la déshydratation des tissus a lieu suite à la capacité de la plante d'avoir accès à plus d'humidité du sol parce qu'elle dispose d'un système racinaire apte à se développer plus en profondeur (Jackson *et al.*, 2000). Les changements de l'architecture de la plante, pour minimiser les pertes d'eau, comme l'enroulement des feuilles ou le contrôle plus efficace de l'ouverture des stomates, l'accumulation des solutés compatibles intervenant dans l'ajustement stomatique ainsi que la réduction de la charge de l'énergie lumineuse concourent à cette stratégie (Larcher, 2000 ; Mitra, 2001).

- **Esquive ou échappement**

C'est la situation où la plante grâce à un rythme de développement spécifique, réussit à s'harmoniser à l'environnement de production, en échappant partiellement ou complètement au stress (Belhassen *et al.*, 1995). Cette stratégie est surtout basée sur la modulation de la durée du cycle de sorte qu'il échappe au pic d'avènement du stress ciblé. Cette stratégie est efficace vis-à-vis des stress qui sont plus réguliers en termes de périodes d'avènement mais elle l'est moins pour les stress de nature intermittente.

- **Tolérance**

Cette caractéristique représente la capacité de la plante à maintenir les activités métaboliques avec un potentiel hydrique bas, ceci grâce à l'ajustement osmotique (Morgan, 1984), à la rigidité des parois cellulaires ou la réduction de la taille des cellules pour maintenir la turgescence (Wilson *et al.*, 1980). Les mécanismes par lesquels la tolérance ou résistance est achevée diffèrent selon les espèces végétales et la nature du stress (Foulkes *et al.*, 2007). Du point de vue sélection, la tolérance est considérée comme plus bénéfique que l'échappement ou l'évitement, parce qu'elle s'exprime sous toutes les conditions (Saadalla, 2008).

L'impact du stress hydrique sur la plante se manifeste par des changements des caractéristiques de l'architecture qui sont très variables. Parmi ces changements on note le dépôt de la cire sur le limbe et la gaine foliaires, l'enroulement des feuilles, notamment la feuille étendard et le changement de son inclinaison vis-à-vis des rayons solaires incidents, le maintien d'une surface foliaire photosynthétiquement active plus longtemps grâce à une stabilité plus accrue de la chlorophylle. La cire cuticulaire est avantageuse dans l'adaptation des plantes à la sécheresse. Elle réduit la perte d'eau, ce qui permet le maintien d'un potentiel hydrique foliaire élevé, suite à l'augmentation de la réémission d'une part importante du rayonnement solaire reçu et la réduction de la perméabilité de la cuticule aux pertes d'eau par transpiration.

La modification du degré d'inclinaison du limbe de la feuille étendard parallèlement au rayonnement solaire incident et/ou son enroulement sont une réponse au déficit hydrique chez les espèces de céréales. Ces changements morphologiques gèrent efficacement la charge du rayonnement incident sur les feuilles (Boyer, 1996) ce qui amène par conséquent une réduction de 50 à 70% de la transpiration foliaire (Gusta et Chen, 1987).

Pour économiser l'eau, la plante programme le dessèchement des feuilles âgées et la réduction de la surface foliaire verte même si la sénescence précoce des feuilles réduit fortement l'activité photosynthétique de la plante. Les cultivars tolérants maintiennent une activité photosynthétique raisonnable sous contrainte hydrique comparativement à des génotypes qui évitent ou échappent de ce phénomène. Foulkes *et al.* (2007) ont rapporté que la durée de vie de la feuille étendard présente une corrélation significative avec le rendement sous stress hydrique.

La présence de longues barbes est un avantage sous conditions de contraintes hydrique et thermique. Grâce à leur surface de contact élevée avec l'air ambiant, elles assurent une meilleure ventilation de l'épi et une meilleure utilisation de l'eau. Cette caractéristique est suggérée comme critère de sélection des variétés de blés tolérantes à la sécheresse (Blum, 1986 ; Weyhrich *et al.*, 1994).

La modulation de la capacité de tallage herbacé est une caractéristique de tolérance chez le blé. Le potentiel des talles émises est généralement de loin plus élevée que le nombre d'épis qui survivent et produisent le grain. De ce fait, certaines variétés réduisent l'émission des talles herbacées pour économiser l'eau disponible et l'utiliser pour produire du grain. Ainsi sous stress hydrique, Keim et Kronstand (1981) rapportent une réduction allant jusqu'à 55% du nombre de talles herbacées émises chez certaines variétés de blé tendre.

Quoique généralement le système racinaire des céréales soit de type fasciculé, se développant en surface, les résultats de certaines recherches montrent que les variétés qui tolèrent mieux la sécheresse possèdent la capacité de produire un système racinaire en profondeur. Ce type de système racinaire s'avère efficace dans la recherche d'une humidité résiduelle localisée dans les horizons profonds et qui serait utile pour faire un rendement acceptable comparativement au rendement nul observé en cas de sinistre (Blum, 1996). Ce type de variétés, lors de la répartition des produits de la photosynthèse, redirige plus d'assimilats vers les racines que vers la partie aérienne, se distinguant ainsi par un ratio racines/tiges plus élevé que celui qui caractérise les variétés sensibles. Narayan (1991) observe un meilleur enracinement sous stress hydrique chez les céréales, cependant le système racinaire des variétés tolérantes est profond que celui des variétés sensibles.

Sur le plan physiologique, l'impact des stress hydrique et thermique prend diverses formes, dont entre autres l'accumulation des osmolytes compatibles, la régulation des

mouvements stomatiques, la dissipation de l'excès d'énergie lumineuse sous forme de fluorescence et le transfert des assimilats stockés dans les parties végétatives vers le grain. Ainsi le taux des acides aminés libres comme la proline augmente avec la sévérité du stress hydrique. Hale et Orcutt (1987) expliquent cette accumulation par des dommages dans les fonctions métaboliques des plantes stressées, qui ne peuvent utiliser l'azote et le stock sous cette forme moins nocive pour une plante stressée. Certains chercheurs expliquent que la proline joue un rôle de protection des systèmes membranaires (Boyer, 1996). Ainsi Li *et al.* (1992) mentionnent que les différences de capacité d'osmorégulation sont liées à la capacité d'accumuler des solutés compatibles tels que le potassium, les sucres solubles, les acides aminés, le calcium, le magnésium, et la proline. L'ajustement osmotique est le mécanisme le plus rapporté chez les variétés de céréales tolérantes aux stress. Ce mécanisme est associé positivement au rendement sous stress hydrique et thermique (Li *et al.*, 1992).

Sous stress hydrique et thermique, les variétés de blé régulent différenciellement l'ouverture de leurs stomates pour minimiser la perte d'eau par transpiration. Une variabilité importante existe pour cette caractéristique entre variétés tolérantes, économes en eau, et les variétés sensibles, dépensières en eau. Ainsi Shimshi *et al.* (1982) ont comparé la réponse stomatique au stress hydrique chez plusieurs espèces de *Triticum*. Ils ont constaté que les stomates de ces espèces réagissent différemment. Les stomates de certaines variétés sont ouverts 2 jours après la suppression du stress alors que chez d'autres variétés l'ouverture n'est complète que 5 jours après la reprise de l'irrigation. Les mouvements stomatiques, s'ils affectent la sortie de la vapeur d'eau, ils gênent, en contrepartie, l'entrée du CO₂ et limitent de ce fait l'activité photosynthétique de la plante et son rendement globale. L'activité photosynthétique est aussi perturbée par les excès d'énergie lumineuse qui causent des dommages aux membranes thylacoïdales. Les variétés tolérantes dissipent l'excès d'énergie lumineuse sous forme de fluorescence, réduisant ainsi les dommages des membranes thylacoïdales et maintenant l'activité photosynthétique (Chaves, 2003 ; Shah et Paulsen, 2003).

Au cours de la phase de remplissage du grain, les stress hydrique et thermique accélèrent le dessèchement du limbe de la feuille étandard, annulant l'activité photosynthétique de ce dernier et réduisant l'accumulation des assimilats destinés à remplir le grain. Les variétés tolérantes font appel aux assimilats produits avant l'anthèse et qui sont stockés dans les parties végétatives notamment le dernier entre-nœud et le col de l'épi, pour remplir le grain. Ainsi Palta *et al.* (1994) rapportent une réduction de l'assimilation nette de 57%, accompagnée d'une

augmentation de 36% des réserves produites avant l'anthèse, stockées dans la tige et qui sont transférées vers le grain du blé tendre au cours du remplissage.

5. SELECTION POUR LA TOLERANCE ET LA PERFORMANCE

Le développement et la sélection de variétés performantes et adaptées aux conditions pédoclimatiques des zones semi-arides est une importante préoccupation dans le domaine de la sélection (Fischer et Maurer, 1978 ; Kadi *et al.*, 2010 ; Benmahammed *et al.*, 2010 ; Adjabi *et al.*, 2014 ; Fellahi *et al.*, 2015). La complexité des mécanismes qui semblent conditionner la tolérance aux stress et la diversité des caractères qui semblent liés à ces mécanismes, rendent difficile la sélection pour cette double caractéristique (Reynolds *et al.*, 2005 ; Bensemane *et al.*, 2011). De plus, c'est, le plus souvent, la réponse à plusieurs contraintes combinées qui est mesurée et non l'effet d'un stress ciblé (Blum, 1988 ; Oulmi *et al.*, 2014). La variation du rendement en grains en réponse à la contrainte hydrique est rapportée dans de nombreux travaux où les mesures sont réalisées en termes de performances en présence et en absence de la contrainte hydrique. Cette approche permet de mesurer simultanément le potentiel de performance de rendement et le degré de résilience vis-à-vis de la contrainte hydrique (Clarke *et al.*, 1992 ; Benmahammed *et al.*, 2010).

Les caractères associés à la tolérance à la contrainte hydrique sont fugaces et insaisissables, selon la nature et l'intensité de la contrainte. Ceci explique les difficultés liées à l'utilisation de la génétique classique pour comprendre la transmission héréditaire de ces caractères (Blum, 1988). Plusieurs caractères impliqués dans la tolérance à la contrainte hydrique, comme l'indice de susceptibilité à la sécheresse, le potentiel hydrique foliaire, la température du couvert végétale, la teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle, l'intégrité cellulaire et l'efficacité d'utilisation de l'eau sont utilisés pour cribler des lignées en ségrégations. Il est important de connaître ceux qui sont plus ou moins associés à la tolérance, si l'on veut faire un progrès génétique significatif (Blum, 1988). Ces caractères ne peuvent avoir de valeur pour le sélectionneur que s'ils répondent à certaines conditions. Ils doivent présenter suffisamment de variabilité génétique, à l'intérieure des populations criblées. Ils doivent présenter une corrélation significative avec le rendement en présence comme en absence de la contrainte hydrique. Le criblage sur la base de ces caractères doit être rapide, fiable, et peu coûteux. Les caractères, qui sont rapportés dans la littérature, comme étant plus ou moins liés à la tolérance de la contrainte hydrique, sont nombreux (Reynolds *et al.*, 2005 ; Reynolds et Langridge, 2016). Ludlow et Muchow (1990) font remarquer que tous ces caractères n'ont pas

été évalués de manière critique pour valider leur utilisation comme critères, simple ou associés, de sélection de la tolérance à la contrainte hydrique.

6. APTITUDES A LA COMBINAISON, HERITABILITE ET MODES D'ACTION DES GENES

Le concept des aptitudes à la combinaison, formulé par Sprague et Tatum (1942), apporte des éléments très précis quant à la qualité de la transmission des caractères d'un parent à sa descendance. L'aptitude générale à la combinaison (AGC) est un effet principal due à la variance additive et la variance de l'interaction additive x additive. Elle représente la performance moyenne d'un génotype dans une série de croisements, estimée à partir des performances des F₁ ou F₂. L'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) désigne la déviation de la performance prévue de l'hybride sur la base de l'aptitude générale à la combinaison des parents. Elle est due, par contre, à la variance de dominance, les variances des interactions additive x dominance et dominance x dominance (Griffing, 1956).

L'estimation des variances dues à l'AGC et à l'ASC fournit un diagnostic approprié du rôle prédominant des variances additives ou non-additives dans l'action génique des populations en ségrégations (Hallauer et Miranda, 1988). Le rapport de l'effet additif à l'effet non-additif des gènes est à prendre en considération afin de décider de la prédominance du type de la variabilité génétique pour un caractère donné. Si le rapport est supérieur à l'unité, ceci indique le rôle majeur de la variance additive dans le contrôle de l'expression d'un caractère, alors que s'il est inférieur, il indique l'importance de la variance non-additive (Gardner, 1963). L'action des gènes est donc déterminante dans le choix de la méthodologie de sélection à employer pour développer de nouveaux génotypes.

Le dispositif Lignée x Testeur est largement employé, dans les programmes de sélection, pour fournir des informations sur les effets géniques, l'estimation des variances des aptitudes à la combinaison ainsi que l'héritabilité des caractères analysés chez les populations étudiées (Fellahi, 2013). L'étude des aptitudes à la combinaison est nécessaire pour développer des génotypes sur la base des performances des lignées parentales et pour connaître le type d'action des gènes impliqués dans le contrôle génétique des caractères analysés.

L'efficacité de sélection pour un caractère particulier dans une population dépend en grande partie des facteurs génétiques et non-génétiques affectant l'expression phénotypique. L'héritabilité est un paramètre typique de sélection (Fellahi *et al.*, 2013b). La sélection simple

par plant au cours des générations précoces est plus efficace pour les caractères à héritabilité élevée. L'héritabilité au sens large est déterminée par le rapport de la variance génétique totale, qui est la somme des variances additive, de dominance et épistatique, à la variance phénotypique. Par contre l'héritabilité au sens étroit est déduite par le ratio de la variance additive sur la variance phénotypique (Acquaah, 2009). L'héritabilité au sens étroit est plus fiable et plus importante pour les programmes de sélection, parce qu'elle mesure l'importance relative de la partie additive de la variance génétique, qui est transmissible à la descendance. Les estimations de l'héritabilité donnent une indication de la réponse attendue de la sélection dans les populations en ségrégation (Brown *et al.*, 2014).

Des résultats contradictoires sont rapportés dans la littérature en ce qui concerne la nature des effets géniques et de l'héritabilité du rendement en grains et de ses composantes. Ceci est dû essentiellement au type du matériel génétique utilisé, sa diversité ainsi que les conditions dans lesquelles l'expérimentation est conduite (Fellahi *et al.*, 2016). A titre d'exemple, Saad *et al.* (2010), Zare-kohan et Heidari (2012), Rashid *et al.* (2012), Nazir *et al.* (2014) mentionnent la présence d'effets géniques de nature additive pour le rendement en grains chez le blé tendre. Par contre, Fellahi *et al.* (2013a), Yao *et al.* (2014), İstipliler *et al.* (2015) et Hei *et al.* (2016) rapportent la présence des effets de dominance. En outre, Novoselovic *et al.* (2004), Sarker *et al.* (2007) et Abbasi *et al.* (2014) mentionnent l'importance de l'épistasie dans le contrôle de l'hérédité de ce caractère.

7. VERNALISATION, PHOTOPERIODE, PRECOCITE ET ADAPTATION DU BLE TENDRE

Le rendement final du blé tendre est déterminé non seulement par les gènes qui contrôlent directement le rendement et ses composantes, mais aussi par les gènes qui confèrent la tolérance / résistance aux divers stress biotiques et abiotiques (Slafer, 2003). L'augmentation de la production du blé tendre, de part le monde, a été obtenue grâce à une modification du développement de la plante pour la rendre mieux adaptée à la diversité des conditions de croissance auxquelles elle est soumise (Gororo *et al.*, 2001). La sélection pour la productivité et surtout l'adaptabilité de blé aux conditions de développement environnementales nécessite des ajustements à la durée du cycle de vie pour atteindre certains stades végétatifs critiques comme la floraison et/ou la maturité (Ortiz-Ferrara *et al.*, 1995 ; Cockram *et al.*, 2007). Ceci n'est achevé que par la combinaison de gènes qui contrôlent directement le rendement et ses composantes, et ceux qui contrôlent la croissance et les phases de développement de la plante (Slafer, 2003).

L'épiaison et/ou la floraison sont des stades végétatifs repères clés qui déterminent l'adaptation de la plante aux différents stimuli environnementaux et influencent largement la croissance et la performance (Law et Worland, 1997). Le passage du blé tendre de la phase végétative à la phase reproductive est un phénomène complexe à variation continue. La phase de développement pré-anthèse est contrôlée principalement par la réponse à la vernalisation, à la photopériode et à la précocité *per se*. Ces mécanismes sont sous contrôle des gènes *Vrn*, *Ppd* et *Eps* (Košner et Pánková, 1998 ; Herndl *et al.*, 2008). Ces gènes, ainsi que leur interaction avec la température agissent ensemble pour déterminer la date de floraison qui souvent conditionne l'adaptation et la performance de rendement d'un génotype dans un milieu donné (Worland, 1996 ; Worland *et al.*, 1998 ; Gororo *et al.*, 2001 ; Iqbal *et al.*, 2007a).

Les gènes de photopériode et de vernalisation accélèrent ou retardent la floraison en réponse à des stimuli environnementaux, afin d'assurer l'initiation florale sous températures optimales (Law et Worland, 1997). Dans les régions nordiques, à hautes latitudes, les gènes de vernalisation retardent l'initiation florale chez les blés d'hiver en protégeant les organes floraux des températures basses. De même, dans les régions chaudes, les gènes insensibles à la photopériode accélèrent l'initiation florale avec l'augmentation de la durée du jour à la fin d'hiver et au début du printemps pour assurer l'achèvement de la phase de reproduction avant que le stress des températures élevées ne s'installe (Kamran *et al.*, 2014). Le système génétique *Vrn* contrôle chez le blé tendre environ 70-75% de la variabilité génétique de la date d'épiaison, les gènes *Ppd* contribuent pour environ 20-25% et les gènes *Eps* contribuent pour 5% (Stelmakh, 1998). Les gènes qui influencent la floraison sont répartis sur tous les chromosomes constitutifs du génome (Law et Worland, 1997), et les gènes conférant les réponses à la vernalisation, à la photopériode, et à la précocité sont localisés sur chacun des trois chromosomes homéologues d'un groupe (Worland et Snape, 2001).

7.1. REPONSE A LA VERNALISATION

Les gènes de vernalisation déterminent le type de croissance « growth habits » et divisent les blés en deux groupes distincts, hivers et printemps. Les blés d'hiver ont des besoins en froid plus importants pour passer de la phase végétative à la phase reproductive. Selon Porter et Gawith (1999), la vernalisation peut être satisfaite dans la marge des -1.3 à 15.7°C. Les blés de printemps, par contre, n'ont pas une telle exigence de besoin en froid. Cependant les cultivars de type printemps fleurissent relativement tôt lorsqu'ils sont exposés à des températures basses (Levy et Peterson, 1972 ; Jedel *et al.*, 1986 ; Iqbal *et al.*, 2006).

Les différences génétiques des exigences de vernalisation sont principalement causées par les variations alléliques aux loci *Vrn-1*, *Vrn-2*, *Vrn-3* et *Vrn-4* (Flood et Halloran, 1986 ; Distelfeld *et al.*, 2009a ; Allard *et al.*, 2012). Les blés de printemps et les blés facultatifs portent un ou plusieurs allèles dominants aux loci *Vrn-1*, *Vrn-3* ou *Vrn-4*, qui confèrent une insensibilité ou une sensibilité partielle au traitement par le froid. Cependant les blés d'hiver, possèdent un ou deux allèles dominants au locus *Vrn-2*, et des allèles récessifs aux trois autres loci (Kamran *et al.*, 2014).

Les séries des gènes *Vrn-1* ont trois gènes orthologues (*Vrn-A1*, *Vrn-B1* et *Vrn-D1*) situés sur les chromosomes 5A, 5B et 5D, respectivement (Pugsley, 1971 ; Law *et al.*, 1976 ; Dubcovsky *et al.*, 1998 ; Fu *et al.*, 2005). Parmi les gènes de la série *Vrn-2*, on trouve *Vrn-A2* et *Vrn-B2* qui ont été caractérisés chez les blés diploïdes et tétraploïdes (Yan *et al.*, 2004a ; Distelfeld *et al.*, 2009b). Les séries *Vrn-3* comprennent chez le blé hexaploïde les loci *Vrn-A3*, *Vrn-B3* et *Vrn-D3* (Yoshida *et al.*, 2010). *Vrn-B3* (précédemment connu sous le nom *Vrn-5* ou *Vrn-D4* ; McIntosh *et al.*, 2014) a été cartographié sur le chromosome 7B (Yan *et al.*, 2006), alors que *Vrn-A3* et *Vrn-D3* sur les chromosomes 7A et 7D, respectivement (Bonnin *et al.*, 2008). Contrairement aux trois premières séries de gènes *Vrn*, des informations limitées sont disponibles pour les séries *Vrn-4*. Jusqu'à présent, un seul allèle au locus *Vrn-4* a été décrit. Cet allèle, cartographié sur le chromosome 5D par Kato *et al.* (2003), a été désigné *Vrn-D4* (précédemment connu sous le *Vrn-4* ou *Vrn-D5*). Il a marqué sa présence chez plusieurs variétés populations locales de blé « landraces » provenant de différentes régions géographiques du monde (Iwaki *et al.*, 2000, 2001).

La sensibilité ou l'insensibilité de blé tendre à la vernalisation est contrôlée par des allèles situés aux différents loci majeurs, principalement dans les familles *Vrn-A1*, *Vrn-B1* et *Vrn-D1* (Pugsley, 1971 ; 1972 ; Law *et al.*, 1976 ; Galiba *et al.*, 1995 ; Worland, 1996 ; Barrett *et al.*, 2002 ; Yan *et al.*, 2003). Le ratio allèles dominants / allèles récessifs des gènes *Vrn* présents dans les trois génomes de blé tendre permet de distinguer les génotypes de type hiver (allèles récessifs), printemps (allèles dominants), ou facultatifs (diverses combinaisons d'allèles dominants et récessifs) (Kiss *et al.*, 2014). De nombreux polymorphismes ont été découverts et décrits (*Vrn-A1a*, *Vrn-A1b*, *vrn-A1c*, *Vrn-A1d* et *Vrn-A1e*) dans les régions promotrices, exons et introns du gène *Vrn-A1*, qui comprend des duplications et des suppressions.

Les allèles *Vrn-A1a* et *Vrn-A1b* sont associés à l'haplotype dominant de l'allèle *Vrn-A1*, alors que *vrn-A1c* est lié à l'haplotype récessif (Sherman *et al.*, 2004). À ce jour, la corrélation

entre les allèles *Vrn-A1d* et *Vrn-A1e*, et la croissance de type printemps (dominant) n'a pas été prouvé expérimentalement (Yan *et al.*, 2004b ; Fu *et al.*, 2005). Cependant, moins de polymorphismes ont été illustrés pour les gènes *Vrn-B1* (*Vrn-B1a*, *Vrn-B1b* et *Vrn-B1c*) et *Vrn-D1* (*Vrn-D1a*, *Vrn-D1b* et *Vrn-D1s*). L'allèle dominant *Vrn-A1a* exhibe l'effet génétique le plus prononcée dans le développement des cultivars de type printemps. Les plantes portant cet allèle ne nécessitent pas un traitement de froid pour passer de la phase végétative à la phase reproductive (Kiss *et al.*, 2014).

7.2. REPONSE A LA PHOTOPERIODE

La réponse à la photopériode est le deuxième système génétique qui détermine le début et la durée de la période de floraison, et donc l'adaptation des blés aux différentes conditions agro-climatiques. Une variété insensible à la photopériode peut passer immédiatement à la phase reproductive lorsque la température s'élève au printemps, alors qu'une variété sensible à la photopériode reste en phase végétative jusqu'à l'augmentation de la durée du jour pour satisfaire son exigence en photopériode (Worland et Snape, 2001). La sensibilité à la photopériode est contrôlée génétiquement, chez le blé tendre, par les variations alléliques aux *Ppd-A1*, *Ppd-B1* et *Ppd-D1* (anciennement nommés *Ppd-3*, *Ppd-2* et *Ppd-1*), situés sur les chromosomes homologues 2A, 2B et 2D, respectivement (Law *et al.*, 1978 ; Scarth et Law, 1983 ; Börner *et al.*, 1993 ; Worland *et al.*, 1998 ; Shitsukawa *et al.*, 2007). Conformément au système des gènes *Vrn* (sauf *Vrn-2*), les allèles dominants aux loci *Ppd* confèrent l'insensibilité à la longueur de la durée du jour, tandis que la présence d'allèles récessifs contrôle la sensible à ce stimulus (Dyck *et al.*, 2004). Les études génétiques ont montré que le gène *Ppd-D1* est le plus effectif vis-à-vis de l'insensibilité à la photopériode, suivi par les gènes *Ppd-B1* et *Ppd-A1*, respectivement (Worland, 1996). Un nouveau gène désigné par *Ppd-B2* a été récemment cartographié sur le chromosome 7Bs (Khlestkina *et al.*, 2009). Ce gène accélère la floraison seulement en jours longs contrairement aux gènes *Ppd-A1* qui induisent une floraison précoce, indépendamment de la longueur du jour.

Du point de vue polymorphisme fonctionnel, peu d'informations sont disponibles sur le gène *Ppd-A1*. Seuls quelques polymorphismes ont été détectés jusqu'à présent, mais aucun d'entre eux n'est fonctionnel (Beales *et al.*, 2007). Plus d'informations sont, par contre, disponibles sur les polymorphismes fonctionnels des gènes *Ppd-B1* (*Ppd-B1a* et *Ppd-B1b*) et *Ppd-D1* (*Ppd-D1a* et *Ppd-D1b*) (Beales *et al.*, 2007 ; Blake *et al.*, 2009 ; Díaz *et al.*, 2012 ; Nishida *et al.*, 2013). Les allèles insensibles à la photopériode sont désignés par le suffixe « a »

» alors que ceux qui sont sensibles sont suivis par le suffixe « b ». De ce fait, *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a* et *Ppd-A1a* indiquent l'insensibilité, tandis que *Ppd-D1b*, *Ppd-B1b* et *Ppd-A1b* indiquent que ces allèles sont sensibles aux trois loci (McIntosh *et al.*, 2014).

L'accélération de la floraison par la présence d'allèles insensibles à la photopériode a été rapportée dans plusieurs études. Kamran *et al.* (2013) a rapporté, en présence de *Ppd-D1a*, un avancement de la floraison du blé de printemps par 5.8 et 6.1 jours sous serre et au champ, respectivement. Foulkes *et al.* (2004) ont rapporté que l'allèle *Ppd-D1a* a provoqué une floraison précoce de 9 à 12 jours chez des lignées iso-géniques (NILs) de blé d'hiver. La photopériode affecte à la fois les phases végétatives et reproductives de blé (Miralles et Richards, 2000). Slafer *et al.* (1996) ont suggéré que l'extension de la phase d'élongation de la tige pourrait augmenter la croissance de l'épi, conduisant à un rendement en grains meilleur. A l'anthèse, les épillets fertiles et le poids sec de l'épi augmentent avec l'allongement de la phase finale de reproduction, probablement en raison d'une forte affectation d'assimilats à l'épi par rapport à la tige (Gonzalez *et al.*, 2003). Miralles *et al.* (2000) ont rapporté qu'une meilleure fertilité des épillets est associée à une longue durée de la phase finale de reproduction dans des conditions de croissance contrôlées. Les effets des gènes *Ppd* sur le rendement de blé tendre varient en fonction du fond génétique des génotypes testés et des conditions de développement.

7.3. EFFETS DES GENES *EPS* ET *RHT*

La troisième classe de gènes contrôlant le temps de floraison est la précocité *per se* ou proprement dite « *Earliness per se* » (Laurie *et al.*, 2004 ; Cockram *et al.*, 2007 ; Shitsukawa *et al.*, 2007 ; Lewis *et al.*, 2008). Les gènes *Eps* de précocité sont soupçonnés d'influencer la floraison et la maturité du blé indépendamment des gènes de vernalisation *Vrn* et de la photopériode *Ppd* (Worland, 1996 ; Bullrich *et al.*, 2002 ; Lewis *et al.*, 2008 ; Kamran *et al.*, 2014 ; Zikhali *et al.*, 2014). Ces gènes jouent un rôle important pour une large adaptation de blé à différentes conditions environnementales. Les gènes *Eps* contrôlent la floraison lorsque les exigences de vernalisation et de photopériode sont satisfaites (Appendino *et al.*, 2003 ; van Beem *et al.*, 2005). Dans les programmes d'amélioration du blé, déterminer le rôle joué par les gènes *Eps* dans chaque phase de développement peut permettre aux sélectionneurs de mieux contrôler l'épiaison (Griffiths *et al.*, 2009) et d'augmenter le rendement dans les différents environnements (Lewis *et al.*, 2008). En raison de leurs effets relativement faibles sur blé, les gènes *Eps* ont été précédemment cartographiés uniquement comme des *QTL* (*Quantitative Trait Loci*) (Miura *et al.*, 1999). Cependant, certains gènes ont été déterminés avec plus de précision

ces dernières années à l'aide de lignées iso-géniques, comme les gènes *Eps-A^m1* et *Eps-3A^m* clonés chez *T. monococcum*. Ces gènes sont impliqués dans la détermination du nombre d'épillets ainsi que le nombre de grains par épi en plus de leurs rôles de régulateurs de la date d'épiaison (Bullrich *et al.*, 2002 ; Lewis *et al.*, 2008 ; Gawroński *et al.*, 2014). Cependant, peu d'informations sur l'identité des gènes *EPS* et le mécanisme de contrôle sont actuellement disponibles sur le blé hexaploïde (Zikhali et Griffiths, 2015). Zikhali *et al.* (2015) ont décrit par cartographie fine le premier gène *Eps-D1* sur blé tendre, initialement identifié en utilisant des populations haploïdes doublées (Griffiths *et al.*, 2009) et validé ensuite sur des lignées iso-géniques (Zikhali *et al.*, 2014).

En plus des gènes *Vrn*, *Ppd* et *Eps*, différentes études ont rapporté un effet significatif des gènes de réduction de la hauteur ou de nanisme *Rht* sur le temps de floraison et sur le rendement et ses composantes (Gale et Youssefian, 1985 ; Rebetzke et Richards, 2000 ; Rebetzke *et al.*, 2011 ; Wilhelm *et al.*, 2013 ; Alghabari *et al.*, 2014 ; Chen *et al.*, 2014 ; Lu *et al.*, 2015 ; Wang *et al.*, 2015). Jusqu'à présent, plus de 20 gènes *Rht* ont été identifiés chez le blé (*Rht-1* sur le chromosome 4BS, *Rht-2* sur 4DS, *Rht7* sur 2AS, *Rht4* sur 2BL, *Rht8* sur 2DS, *Rht5* sur 3BS, *Rht12* sur 5AL, *Rht23* sur 5DL, et *Rht9* et *Rht13* sur 7BS (Gale *et al.*, 1985 ; Börner *et al.*, 1997 ; Korzun *et al.*, 1998 ; Ellis *et al.*, 2004 ; Chen *et al.*, 2013 ; Daoura *et al.*, 2014 ; Chen *et al.*, 2014). Toutefois *Rht-B1b* (*Rht1*), *Rht-D1b* (*Rht2*) et *Rht8* sont les trois gènes les plus répandus dans les programmes d'amélioration de blé (Worland *et al.*, 1998 ; Zhang *et al.*, 2006 ; McIntosh, 2014 ; Chen *et al.*, 2014). Les allèles *Rht-B1b* et *Rht-D1b* peuvent augmenter le rendement de 6.1% à 14.1%, respectivement ; *Rht-B1b* produit évidemment plus des talles fertiles, menant à un rendement par plante meilleur (Sial *et al.*, 2002).

8. UTILISATION DES MARQUEURS MOLECULAIRES DANS LE SCHEMA DE SELECTION

En sélection classique, chaque lignée est examinée à travers son phénotype, qui est la résultante de l'expression des gènes influencés par le milieu où ils s'expriment. Ces observations se faisant dans des conditions d'interaction entre le génotype et le milieu, il est important pour le sélectionneur de connaître la part génétique de celle du milieu dans l'expression du phénotype du caractère étudié (Moulet *et al.*, 2008). Durant ces dernières années, de nombreux marqueurs moléculaires ont été développés pour le blé tendre permettant ainsi de valoriser les acquis sur les connaissances individuelles des gènes lors de leur intégration dans les schémas de sélection (Gupta *et al.*, 1999 ; Dreisigacker, 2012 ; Bekele et Bekele, 2014).

Les marqueurs moléculaires deviennent un outil essentiel dans les programmes de sélection de blé. Ils identifient et étiquettent les gènes d'intérêts, et améliorent la gestion et la manipulation de la variabilité génétique pour construire des génotypes cumulant des gènes favorables (Xu et Crouch, 2008). Grâce aux marqueurs nucléaires, il devient, en effet possible, d'une part, de mieux lire le génotype à travers le phénotype et, d'autre part, de contrôler les recombinaisons entre loci ciblés (Jones *et al.*, 1997 ; Bartels et Sunkar, 2005). Ceci est d'autant plus intéressant que les marqueurs moléculaires sont relativement peu influencés par l'environnement, contrairement aux marqueurs morphologiques et biochimiques. Ils sont aussi indépendants de l'organe mesuré ou analysé et du stade de développement du sujet concerné (Milee *et al.*, 2008).

Les marqueurs moléculaires permettent d'établir des cartes génétiques qui consistent à ordonner les marqueurs le long du génome. De telles cartes représentent une base pour identifier et localiser des gènes (pour les caractères à hérédité simple gouvernés par l'action d'un seul gène) et des QTL (pour les caractères quantitatifs gouvernés par l'action combinée de plusieurs gènes) d'intérêt agronomique (Moulet *et al.*, 2008 ; Dreisigacker, 2012). Une large gamme de marqueurs moléculaire est utilisée pour détecter le polymorphisme de l'ADN. L'utilisation des marqueurs de la première et la deuxième génération, comprenant les marqueurs RFLP (Botstein *et al.*, 1980), RAPD (Williams *et al.*, 1990), AFLP (Vos *et al.*, 1995), STS (Olsen *et al.*, 1989) et SSR (Akkaya *et al.*, 1992), a graduellement progressé à l'emploi des marqueurs de la troisième et la quatrième génération, incluant les marqueurs SNP (Jordan et Humphries, 1994), KASP (McCouch *et al.*, 2010), DArT (Jaccoud *et al.*, 2001) et GBS (Shendure et Ji, 2008) comme montré par plusieurs auteurs (Paux *et al.*, 2010, 2012 ; Mir *et al.*, 2013 ; Lateef, 2015).

Les SNP sont les marqueurs moléculaires les plus abondants dans le génome et la forme la plus courante de la variation génétique entre les individus. Un SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) est basée sur seule variation de nucléotide (A, T, G ou C) entre deux ou plusieurs séquences d'ADN (Angaji, 2009). La fréquence élevée de cette variation dans le génome et la faisabilité de sa détection par les techniques de séquençage permet l'identification d'un nombre énorme de SNPs. Ces variations portant sur une seule base se retrouvent aléatoirement environ toutes les 100 à 300 bases dans un génome. Vue cette densité élevée, les SNP's ont l'avantage, par rapport aux autres marqueurs, de révéler plus de polymorphisme pour un gène ciblé. La plupart des SNP se trouvent dans les parties non codantes des génomes et, dans ce cas, ce polymorphisme n'a pas d'implications fonctionnelles. Cependant, certaines de

ces mutations ponctuelles touchent les régions codantes (SNPc) et les régions régulatrices des gènes.

Les marqueurs SNPs ont récemment émergés parmi les nouvelles générations de marqueurs moléculaires pour diverses applications. Étant co-dominants, ils discriminent efficacement entre allèles homozygotes et hétérozygotes. Cette nouvelle génération de marqueurs est un outil puissant pour construire des cartes de liaison génétique « Genetic linkage map » et générer des QTL, à un coût relativement faible (Gupta *et al.*, 2001 ; Zou *et al.*, 2013). Les SNPs sont vus comme des marqueurs de choix du futur, particulièrement lorsque le séquençage du génome sera complété chez plusieurs espèces (Ganal *et al.*, 2009). Dans de nombreux pays, beaucoup de tentatives sont entreprises pour développer des SNPs à grande échelle chez le blé tendre, elles ont mené au développement de millions de SNPs, qui seront largement utilisés dans les programmes d'amélioration génétique par le biais de l'approche moléculaire (Lorenc *et al.*, 2012).

CHAPITRE II

ANALYSE GENETIQUE DE LA F_2 D'UN DIALLELE PARTIEL

ملخص

أجريت التجربة في الحقل التجريبي التابع للمعهد الوطني الجزائري للبحث الزراعي (INRAA)، وحدة البحث بسطيف، وذلك خلال الموسم الزراعي 2013/12 باستعمال مواد نباتية تتكون من 600 سلالة F₂ تنتمي الى 20 عشيرة و التي تم الحصول عليها عن طريق تهجينات بين 9 أنماط وراثية من القمح اللين (*Triticum aestivum* L.) باستعمال تحليل الهجن التبادلية الجزئي من نوع سلالة × كشاف. تهدف التجربة إلى وصف و تحديد القدرة الوراثية للأباء، تقدير آثار الفعل الجيني المسؤول على التعبير عن صفات أداء و تكيف القمح تحت الظروف شبه الجافة. أظهرت النتائج وجود تباين وراثي كبير لدى كل من الآباء وضمن عشائر الـ F₂ لغالبية المتغيرات المدروسة. و لا نمط وراثي أبوي، سواء سلالة أو كشاف، يظهر أفضل القيم لجميع الصفات المقاسة. كشف تحليل القدرة على التآلف على وجود تباينات كبيرة في قيم القدرات العامة و الخاصة على التآلف لعدة متغيرات. كما أظهرت دراسة الارتباط بين الـ AGC و القيم المتوسطة الأبوية بروز عدد السنابل، وزنها و وزن النبات كمؤشرات لقيم محصول حبي عالية. أظهر التحليل الجيني أن معظم الصفات المدروسة تخضع الى تأثير الفعل الجيني السيادة مع توزع غير متمائل للجينات السائدة و المتنحية عند الآباء. تشير القيم المنخفضة لمعامل درجة التوريث بمفهومها الضيق الى تعقد النظام الوراثي المسؤول على التعبير على هذه الصفات.

كلمات مفتاحية: *Triticum aestivum*، AGC، ASC، الجيل الثاني F₂، عمل الجينات، شبه جاف.

RESUME

L'expérimentation a été conduite sur le site expérimental de l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (INRAA), unité de Sétif, au cours de la campagne agricole 2012/13, avec un matériel végétal composé de 600 lignées F₂ appartenant à 20 populations biparentales générées suivant un dispositif de croisements en diallèle partiel type Lignées x Testeurs entre 9 génotypes de blé tendre (*Triticum aestivum* L.). Elle a pour objectif de caractériser et de déterminer le potentiel génétique des lignées parentales croisées, et d'estimer les effets géniques impliqués dans le contrôle génétique des caractères de performance et d'adaptation de blé tendre sous conditions semi-arides. Les résultats montrent la présence d'une large variabilité génotypique aussi bien au niveau des parents qu'au sein des populations F₂ pour la majorité des variables analysées. Aucun géniteur, lignée ou testeur, ne présente les meilleures valeurs pour l'ensemble des caractères mesurés. L'analyse de l'aptitude à la combinaison a révélé la présence des variances de valeurs élevées d'aptitude générale et spécifique à la combinaison pour plusieurs variables. L'étude des relations entre les valeurs d'AGC et les valeurs moyennes parentales indique que le nombre d'épis, le poids des épis et celui de la plante sont indicateurs d'une valeur élevée du rendement en grains. L'analyse génétique du diallèle partiel montre que la plupart des caractères étudiés sont déterminés majoritairement par des effets de dominance avec une distribution asymétrique des gènes dominants et récessifs chez les parents. Des valeurs moyennes à faibles caractérisent le coefficient de détermination génétique au sens étroit, suggérant la complexité du système génétique impliqué dans l'expression des caractères analysés.

Mots clés : *Triticum aestivum*, AGC, ASC, action génique, génération F₂, semi-aride.

ABSTRACT

The experiment was conducted at the experimental field of the National Agronomic Research Institute of Algeria (INRAA), Research Unit of Setif, during the 2012/13 cropping season, with 600 F₂ lines generated from 20 bi-parental crosses between 9 genotypes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in a partial diallel mating design, type Line x Tester. The objective was to characterize and identify the genetic potential of the parents and to determine the gene effects involved in the genetic control of wheat characteristics associated to performance and adaptation under semi-arid conditions. The results showed a large range of genotypic variability among parents and F₂ populations for most of the analyzed variables. No parent, line or tester, showed superiority for all the measured characters. Combining ability analysis revealed the presence of large range of general and specific combining ability variances for several studied traits. GCA-parental mean values correlations analysis indicated that number of spikes, spikes weight and plant weight were good indicators of high grain yield values. The genetic analysis of the partial diallel shows the prevalence of dominance effects for most of the measured traits with asymmetric distribution of dominant and recessive genes in the parents. Medium to low values exhibited by the genetic coefficient of determination in narrow sense, suggested the complexity of the genetic system involved in the expression of the studied traits.

Key words: *Triticum aestivum*, GCA, SCA, F₂ generation, gene action, semi-arid.

INTRODUCTION

En Algérie, la demande de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) est en constante évolution bien que les habitudes alimentaires des algériens restent basées sur l'utilisation du blé dur (*Triticum durum* Desf.). L'augmentation des rendements passe nécessairement par l'amélioration de l'itinéraire technique et l'adoption de nouvelles variétés plus performantes et mieux adaptées aux conditions de production de l'environnement ciblé. Le processus de sélection nécessite la création de la variabilité génétique issue de géniteurs présentant de bonnes caractéristiques agronomiques et de bonnes aptitudes à la combinaison (Fellahi *et al.*, 2013a ; Hannachi *et al.*, 2013a).

Le rendement en grains est un caractère polygénique complexe, dépendant de plusieurs caractéristiques, et hautement influencé par le milieu. Plusieurs études ont montré que la sélection directe basée sur ce caractère s'est montrée peu efficace dans les milieux variables, elle a fait peu de progrès à cause de la faible héritabilité et aux interactions génotypes x environnements du rendement en grains (Bouzerzour et Djekoun, 1996 ; Annichiarico *et al.*, 2006 ; Benmahammed *et al.*, 2010 ; Bendjama *et al.*, 2014). L'approche analytique suggère l'utilisation des caractères liés au rendement et qui confèrent l'adaptation à la variation environnementale (Laala *et al.*, 2009).

Dans ce contexte, l'information relative aux effets génétiques contrôlant l'expression des caractères déterminants du rendement est un pré requis pour entamer tout programme d'amélioration génétique. Cette information permet d'orienter le processus de sélection sur le choix adéquat des parents à croiser et de déterminer la ou les méthode (s) de sélection qui soient les plus efficaces dans la gestion et le criblage des populations en ségrégations pour le développement des variétés de blé à haut rendement (Fellahi *et al.*, 2013a ; Hannachi *et al.*, 2013a).

Plusieurs modèles biométriques existent pour déterminer ces mécanismes dont l'information est très utile pour l'organisation du programme de croisement en vue de l'obtention d'un gain génétique le plus élevé possible (Singh et Chaudhary, 1985 ; Brown *et al.*, 2014 ; Mumtaz *et al.*, 2015). Les dispositifs de croisements diallèles sont le plus souvent utilisés pour déterminer le potentiel génétique des lignées parentales et d'identifier celles qui présentent de bonnes aptitudes à la combinaison (Singh et Chaudhary, 1985 ; Christie et

Shattuck, 1992 ; Sharma, 2006 ; Mather et Jinks, 2013). Ces dernières peuvent être hybridées pour développer des cultivars accumulant les effets génétiques fixables.

Plusieurs méthodes ont été proposées pour l'analyse diallèle (Jinks et Hayman, 1953 ; Hayman, 1954 ; Griffing, 1956 ; Gardner et Eberhart, 1966). Les sélectionneurs utilisent largement l'approche de Hayman (1954) qui permet une analyse génétique de la génération F₁ et / ou F₂ obtenues à partir de croisements entre des parents homozygotes (Khan *et al.*, 2009 ; Metwali *et al.*, 2014). L'analyse est basée sur la connaissance de la nature des paramètres statistiques génétiques et environnementaux, comme les moyennes, les variances et les covariances, obtenues à partir des données collectées à partir du diallèle (Silva *et al.*, 2004 ; Schuelter *et al.*, 2010). En dehors des effets géniques additifs et de dominance, cette méthode est efficace dans la détection d'épistasie (Cruz, 2001). Toutefois, elle reste non valable pour le diallèle partiel, qui représente par définition, un ensemble de croisements faits entre deux groupes de parents distincts et où des croisements entre les parents appartenant à un même groupe n'ont pas d'intérêt pour le sélectionneur. L'adaptation de la méthode de Hayman (1954) pour les croisements de type diallèle partiel a été développée et popularisée par Viana *et al.* (1999, 2000, 2001).

L'objectif de cette étude est (i) de déterminer les valeurs propres des lignées parentales croisées, (ii) d'estimer les effets géniques impliqués dans le contrôle génétique des caractères de performance et d'adaptation d'un croisement diallèle partiel type Lignées x Testeurs de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) sous conditions semi-arides.

MATERIEL ET METHODES

1. MATERIEL VEGETAL ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL

L'étude a été menée au cours de la campagne agricole 2012/13 sur le site expérimental de l'Unité de Recherche de l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (UR-INRAA) de Sétif. Le site expérimental est situé aux coordonnées géographiques 36° 15' N et 05° 37' E, à une altitude de 981 m. Le climat de la région du site expérimental est de type méditerranéen, continental, semi-aride, caractérisé par un été chaud et sec, et un hiver froid et humide (Chennafi *et al.*, 2006).

L'expérimentation de l'année 2010/11 a porté sur la réalisation des différents croisements. Cinq lignées et quatre testeurs ont été croisés selon le dispositif Lignées x Testeurs (Tableau 6) pour produire 20 hybrides F₁ (Fellahi, 2013). Chaque testeur est utilisé comme polinisateur de chaque lignée. Les lignées ne sont pas croisées entre elles et les testeurs ne le sont pas entre eux. La campagne 2011/12 a porté sur le suivi des lignées parentales et des hybrides F₁ (Fellahi, 2013), alors que la campagne 2012/13 a porté sur les populations F₂.

Tableau 6. Lignées parentales utilisées dans le dispositif de croisement Lignées x Testeurs.

Génotype	Pedigree	Origine
Lignées (groupe 1)		
Acsad ₉₀₁	Acsad ₅₂₉ /4/C182.24/C168.3/3/Cno*2/7C//CC/Tob-0s	Acsad (Syrie)
Acsad ₈₉₉	Acsad ₅₂₉ /4/C182.24/C168.3/3/Cno*2/7C//CC/Tob-1s	Acsad (Syrie)
Acsad ₁₁₃₅	Prl/Vee6//Myna/Vul/3/Prew	Acsad (Syrie)
Acsad ₁₀₆₉	Zahrai I-14//HD ₂₁₆₉₉ /Bow's	Acsad (Syrie)
Ain Abid	AS8189 'A'	Espagne
Testeurs (groupe 2)		
Mahon-Démias	Landrace	Iles de Baléares
Rmada	Vee's/Bow's//Alondra's/Pavon's	Acsad (Syrie)
Hidhab	HD1220/3*Kal/Nal CM40454	Cimmyt (Mexique)
El-Wifak	K134/4/Tob//Bman/Bb/3/Cal/5/Bucc	Cimmyt (Mexique)

Les parents femelles sont les lignées venant du programme de coopération ITGC-ACSAD. Ces lignées sont Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉ (homologuée en 2012 sous le nom de Djanet), Acsad₁₁₃₅, Acsad₁₀₆₉ et la variété Ain Abid. Les testeurs sont les cultivars Mahon-Démias, Hidhab, Rmada et El-Wifak.

Ain Abid (AS'8189) est une variété introduite par l'ITGC dans le cadre du programme MAP, en 1986 (Fellahi, 2013). Elle fut retenue par l'ITGC du Khroub, en 1989. C'est une

variété de taille moyenne, semi-précoce, productive et cultivée surtout sur les plaines intérieures du Constantinois. Ain Abid est tolérante au froid, résiste à la verse physiologique et à l'égrenage. Elle est appréciée pour sa résistance aux rouilles noire et jaune ainsi que pour sa qualité boulangère (Fellahi, 2013).

Mahon-Démias est issue d'une sélection généalogique d'une population locale introduite des Iles Baléares (Laumont et Erroux, 1961). Les souches sélectionnées de cette population ont servi de matériel de départ pour la multiplication de cette variété par la station expérimentale agricole de Sidi Bel Abbés (Laumont et Erroux, 1961). Mahon-Démias est une variété rustique, à cycle de développement relativement long permettant d'esquiver les gels tardifs qui caractérisent la zone de production des hauts plateaux, notamment les régions de Sétif et Tiaret. Sa paille fine, haute et demi pleine, la fait apprécier des éleveurs qui l'utilisent comme aliment du bétail. Elle est caractérisée par une large adaptation aux zones arides et semi-arides des hauts plateaux. Tolérante aux rouilles jaune et noire, cette variété possède une qualité technologique moyenne, nécessitant des coupages avec des blés de force. Son potentiel de rendement est faible mais régulier (Fellahi, 2013).

Rmada (Acsad₈₈₅) est une sélection de l'ITGC de Sétif de 2011. C'est une variété à cycle végétatif court. L'épi blanc est de type lâche, à faible glaucescence et présente une forme pyramidale. C'est une variété qui connaît un début d'adoption dans la région de Sétif, où elle est censée remplacer Hidhab, grâce à sa tolérance de la rouille jaune. Résistante au froid et à la verse ; tolérante à la sécheresse (Fellahi, 2013).

La variété Hidhab (HD₁₂₂₀), est une sélection de l'ITGC de Sétif datant de 1985, sélection faite à l'intérieur d'une population en ségrégation provenant de CIMMYT. C'est une variété à cycle court, précoce à l'épiaison, ce qui lui permet de tolérer les stress hydrique et thermique de fin de cycle. Elle se distingue par une capacité de tallage élevée, aux épis blancs, demi-compacts, aux barbes divergentes et à paille creuse et courte (Fellahi, 2013). Hidhab présente une adaptation très large, embrassant toutes les régions du pays. Cette variété est très appréciée par les agriculteurs, elle est la plus cultivée à cause de son potentiel de rendement élevé. Elle remplaça la variété Mahon-Démias dans plusieurs zones agro-climatiques. Elle présente une sensibilité élevée à la rouille jaune, et sans une couverture phytosanitaire adéquate, son rendement chute fortement sous forte attaque de ce pathogène. Elle possède de bonnes caractéristiques technologiques pour la panification, c'est un blé de force (Fellahi, 2013).

El-Wifak est aussi une sélection de l'ITGC de Sétif, de 2011. Elle se caractérise par sa précocité, ce qui lui permet d'éviter le gel tardif. Résistance au froid et à la verse ; tolérante à la sécheresse. Le grain est de couleur roux et l'épi de forme pyramidale et blanc. C'est une variété productive, possédant de bonnes caractéristiques technologiques. Pour la résistance aux maladies, elle est tolérante à la rouille jaune et rouille brune (Fellahi, 2013).

Le matériel végétal, comprenant les lignées parentales et les hybrides F₂, est mis en place dans un dispositif en blocs complètement randomisés avec trois répétitions. La parcelle élémentaire a 2 rangs espacés de 20 cm et long de 10 m, soit une surface parcellaire de 4 m². Le précédent cultural est une légumineuse (lentille). L'essai est fertilisé avec 100 kg ha⁻¹ de superphosphate avant le semis et 70 kg ha⁻¹ d'urée à 35% au stade tallage. Le désherbage chimique est effectué, juste après l'apport de l'engrais azoté, avec le Sekator (herbicide anti-dicotylédones) [100 g/l Amidosulfuron + 25 g/l Iodosulfuron + 250 g/l Mefenpyr-diéthyl] à raison de 0.15 l ha⁻¹, et le Dopler plus (herbicide anti-graminées) [20 g/l de Fenoxaprop-P-ethyl + 250 g/l de Diclofop-methyl + 40 g/l Mefenpyr-diethyl] à raison de 2 l ha⁻¹.

2. MESURES ET NOTATIONS

Les différentes notations et mesures sont faites par plante sur les lignées parentales et les populations F₂, à raison de 30 plantes par génotype/croisement, pris aléatoirement. Elles ont porté sur :

- ✓ La teneur en chlorophylle (Chl, CCI) est déterminée au stade épiaison à l'aide d'un chlorophylle-mètre types CCM-200 (Opti-Sciences, Tyngsboro, Massachusetts, USA).
- ✓ La teneur relative en eau (TRE, %) est mesurée sur la dernière feuille entièrement développée pour déterminer l'état hydrique des plantes selon la méthode de Barrs et Weatherly (1962) décrite par Mullan et Pietragalla (2012).
- ✓ Le test de l'intégrité cellulaire (IC, %) est effectué sur les deux dernières feuilles entièrement développées selon la procédure décrite par Bajji *et al.* (2001). C'est un indicateur du degré de tolérance au stress thermique.
- ✓ La surface de la feuille étandard (SF, cm²) est estimée selon Spagnoletti-Zeuli et Qualset (1990).
- ✓ La durée de la phase végétative (DPV, jours) est déterminée en nombre de jours calendaires comptés à partir du 1^{ier} janvier à la date de réalisation de 50% de l'épiaison.

La date d'épiaison est indiquée par la sortie des barbes de la gaine de la dernière feuille complètement développée. C'est un indicateur du degré de précocité.

- ✓ La hauteur de la végétation (HT, cm) est prise en cm de la surface du sol au sommet de l'épi, barbes incluses.
- ✓ Le nombre (NE) et le poids des épis (PNE, g) sont déterminés par comptage et pesage des épis présents dans le bottillon de végétation servant à la détermination de la biomasse aérienne.
- ✓ Le poids de 1000 grains (PMG, g) est déduit du comptage des graines produites par plante.
- ✓ La biomasse aérienne accumulée à maturité est déterminée à partir du poids sec de la plante (BIO, g).
- ✓ Le rendement en grains (RDT, g) est déterminé par plante après le battage du bottillon de végétation.
- ✓ L'indice de récolte (HI, %) est déterminé par le rapport du rendement en grains sur la biomasse mesurée à maturité : $HI (\%) = \left(\frac{RDT}{BIO}\right) \times 100$
- ✓ Le nombre de grains par épi (NGE) est déduit par calcul en utilisant les moyennes du rendement en grains, du poids de 1000 grains et du nombre d'épis par plante :

$$NGP = 1000 \left(\frac{RDT}{PMG}\right) \quad ; \quad NGE = NGP/NE$$

Avec NGP, RDT, PMG, NE et NGE sont respectivement le nombre de grains produit par plante, le rendement en grains, le poids de 1000 grains, le nombre d'épis par plante et le nombre de grains par épi.

Les différentes mesures et notations sur les caractères phénologiques, morphologiques, physiologiques et le rendement et ses composantes, sont faites selon les préconisations décrites dans le guide du CIMMYT élaboré par Pask *et al.* (2012).

3. ANALYSE STATISTIQUE DES DONNEES

3.1. ANALYSE DE LA VARIANCE DE L'EFFET GENOTYPE

Les variables mesurées sur des plantes individuelles, par croisement, sont traitées par une analyse de variance (ANOVA) en utilisant le modèle additif suivant :

$$Y_{ij} = \mu + G_i + B_i + \varepsilon_{ij}$$

Où :

Y_{ij} : Valeur observée du génotype i sur le bloc j

μ : Moyenne générale de l'expérience

G_i : Effet du génotype i

B_j : Effet du bloc j

ε_{ij} : Effet dû à l'erreur expérimentale

L'ANOVA a été effectuée sur les moyennes de 10 plantes par répétition pour tester l'effet génotype selon la procédure de Viana *et al.* (2000), comme indiqué au tableau 7. L'analyse génétique est conduite selon la méthode décrite par Viana *et al.* (2001) pour les caractères présentant un effet génotype significatif.

Tableau 7. Squelette du tableau d'analyse de la variance du diallele partiel impliquant les parents et leurs hybrides F₂ selon la procédure de Viana *et al.* (2000).

Source	Ddl	Carré moyen attendu (EMS)
Blocs	b - 1	-
Génotypes	N+nn ² -1	-
Parents	N-1	$\sigma^2 + bD$
Lignées (G ₁)	n-1	$\sigma^2 + bD_{(1)}$
Testeurs (G ₂)	n' -1	$\sigma^2 + bD_{(2)}$
G ₁ vs. G ₂	1	$\sigma^2 + \frac{bnn'}{N} (m_{L_0} - m'_{L_0})^2$
F ₂	nn ² -1	$\sigma^2 = \frac{bNnn'}{(N + nn')} (m_{L_2} - pm_{L_0} - qm_{L_0})^2$
Parents vs. F ₂	1	$\sigma^2 = \frac{bNnn'}{(N + nn')} (m_{L_2} - pm_{L_0} - qm_{L_0})^2$
Erreur	(b-1) (N+ nn ² -1)	$\sigma^2 (bE = bE')$
Total	b (N+nn ²)	

b: Nombre de blocs, N: Nombre de parents, n: Nombre de parents du groupe 1, n': Nombre de parents du groupe 2.

3.2. ANALYSE GENETIQUE DU DIALLELE PARTIEL

3.2.1. METHODE DE GRIFFING

L'analyse de l'aptitude à la combinaison permet de classer les géniteurs en termes de valeur génétique et d'identifier les meilleures combinaisons hybrides. Le modèle additif de l'analyse de la variance impliquant les effets des aptitudes à la combinaison est le suivant :

$$Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + (s)_{ij} + r_k + e_{ijk}$$

Où :

Y_{ijk} : Valeur du croisement obtenu à partir de la $i^{\text{ème}}$ lignée et le $j^{\text{ème}}$ testeur dans la $k^{\text{ème}}$ répétition

μ : Paramètre général commun à toutes les parcelles de terrain, représenté par la moyenne générale de l'expérimentation

g_i : Effet de l'AGC de la $i^{\text{ème}}$ lignée

g_j : Effet de l'AGC du $j^{\text{ème}}$ testeur

s_{ij} : Effet de l'ASC de l' $ij^{\text{ème}}$ croisement

r_k : Effet de la $k^{\text{ème}}$ répétition

e_{ijk} : Déviation du Y_{ijk} de son espérance

Les données collectées sont soumises à une analyse de la variance selon la méthode décrite par Singh et Chaudhary (1985) pour tester les différents effets génétiques et l'analyse. L'analyse de la variance des aptitudes à la combinaison des différents génotypes intègre la comparaison des parents et des hybrides : effet lignées, effet testeurs et l'interaction 'L. vs. T'.

Les variances des aptitudes, générale (σ^2_{AGC}) et spécifique (σ^2_{ASC}), à la combinaison sont calculées par :

$$\hat{\sigma}^2_{AGC} = \overline{Cov}(HS)$$

$$\hat{\sigma}^2_{ASC} = \overline{Cov}(FS) - 2\overline{Cov}(HS)$$

Où :

$Cov(FS)$: Covariance des familles de pleins-frères (Full-sib)

$Cov(HS)$: Covariance des familles de demi-frères (Half-sib)

3.2.1.1. ESTIMATION DES EFFETS DE L'APTITUDE GENERALE A LA COMBINAISON

Les effets de l'AGC de la $i^{\text{ème}}$ lignée (g_i) sont calculés par :

$$g_i = FH_i - MC \quad \left(\sum_i^f g_i = 0 \right)$$

Où :

g_i : Effet de l'AGC de la $i^{\text{ème}}$ lignée

FH_i : Total général des lignées

MC : Total général

Les effets de l'AGC de l' $i^{\text{ème}}$ testeur (g_j) sont déterminés par :

$$g_j = MM_j - MC \quad \left(\sum_i^m g_j = 0 \right)$$

Où :

g_j : Effet de l'AGC du $j^{\text{ème}}$ testeur

MM_j : Total général des testeurs

MC : Total général

3.2.1.2. ESTIMATION DES EFFETS DE L'APTITUDE SPECIFIQUE A LA COMBINAISON

Les effets de l'ASC du $ij^{\text{ème}}$ croisement sont estimés par :

$$s_{ij} = MH_{ij} - MC - g_i - g_j \quad (i \neq j)$$

Où :

s_{ij} : Effet de l'ASC de l' $ij^{\text{ème}}$ croisement

MC : Total des croisements

MH_{ij} : Total général de l' $ij^{\text{ème}}$ croisement

g_i : Effet de l'AGC de la $i^{\text{ème}}$ lignée

g_j : Effet de l'AGC du $j^{\text{ème}}$ testeur

Les effets des aptitudes, générale et spécifique, à la combinaison sont testées relativement à leurs erreurs standards au seuil de 1% et 5% de probabilité pour l'ensemble des variables mesurées.

3.2.2. METHODE DE VIANA

3.2.2.1. VALIDITE DU MODELE

Pour utiliser la méthodologie décrite par Hayman (1954), modifiée par Viana *et al.* (1999), il est nécessaire de vérifier si tous les caractères répondent aux conditions suivantes : hérédité mendélienne et homozygotie des parents, absence d'effet réciproque, d'interactions épistatiques et d'allélisme multiple. En outre, les gènes doivent être répartis de manière aléatoire chez les parents. Le test de la validité des hypothèses restrictives requises par le modèle d'additivité-dominance est basé sur la régression linéaire des covariances des familles

de plein-frères (Wr) sur les variances des familles de demi-frères (Vr). Le test de signification du coefficient angulaire (b) de la droite de régression ($H_0: b = 1$ vs. $H_1: b \neq 1$) est fait par pondération des Wr et Vr après rotation de 45° des axes représentés par ces statistiques sur le graphique ($H_0: b = 0$ vs. $H_1: b \neq 0$). Le modèle additivité-dominance est considéré comme adapté lorsque le coefficient de la droite de régression b diffère significativement de zéro mais ne diffère pas de l'unité (Viana *et al.*, 1999).

3.2.2.2. COMPOSANTES GENETIQUES DE LA VARIATION

L'analyse du diallèle partiel nous permet d'estimer les composantes génétiques suivantes (Viana *et al.*, 1999, 2001) :

- $V_{0L0(1)}$: Variance des moyennes génotypiques des parents n du groupe 1
- $V_{0L0(2)}$: Variance des moyennes génotypiques des parents n' du groupe 2
- V_{0L0} : Variance des moyennes génotypiques des parents N , avec : $N = n + n'$
- $W_{01(r)L02}$: Covariance entre la moyenne génotypique des générations F_2 du $r^{\text{ème}}$ parent et la moyenne du parent non récurrent (covariance dans le $r^{\text{ème}}$ rang)
- $V_{1(r)L2}$: Variance des moyennes génotypiques des générations F_2 du $r^{\text{ème}}$ parent
- $W_{01(s)L02}$: Covariance entre la moyenne génotypique des générations F_2 du $s^{\text{ème}}$ parent et la moyenne du parent non récurrent (covariance dans le $s^{\text{ème}}$ rang)
- $V_{1(s)L2}$: Variance des moyennes génotypiques des générations F_2 du $s^{\text{ème}}$ parent
- $W_{01(r)L2}$: Covariance entre la moyenne génotypique des générations F_2 du $r^{\text{ème}}$ parent et la moyenne du rang du parent non récurrent
- $W_{01(s)L2}$: Covariance entre la moyenne génotypique des générations F_2 du $s^{\text{ème}}$ parent et la moyenne du rang du parent non récurrent
- V_{F2} : Variance des moyennes génotypiques des hybrides F_2
- $V_{2(rs)L2}$: Variance des valeurs génotypiques des individus de la population F_2 issue du croisement entre les $r^{\text{ème}}$ parents et les $s^{\text{ème}}$ parents
- $V_{2(r)L2}$: Moyenne de la somme des variances génotypiques des générations F_2 du $r^{\text{ème}}$ parent
- $V_{2(s)L2}$: Moyenne de la somme des variances génotypiques des générations F_2 du $s^{\text{ème}}$ parent
- V_{2L2} : Moyenne de la somme des variances génotypiques des générations F_2 des parents du diallèle

Après avoir effectué une analyse de la variance et estimation des composantes statistiques obtenues, ces derniers sont utilisés pour calculer les composantes génétiques (D_1 , D_2 , D_3 , H_1 , H_2 , h^2 et F). D_1 , D_2 et D_3 sont des mesures de la variation due aux effets génétiques additifs des lignées (groupe 1), des testeurs (groupe 2) et des deux groupes ensemble, respectivement. H_1 et H_2 sont des mesures de la variation génétique due aux effets géniques de dominance. h^2 est le coefficient de détermination génotypique. F mesure la covariance moyenne entre les effets géniques additifs et dominants (Viana *et al.*, 1999). L'analyse de l'amplitude et de la signification des composantes associées aux effets géniques additifs $D_{(1)}$ et $D_{(2)}$ permet de tirer des informations sur la variabilité génétique existante dans chaque groupe de parents. Une telle composante, différente de zéro, indique la présence de la variabilité génétique au sein du groupe concerné. Lorsque la différence entre ces deux paramètres est inférieure à zéro ($D_{(1)} - D_{(2)} < 0$), elle suggère qu'une plus grande variabilité est présente dans le groupe 2. Une plus grande variabilité existe dans le groupe 1 lorsque cette différence est positive ($D_{(1)} - D_{(2)} > 0$) selon Viana *et al.* (1999).

Le paramètre F donne une indication sur la proportion des gènes dominants et les gènes récessifs. Le F d'un parent donné peut être négatif, nul ou positif. Lorsqu'il est négatif ($F < 0$), ceci indique que le parent porte plus de gènes récessifs que de dominants ($h_a\theta_a < 0$). Au contraire, lorsqu'il est positif ($F > 0$), le parent porte une plus grande proportion des gènes dominants ($h_a\theta_a > 0$). En présence des effets de dominance, lorsque F prend une valeur nulle ($F = 0$), le géniteur mis en jeu porte approximativement le même nombre de gènes dominants et récessifs. Pour tout groupe parental, la valeur de F de l'un des parents est directement proportionnelle au nombre de gènes dominants qu'il porte et qui ne sont pas fixés dans l'autre groupe des parents (Viana *et al.*, 1999). En effet, la valeur moyenne de F des deux groupes de parents (F du groupe 1 et F' du groupe 2) indique la fréquence relative des gènes dominants et récessifs. Lorsque F ou F' est positif, ceci indique que les allèles dominants sont plus fréquents que les allèles récessifs de ce (s) groupe (s) ($h_a w_a > 0$ ou $h_a w_a' > 0$). Si les gènes récessifs sont plus fréquents dans un groupe, sa valeur est négative ($h_a w_a < 0$ ou $h_a w_a' < 0$). S'il existe une dominance et que la valeur moyenne de F est nulle, les allèles dominants et récessifs sont à fréquences égales (Viana *et al.*, 1999).

Compte tenu de la variabilité génétique présente chez les parents dans un groupe, la composante H_1 de ce dernier sera nulle en l'absence de dominance et positive en cas de sa présence. La différence $H_{1(1)} - H_{1(2)}$ fournit les mêmes informations que $D_{(1)} - D_{(2)}$. Plus de

variabilité existe dans le groupe 1 si la différence est positive et vice-ver-ça. S'il y a une variabilité génétique dans les deux groupes de parents, les composantes H_{2r} , H_{2s} et H_2 sont positives en présence de dominance et nulles en son absence (Viana *et al.*, 1999). L'absence de variabilité dans un groupe parental rend les composantes F et H_2 des parents de l'autre groupe, ainsi que leurs valeurs moyennes respectives nulles. Les paramètres de dominance $H_{1(1)}$, $H_{1(2)}$ et H_2 ont la même ampleur lorsque les gènes ont les mêmes fréquences alléliques dans les deux groupes de parents ($u_a = u_a' = 0.5$ pour chaque locus a) (Viana *et al.*, 1999).

En présence de dominance, l'ampleur relative des composantes de H_2 des parents dans un groupe fournit des informations importantes. H_2 d'un parent est importante quand il porte la moindre fréquence des gènes du groupe auquel il appartient ($w_a\theta_{ra}$ ou $w_a'\theta_{ra} < 0$, pour chaque locus a), tandis qu'elle est moins importante lorsque le parent porte les fréquences géniques les plus élevées ($w_a\theta_{ra}$ ou $w_a'\theta_{ra} > 0$, pour chaque locus a). En général, la valeur de la composante H_2 d'un parent est inversement proportionnelle à la concentration des gènes de son groupe, et qui ne sont pas fixés dans l'autre groupe. La différence entre les composantes de H_2 des deux parents du même groupe peut être nulle si les parents ont le même fond génétique ou lorsque les gènes les plus fréquents chez les parents ne sont pas les mêmes. Si toutes les composantes de H_2 des parents dans un groupe ont la même ampleur, les fréquences alléliques sont donc égales à l'intérieur de ce groupe (Viana *et al.*, 1999). La signification des différentes composantes de la variation est vérifiée par le test t , chaque composante est divisée par son écarts-type respectif. La composante est considérée comme significative lorsque la valeur de ce ratio est supérieure à 1.96 à une probabilité de 5% (Singh et Chaudhary, 1985).

3.2.2.3. ESTIMATION DES PARAMETRES GENETIQUES

A partir des estimations des composantes génétiques, d'autres paramètres génétiques sont ensuite déterminés, et leur interprétation est exclusivement liée aux géniteurs utilisés dans cette étude, selon la procédure décrite par Viana *et al.* (1999).

3.2.2.3.1. DEGRE DE DOMINANCE

Le degré de dominance dans les systèmes polygéniques au niveau de tous les loci est donné, respectivement, chez les deux groupes de parents n and n' par :

$$(H_{1(1)}/H_{(1)})^{1/2} \quad \text{et} \quad (H_{1(2)}/H_{(2)})^{1/2}$$

Un ratio supérieur à l'unité indique la superdominance ; s'il est inférieur à 1, il désigne la dominance partielle ; un ratio égal à 1 signifie la dominance complète.

3.2.2.3.2. *PROPORTION DES GENES DE DOMINANCE ET DES GENES RECESSIFS*

La proportion des gènes dominants et des gènes récessifs (K_D/K_R) est donnée, respectivement, chez les deux groupes de parents n et n' par le ratio :

$$\frac{K_D}{K_R} = \frac{\sqrt{4D_{(2)}H_{1(2)}+F_{(1)}}}{\sqrt{4D_{(2)}H_{1(2)}-F_{(1)}}} \quad \text{et} \quad \frac{K_D}{K_R} = \frac{\sqrt{4D_{(1)}H_{1(1)}+F_{(2)}}}{\sqrt{4D_{(1)}H_{1(1)}-F_{(2)}}}$$

Un ratio proche de zéro indique que les parents du groupe contiennent une plus grande proportion de gènes récessifs. Un rapport proche de l'unité indique que les parents portent autant de gènes dominants que de récessifs. Un ratio supérieur à 1 indique que les parents du groupe comportent plus de gènes dominants.

3.2.2.3.3. *PROPORTION ENTRE LES ALLELES DOMINANTS A EFFETS POSITIFS ET NEGATIFS*

La proportion des gènes avec effets positifs et négatifs est calculé chez les deux groupes de parents n et n' par le rapport :

$$H_2/4H_1$$

Une répartition symétrique des allèles favorables et non favorables est notée chez les parents lorsque le rapport a une valeur proche de 0.25. Au contraire, la répartition des allèles est asymétrique si le rapport tend une valeur moins de 0.25.

3.2.2.3.4. *DIRECTION DE LA DOMINANCE*

Définissons k_+ et k_- comme le nombre de gènes dominants qui augmentent et diminuent l'expression du caractère, respectivement. L'hétérosis moyenne peut être exprimée de la manière suivante :

$$h = \sum_{a=1}^{k_+} h_a(1 - w_a w'_a) - \sum_{a=1}^{k_-} h_a(1 - w_a w'_a), k_+ + k_-$$

si $h_a = h$, $d_a = d$, $w_a = w$ et $w'_a = w'$ donc :

$$\frac{h^2 D_{(1)} D_{(2)}}{D_2 D_{(3)}^2} = \left(\frac{k_+ + k_-}{k} \right)^2$$

Par conséquent, si la domination existe dans le système génétique étudié et le rapport ci-dessus est égal à zéro, le nombre de gènes dominants avec un effet positif est le même que le nombre de gènes dominants avec un effet négatif. En d'autres termes, la dominance est bidirectionnelle. Au contraire, si le rapport est positif, les gènes dominants qui augmentent et diminuent l'expression du caractère sont en fréquences inégales, la dominance est essentiellement unidirectionnelle.

3.2.2.3.5. NOMBRE DE BLOCS DE GENES EFFECTIFS

Le nombre de groupes de gènes qui expriment la dominance est donné par le ratio :

$$h^2 / H_2$$

Ce ratio sous-estime le nombre de facteurs impliqués dans l'expression des caractères (Hayman, 1954).

3.2.2.3.6. CORRELATIONS ENTRE LES ALLELES FAVORABLES ET LA DOMINANCE

Le coefficient de corrélation entre les allèles favorables et la direction de dominance est calculé chez les deux groupes de parents n et n' par :

$$r = \frac{\text{Cov}(Wr + Vr, Yr)}{\sqrt{\delta^2(Wr + Vr)\delta^2p}}$$

Avec : Yr = valeurs moyennes parentales.

Une corrélation positive ($r \approx 1$) indique que les gènes récessifs agissent dans le sens de l'augmentation de la moyenne du caractère considéré, alors qu'une corrélation négative ($r \approx -1$) suggère que l'augmentation du caractère ciblé est contrôlée par des gènes dominants. Lorsque le coefficient de corrélation est nul ($r = 0$), il met en évidence l'absence de dominance directionnelle.

3.2.2.3.7. HERITABILITE AUX SENS LARGE ET ETROIT

Le coefficient de détermination de l'héritabilité au sens large (h^2_{bs}) et au sens étroit (h^2_{ns}) est donné, respectivement, par :

$$h^2_{bs} = \frac{D-F+H_1-\frac{1}{2}H_2}{D-F+H_1-\frac{1}{2}H_2+2\varepsilon} \quad \text{et} \quad h^2_{ns} = \frac{D-F+H_1-H_2}{D-F+H_1-\frac{1}{2}H_2+2\varepsilon}$$

3.2.2.4. ANALYSE GRAPHIQUE

Basé sur l'analyse de régression de la covariance des familles de plein-frères (Wr) sur la variance des familles de demi-frères (Vr), le degré moyen de dominance et la constitution génétique des parents sont estimés. Il y a dominance complète si la droite de régression passe par l'origine, la dominante est partielle dans le cas où la droite coupe l'axe des Wr au-dessus de l'origine, en l'absence de dominance, la droite de régression est tangente à la parabole. Il y a superdominance lorsque la droite de régression coupe l'axe des Wr au-dessous de l'origine des axes. L'ordre de distribution des parents ou des couples de valeurs (Vr , Wr) est indicateur de la distribution des gènes dominants et des gènes récessifs chez les parents croisés. Les parents qui portent plus de gènes dominants que de gènes récessifs sont situés près de l'origine des axes. Les parents qui portent plus de gènes récessifs que de gènes dominants sont situés à l'extrémité de l'axe des Vr . Les parents qui portent autant de gènes dominants que de gènes récessifs sont proches du point de coordonnées $(\overline{Vr}, \overline{Wr})$. Les analyses statistiques et génétiques sont réalisées à l'aide du logiciel Genes, version 2014.6.1 (Cruz, 2013).

RESULTATS ET DISCUSSION

I. ANALYSE DE LA VARIABILITE

I.1. EFFET GENOTYPE

L'analyse de la variance met en évidence un effet génotype significatif pour l'ensemble des caractères mesurés, à l'exception de la teneur relative en eau, l'intégrité cellulaire et le rendement en grains qui ne présentent pas d'effet génotype significatif et qui de ce fait ne feront pas l'objet d'analyse génétique vu que la variabilité existante est uniquement d'origine environnementale (Tableau 8). Pour les autres caractères, les résultats révèlent la présence d'une importante variabilité phénotypique au sein du matériel végétal étudié.

La variabilité observée s'explique par la diversité des parents utilisés en croisement et mérite d'être exploitée à des fins de sélection pour améliorer le rendement et l'adaptation du blé tendre à la variation des milieux de production. La décomposition de l'effet génotype entre les parents et les F₂ indique aussi un effet significatif chez les parents pour l'ensemble des caractères, mis à part le poids des épis par plante et un effet significatif chez les populations F₂ pour l'ensemble des caractères hormis le poids des épis par plante et la biomasse aérienne (Tableau 8).

Tableau 8. Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères mesurés en F₂ du diallèle partiel.

Source	Bloc	Gén.	Par.	L	T	L vs. T	F ₂	P vs. F ₂	Erreur
ddl	2	28	8	4	3	1	19	1	56
Chl	169.3	39.0**	50.2**	55.5**	59.8**	0.1 ^{ns}	36.4**	0.2 ^{ns}	12.3
TRE	2075.2	18.5 ^{ns}	8.6 ^{ns}	3.4 ^{ns}	18.2 ^{ns}	0.7 ^{ns}	23.5 ^{ns}	1.4 ^{ns}	15.5
IC	46.1	20.7 ^{ns}	6.2 ^{ns}	7.0 ^{ns}	7.1 ^{ns}	0.4 ^{ns}	27.7*	4.0 ^{ns}	15.4
DPV	16.3	23.9**	36.2**	12.3**	79.4**	2.2 ^{ns}	17.8**	42.4**	3.1
SF	3.2	13.9**	18.6**	16.5**	20.3**	21.6*	12.6**	0.1 ^{ns}	3.7
HT	210.4	316.5**	537.8*	132.6*	1143**	341.1**	227.8**	231.2**	12.6
NE	9.5	5.0**	4.6*	2.0 ^{ns}	6.1*	10.2**	4.9**	9.2**	1.6
PMG	3.0	19.0**	30.2**	22.7**	50.2**	0.2 ^{ns}	15.0**	6.7 ^{ns}	5.1
PNE	91.3	23.8**	26.9 ^{ns}	42.6**	15.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	21.4 ^{ns}	44.0 ^{ns}	13.4
NGE	62.4	157.8**	194.8*	160.0*	207.9*	295.0**	150.4**	1.7 ^{ns}	49.3
BIO	111.5	70.2*	117.7*	60.5 ^{ns}	206.5*	80.2 ^{ns}	49.9 ^{ns}	76.6 ^{ns}	34.0
RDT	37.8	9.7 ^{ns}	12.0 ^{ns}	20.6*	4.4 ^{ns}	0.3 ^{ns}	7.7 ^{ns}	31.4 ^{ns}	8.0

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), TRE: Teneur relative en eau (%), IC: Intégrité cellulaire (%), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF: Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g), RDT: Rendement en grains/plante (g).

La décomposition de l'effet génotype des parents entre lignées et testeurs indique un effet significatif chez les lignées pour la majorité des caractères excepté le nombre d'épis et la

biomasse aérienne produite par plante et un effet significatif chez les testeurs pour l'ensemble des caractères à l'exception du caractère poids des épis par plante (Tableau 8).

Un effet génotype significatif suggère que des différences d'ordre génétique existent pour le caractère d'intérêt entre les parents dans leur ensemble et entre les lignées et testeurs. Le contraste 'Lignées vs. Testeurs' indique des différences significatives entre ces deux sources de variabilité uniquement pour la surface de la feuille étandard, la hauteur des plantes, le nombre d'épis par plante et le nombre de grains par épi. Le contraste "Parents vs. F₂" indique des différences significatives pour la durée de la phase végétative, la hauteur de la végétation et le nombre d'épis par plante (Tableau 8).

1.2. VARIABILITE INTRA LIGNEES

L'étude des valeurs moyennes des caractères analysés par source de variation indique que parmi les lignées, Ain Abid se distingue par des valeurs moyennes élevées pour la durée de la phase végétative (138.67 jours), la surface foliaire (20.69 cm²), la hauteur de la végétation (76.60 cm), le poids des épis (22.79 g), la biomasse (30.79 g), le nombre de grains par épi (63.57 graines) et le rendement en grains (15.09 g). La moyenne la plus élevée de la teneur en chlorophylle (40.38 CCI) et du poids de 1000 grains (39.47 g) est notée chez Acsad₈₉₉. Acsad₁₁₃₅ se distingue par la valeur élevée pour le nombre d'épis qui est de 6.93 épis (Tableau 9).

Aucune lignée ne présente des valeurs élevées pour l'ensemble des caractères mesurés. Acsad₉₀₁ se distingue par les plus faibles valeurs moyennes pour la hauteur (59.58 cm), le nombre d'épis (5.07 épis), le poids de 1000 grains (33.52 g), le poids des épis (12.42 g) et la biomasse aérienne (19.69 g). Acsad₁₁₃₅ présente la surface foliaire la plus réduite (15.19 cm²) et le nombre de grains par épi le plus faible (44.27 graines/épi). La lignée Ain Abid présente la plus faible teneur en chlorophylle (30.84 CCI) et la lignée Acsad₁₀₆₉ est la lignée la plus précoce avec une durée de la phase végétative de 134.0 jours (Tableau 9). Parmi les lignées Ain Abid est désirable pour plusieurs caractéristiques, suivie d'Acsad₁₁₃₅ et d'Acsad₁₀₆₉. Acsad₉₀₁ est la moins bonne (Figure 5).

Tableau 9. Valeurs moyennes des caractères mesurés des parents du diallèle partiel.

Génotypes	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT
Lignées (L)										
A ₉₀₁	32.01 ^c	136.33 ^b	18.49 ^a	59.58 ^f	5.07 ^b	33.52 ^b	12.42 ^b	48.72 ^a	19.69 ^b	8.14 ^a
A ₈₉₉	40.38 ^a	138.00 ^a	15.25 ^b	65.28 ^d	5.87 ^b	39.47 ^a	16.44 ^a	48.82 ^a	24.00 ^b	11.36 ^a
A ₁₁₃₅	34.93 ^b	134.67 ^b	15.19 ^b	73.10 ^c	6.93 ^b	38.39 ^a	17.76 ^a	44.27 ^b	21.23 ^b	11.83 ^a
A ₁₀₆₉	39.52 ^a	134.00 ^b	16.60 ^b	68.10 ^d	5.50 ^b	34.59 ^b	15.80 ^b	50.65 ^a	20.69 ^b	9.58 ^a
AA	30.84 ^c	138.67 ^a	20.69 ^a	76.60 ^b	6.87 ^b	33.89 ^b	22.79 ^a	63.57 ^a	30.79 ^a	15.09 ^a
X _L	35.54	136.33	17.25	68.53	6.05	35.97	17.04	51.21	23.28	11.20
Testeurs (T)										
MD	29.42 ^c	142.00 ^a	17.89 ^a	104.81 ^a	9.23 ^a	40.78 ^a	19.48 ^a	32.96 ^b	38.93 ^a	12.46 ^a
RD	35.45 ^b	133.00 ^b	13.02 ^b	68.30 ^d	7.40 ^b	34.69 ^b	18.35 ^a	48.40 ^a	24.17 ^b	12.40 ^a
HD	38.98 ^a	140.67 ^a	17.50 ^b	63.41 ^e	6.63 ^b	31.30 ^b	15.19 ^b	52.22 ^a	23.60 ^b	10.85 ^a
WK	38.81 ^a	132.00 ^b	13.37 ^b	66.20 ^d	5.90 ^b	37.93 ^a	15.06 ^b	44.65 ^b	20.30 ^b	9.98 ^a
X _T	35.67	136.92	15.45	75.68	7.29	36.18	17.02	44.56	26.75	11.42
X _{Par}	35.60	136.59	16.45	71.71	6.60	36.06	17.03	48.25	24.82	11.30

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étandard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g), RDT: Rendement en grains/plante (g). Moyennes suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de probabilité de 5% par le test de Scott et Knott (1974).

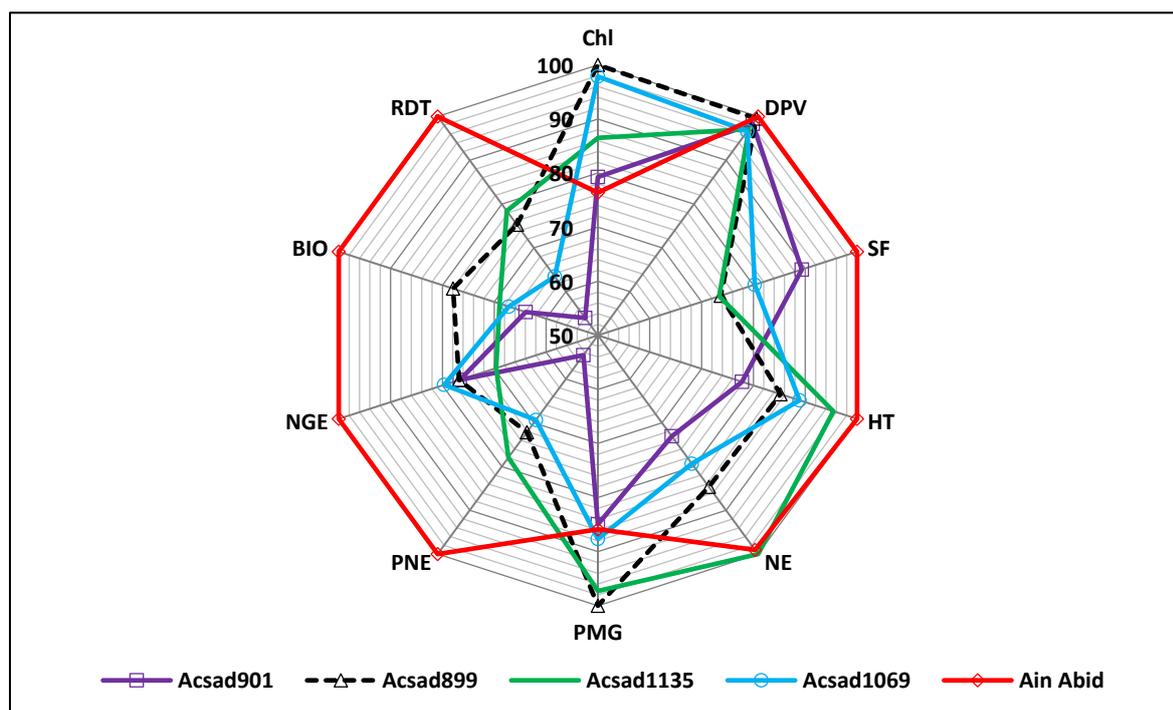


Figure 5. Valeurs relatives (% de la valeur maximale) des caractères des différentes lignées.

1.3. VARIABILITE INTRA TESTEURS

Chez les testeurs, les meilleures valeurs moyennes sont variables selon le géniteur et le caractère. Mahon-Démias enregistre les valeurs les plus élevées pour la majorité des caractères étudiés, y compris la durée de la phase végétative (142.0 jours), la surface de la feuille étandard

(17.89 cm²), la hauteur de la végétation (104.81 cm), le nombre d'épis par plante (9.23 épis), le poids de 1000 grains (40.78 g), le poids des épis par plante (19.48 g), celui de la biomasse (38.93 g) et le rendement en grains par plante (12.46 g). Par contre les plus faibles valeurs sont notées chez El-Wifak notamment pour la précocité au stade épiaison (132.0 jours), le nombre d'épis par plante (5.90 épis), le poids des épis (15.06 g), celui de la plante (20.30 g) et le rendement en grains avec une moyenne de 9.98 g/plante.

Hidhab présente les valeurs extrêmes minimales pour la hauteur de la végétation et le poids de 1000 grains. Les valeurs moyennes de ces deux caractéristiques sont de 63.41 cm et 31.30 g, respectivement. Le génotype Rmada présente la surface foliaire la plus réduite avec une valeur de 13.02 cm² (Figure 6, Tableau 9). De même, aucun testeur ne se distingue par des valeurs élevées pour toutes les variables mesurées (Figure 6, Tableau 9).

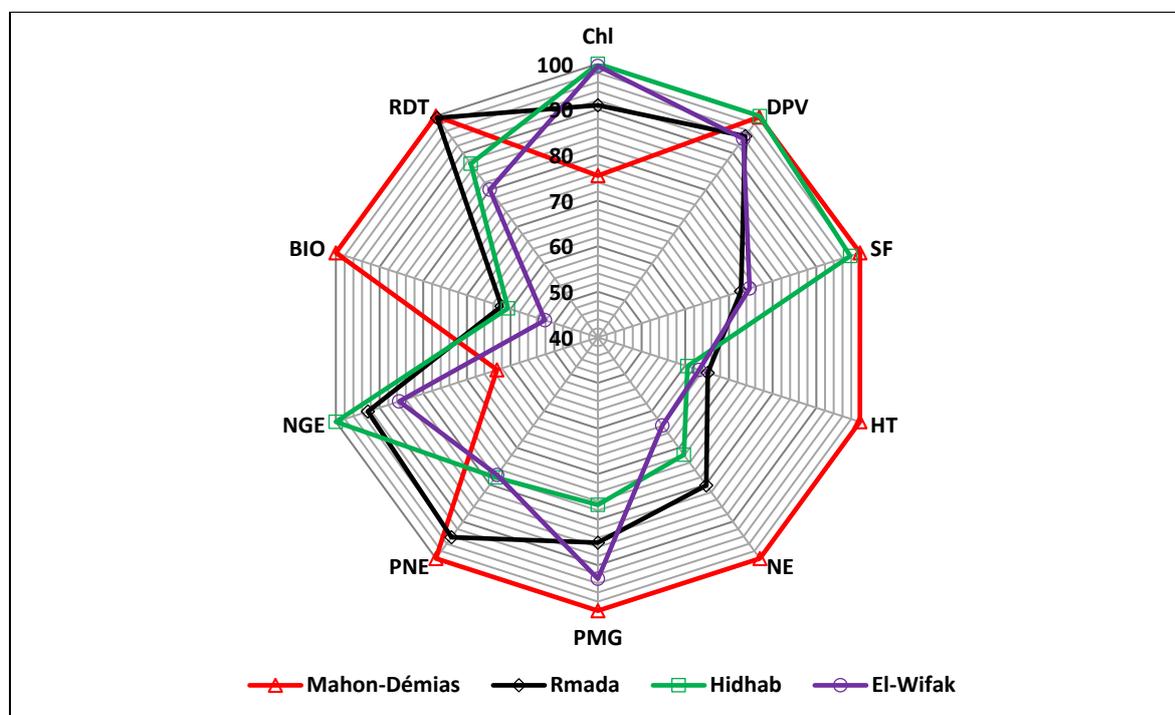


Figure 6. Valeurs relatives (% de la valeur maximale) des caractères des différents testeurs.

1.4. VARIABILITE INTRA POPULATIONS F₂

La comparaison des moyennes des populations F₂ à celle des lignées et des testeurs indique que les populations F₂ présentent un avantage plus marqué que les lignées pour le nombre d'épis, la biomasse aérienne, le rendement en grains et à un degré moindre pour la hauteur de la végétation avec des valeurs relatives de 20.8, 15.3, 12.5 et 9.8%, respectivement (Figure 7, Tableaux 9 et 10). Ces gains sont cependant accompagnés par une réduction du

nombre de grains par épi de 6.38% chez les F₂. Les populations F₂ sont, en moyenne, meilleures que les testeurs pour le rendement avec un avantage de 103% (Figure 7, Tableaux 9 et 10). Les différences sont faibles pour la durée de la phase végétative, le contenu en chlorophylle et le poids de 1000 grains, entre populations et parents. De même, en moyenne, les F₂ ne diffèrent pas significativement des testeurs pour la biomasse, le nombre d'épis et la hauteur (Figure 7, Tableaux 9 et 10).

L'étude des valeurs moyennes des variables mesurées chez les populations F₂ montre la présence d'une faible variabilité pour la durée de la phase végétative. On note, par contre, la présence de la variabilité pour le contenu en chlorophylle, la surface de la feuille étandard et la hauteur de la plante (Figure 8, Tableaux 6 et 10). Ainsi les valeurs moyennes les plus élevées du contenu en chlorophylle sont observées chez Acsad₁₀₆₉ x Hidhab, Acsad₁₀₆₉ x El-Wifak, Acsad₁₀₆₉ x Rmada et Acsad₈₉₉ x Hidhab, et les plus faibles valeurs 30.51, 30.96, 31.35 et 31.60 CCI et 85.5, 86.8, 87.9 et 88.6%, sont notées chez Ain Abid x Rmada, Acsad₈₉₉ x Rmada ainsi que chez Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias et Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias.

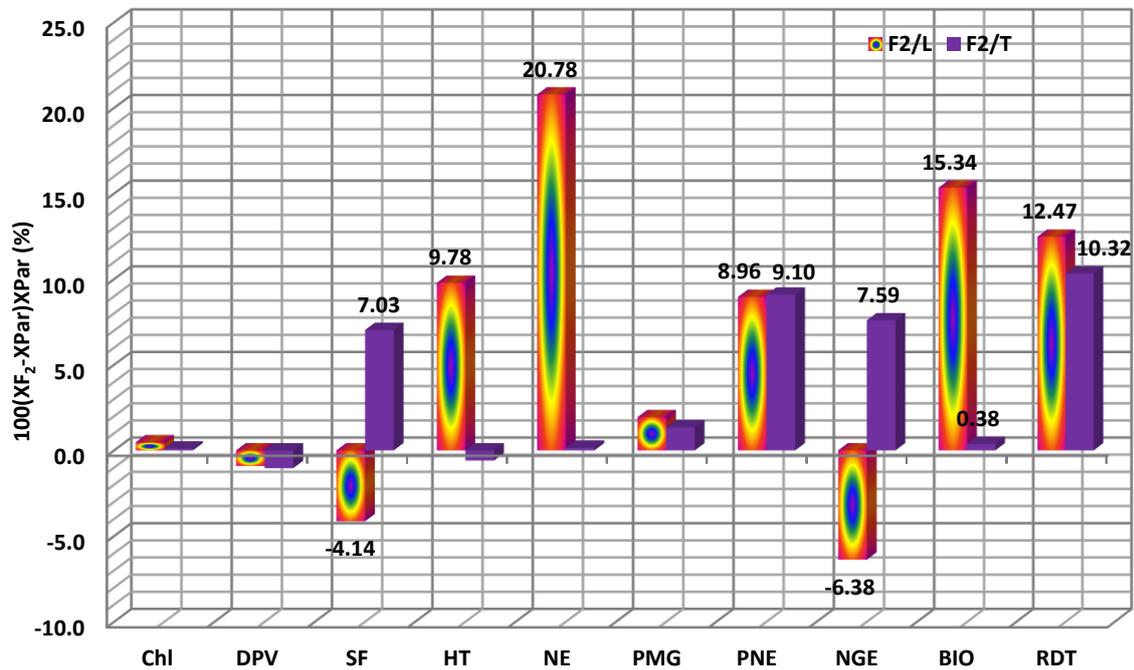


Figure 7. Ecarts des moyennes des F₂ relativement aux moyennes des lignées $[(100 \cdot X_{F_2} - X_L) / X_L]$ et des testeurs $[(100 \cdot X_{F_2} - X_T) / X_T]$ pour les caractères mesurés du diallèle partiel.

Tableau 10. Valeurs moyennes des caractères mesurés des populations F₂ du diallèle partiel.

Croisement	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT
Acsad ₉₀₁ x Mahon-Démias	31.35 ^b	135.67 ^a	16.59 ^c	88.97 ^a	7.37 ^a	36.74 ^b	18.42 ^a	45.35 ^b	28.20 ^a	12.23 ^a
Acsad ₉₀₁ x Rmada	33.87 ^b	136.33 ^a	17.94 ^b	66.05 ^c	4.93 ^a	34.80 ^b	13.40 ^a	65.69 ^a	20.07 ^a	11.48 ^a
Acsad ₉₀₁ x Hidhab	31.42 ^b	137.33 ^a	19.93 ^a	68.03 ^c	6.17 ^a	33.20 ^b	15.80 ^a	54.01 ^a	23.37 ^a	10.19 ^a
Acsad ₉₀₁ x El-Wifak	34.79 ^b	134.33 ^a	16.81 ^c	67.20 ^c	5.20 ^a	35.99 ^b	14.08 ^a	50.47 ^a	20.77 ^a	9.49 ^a
Acsad ₈₉₉ x Mahon-Démias	31.60 ^b	136.00 ^a	16.69 ^c	90.97 ^a	9.80 ^a	36.26 ^b	19.57 ^a	36.26 ^b	31.97 ^a	12.72 ^a
Acsad ₈₉₉ x Rmada	30.96 ^b	132.67 ^b	13.92 ^d	68.63 ^c	7.33 ^a	34.17 ^b	17.27 ^a	45.21 ^b	22.77 ^a	11.39 ^a
Acsad ₈₉₉ x Hidhab	38.27 ^a	139.33 ^a	17.54 ^b	65.20 ^c	7.37 ^a	34.07 ^b	18.23 ^a	46.85 ^b	25.67 ^a	11.88 ^a
Acsad ₈₉₉ x El-Wifak	37.00 ^a	130.00 ^b	14.28 ^d	70.27 ^b	8.03 ^a	33.86 ^b	19.84 ^a	48.10 ^b	28.90 ^a	13.67 ^a
Acsad ₁₁₃₅ x Mahon-Démias	36.34 ^a	135.33 ^a	16.34 ^c	88.27 ^a	10.13 ^a	39.60 ^a	22.99 ^a	37.90 ^b	34.51 ^a	14.76 ^a
Acsad ₁₁₃₅ x Rmada	37.91 ^a	132.00 ^b	16.56 ^c	71.90 ^b	8.20 ^a	40.63 ^a	22.62 ^a	42.27 ^b	29.12 ^a	14.14 ^a
Acsad ₁₁₃₅ x Hidhab	37.36 ^a	136.67 ^a	15.80 ^c	72.20 ^b	7.00 ^a	37.59 ^a	19.05 ^a	47.65 ^b	27.80 ^a	12.70 ^a
Acsad ₁₁₃₅ x El-Wifak	37.56 ^a	133.00 ^b	14.39 ^d	72.20 ^b	6.83 ^a	38.09 ^a	16.31 ^a	41.92 ^b	23.08 ^a	10.81 ^a
Acsad ₁₀₆₉ x Mahon-Démias	36.28 ^a	135.00 ^a	15.13 ^d	89.97 ^a	7.93 ^a	41.24 ^a	20.52 ^a	41.52 ^b	31.60 ^a	13.80 ^a
Acsad ₁₀₆₉ x Rmada	39.60 ^a	131.33 ^b	14.85 ^d	72.37 ^b	8.00 ^a	37.21 ^a	18.57 ^a	45.28 ^b	26.07 ^a	13.81 ^a
Acsad ₁₀₆₉ x Hidhab	42.33 ^a	134.67 ^a	14.89 ^d	68.23 ^c	7.00 ^a	36.12 ^b	19.85 ^a	54.46 ^a	27.32 ^a	13.75 ^a
Acsad ₁₀₆₉ x El-Wifak	41.33 ^a	133.00 ^b	13.79 ^d	71.60 ^b	6.30 ^a	36.00 ^b	14.60 ^a	44.32 ^b	21.26 ^a	10.08 ^a
Ain Abid x Mahon-Démias	32.51 ^b	137.33 ^a	21.58 ^a	87.13 ^a	7.87 ^a	38.86 ^a	19.91 ^a	46.87 ^b	29.25 ^a	14.30 ^a
Ain Abid x Rmada	30.51 ^b	136.67 ^a	16.54 ^c	77.28 ^b	6.60 ^a	37.30 ^a	19.03 ^a	51.51 ^a	25.36 ^a	12.73 ^a
Ain Abid x Hidhab	36.21 ^a	138.00 ^a	18.46 ^b	75.00 ^b	7.77 ^a	34.71 ^b	22.04 ^a	55.05 ^a	32.20 ^a	14.71 ^a
Ain Abid x El-Wifak	36.93 ^a	137.00 ^a	18.63 ^b	73.23 ^b	6.23 ^a	36.92 ^b	19.29 ^a	58.20 ^a	27.73 ^a	13.34 ^a
Moyenne F ₂	35.71	135.08	16.53	75.24	7.30	36.67	18.57	47.94	26.85	12.60

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g), RDT: Rendement en grains/plante (g). Moyennes suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de probabilité de 5% par le test de Scott et Knott (1974).

Les valeurs les plus importantes de la hauteur sont observées chez la descendance ayant comme parent Mahon-Démias (de 87.1 à 90.2 cm pour une moyenne des testeurs de 75.8 cm soit des augmentations de 15 à 20%). Mahon-Démias semble donc porte les gènes qui déterminent l'augmentation de la hauteur de la plante. Pour peu que l'augmentation de ce caractère ne soit pas associée à une réduction du rendement en grains, il serait intéressant de suivre la descendance des croisements de ce parent pour améliorer la production de paille, suite à l'intéressement des agriculteurs de la région à la technique du semis direct (Fellahi *et al.*, 2013c).

Le second parent qui imprime son empreinte à la hauteur de la végétation, mais à un degré moindre que Mahon-Démias, est Ain Abid. La hauteur des populations F₂ issues de ce parent varie de 73.2 à 87.1 cm soit une augmentation de 0 à 15.0% (Figure 8, Tableaux 6 et 10). La hauteur des autres croisements varie de 65.2 à 73.4 cm soit une variation relative de 86.2 à 95.3% de la hauteur moyenne des testeurs (Figure 8, Tableaux 9 et 10).

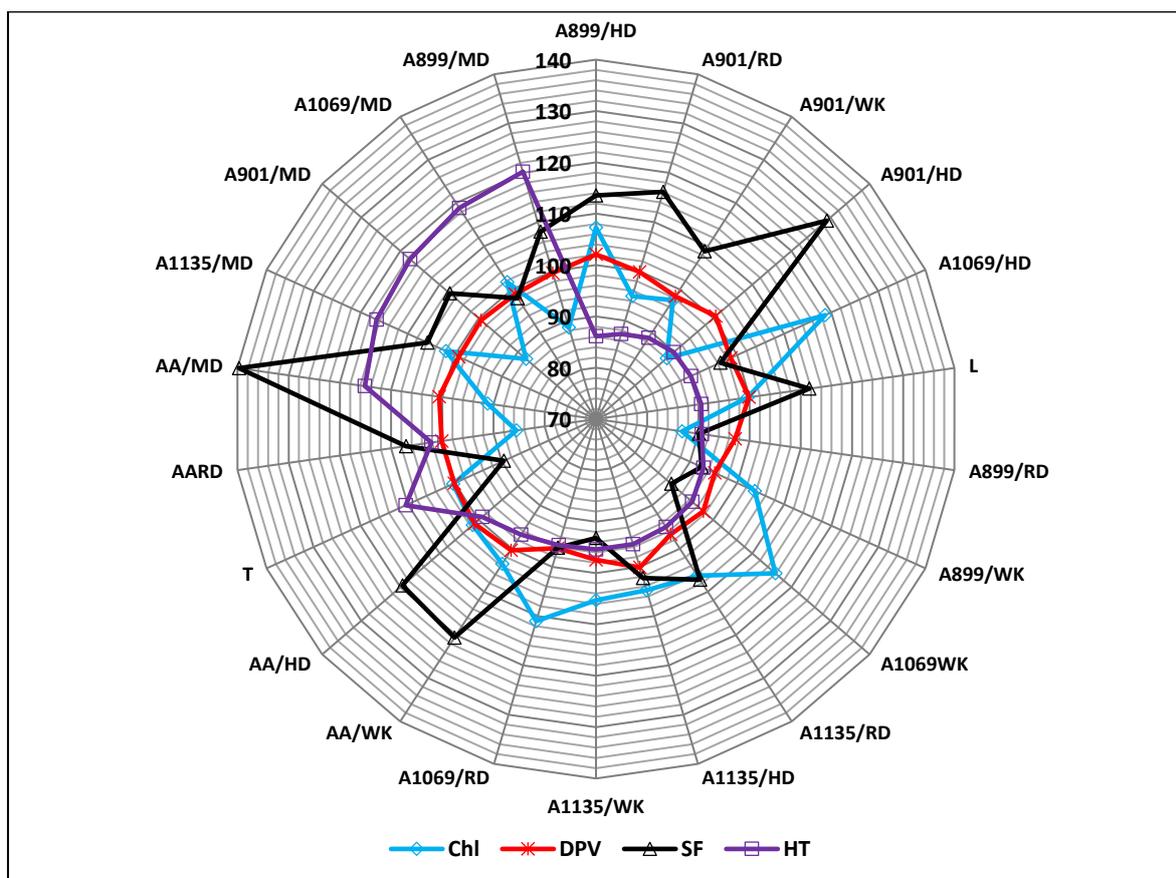


Figure 8. Valeurs moyennes de la chlorophylle, la durée de la phase végétative et la hauteur de la plante, exprimées en % des moyennes des testeurs ($100 * X_{F2} / X_T$), des F₂ du diallèle partiel.

La surface de la feuille étendard la plus élevée est notée chez des populations F₂ spécifiques comme Ain Abid x Mahon-Démias, Acsad₉₀₁ x Hidhab, Ain Abid x El-Wifak et Ain Abid x Hidhab, avec des valeurs moyennes de 21.6, 19.9, 18.6 et 18.5 cm², soit des valeurs relatives 139.7, 129.0, 120.0 et 119.5%, respectivement. Les plus faibles valeurs de la surface foliaire sont observées chez des F₂ spécifiques comme Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak, Acsad₁₀₆₉ x El-Wifak et Acsad₈₈₉ x Rmada, dont les valeurs moyennes sont de 14.4, 13.8 et 13.9 cm² soit 93.2, 89.3 et 90.1%, respectivement. Ces résultats indiquent que l'expression de la surface foliaire est plus dépendante de la combinaison des gènes venant des deux parents croisés et non des gènes d'un parent spécifique, comme c'est le cas de la hauteur de la végétation (Figure 8, Tableaux 9 et 10).

Pour le nombre d'épis par plante les populations les plus intéressantes pour ce caractère sont Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias et Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias dont les moyennes sont de 10.1 et 9.8 épis, soit des valeurs relatives de 139.0 et 134.4%. Par contre les populations F₂ qui présentent les plus faibles valeurs moyennes du nombre d'épis par plante sont Acsad₉₀₁ x El-Wifak et Acsad₉₀₁ x Rmada dont les moyennes sont de 5.2 et 4.9 épis/plante, soit des valeurs relatives de 71.3 et 67.7% (Figure 9, Tableaux 9 et 10).

Les populations les plus intéressantes pour la taille du grain sont Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias, Acsad₁₁₃₅ x Rmada, Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias dont les valeurs moyennes sont de 41.24, 40.63 et 39.60 g soit l'équivalent de 114.0, 112.3 et 109.5% de la valeur moyenne des testeurs. A l'opposé celles qui présentent les poids de 1000 grains le plus faible sont Acsad₉₀₁ x Hidhab, Acsad₈₉₉ x El-Wifak et Acsad₈₉₉ x Hidhab dont les valeurs moyennes et relatives sont 33.20, 33.86 et 34.07 g et 91.8, 93.6 et 94.2% (Figure 9, Tableaux 9 et 10).

Les populations les plus intéressantes pour le nombre de grains par épi sont Acsad₉₀₁ x Rmada, Ain Abid x El-Wifak et Ain Abid x Hidhab dont les valeurs moyennes sont de 65.59, 58.20 et 55.05 graines/épi, soit l'équivalent de 147.6, 130.6 et 123.5% de la valeur moyenne des testeurs. A l'opposé celles qui présentent le nombre de grains par épi le plus faible sont Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias, Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias et Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias dont les valeurs moyennes et relatives sont de 36.26, 37.90 et 41.52 grains/épi soit 81.4, 85.1 et 93.2% de la valeur moyenne des testeurs (Figure 9, Tableaux 9 et 10).

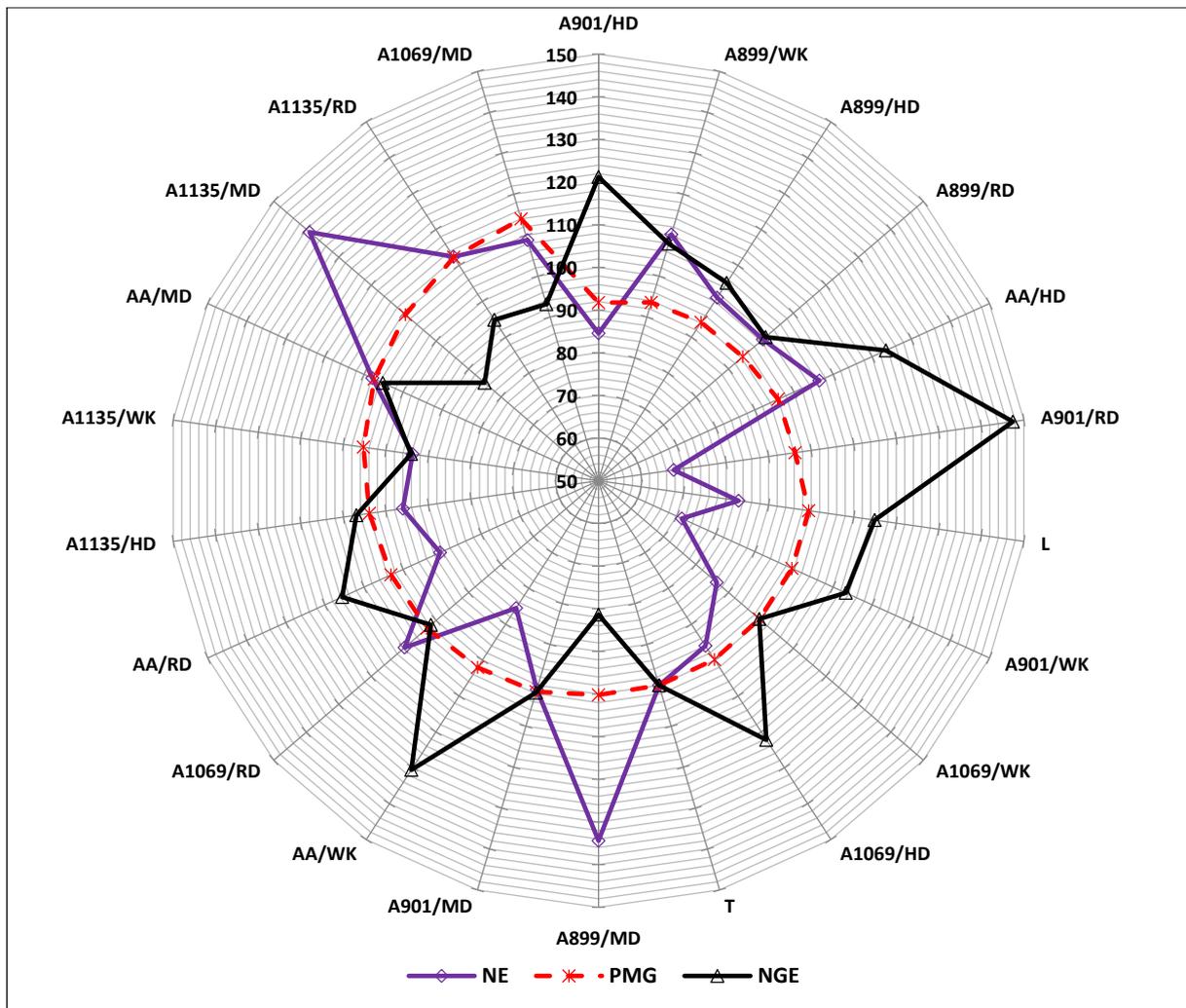


Figure 9. Valeurs moyennes du nombre d'épis, de celui des grains par épi et du poids de 1000 grains, exprimées en % des moyennes des testeurs ($100 \cdot X_{F2}/X_T$), des F₂ du diallèle partiel.

Les populations les plus intéressantes pour le rendement en grains sont Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias, Ain Abid x Hidhab et Ain Abid x Mahon-Démias dont les valeurs moyennes sont de 14.46, 14.71 et 14.30 g/plante, soit l'équivalent de 129.3, 128.8 et 125.2% de la valeur moyenne des testeurs. A l'opposé celles qui présentent le plus faible rendement en grains sont Acsad₉₀₁ x El-Wifak, Acsad₁₀₆₉ x El-Wifak et Acsad₉₀₁ x Hidhab dont les valeurs moyennes et relatives sont de 9.49, 10.08 et 10.19 g/plante soit 83.1, 88.3 et 89.3% de la valeur moyenne des testeurs, respectivement (Figure 10, Tableaux 9 et 10). Les populations les plus intéressantes pour le poids des épis sont Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias, Acsad₁₁₃₅ x Rmada et Ain Abid x Hidhab dont les valeurs moyennes respectives sont de 22.99, 22.62 et 22.04 g/plante, soit l'équivalent de 135.0, 132.9 et 129.5% de la valeur moyenne des testeurs. A l'opposé, celles qui présentent le plus faible poids des épis sont Acsad₉₀₁ x Hidhab, Acsad₉₀₁ x El-Wifak et Acsad₁₀₆₉ x El-Wifak dont les valeurs moyennes et relatives, respectives, sont de 13.40, 14.08

et 14.60 g/plante soit 78.7, 82.7 et 85.8% de la valeur moyenne des testeurs (Figure 10, Tableaux 9 et 10). Ces résultats indiquent que hormis la durée de la phase végétative, les autres caractères mesurés montrent la présence d'une variabilité parmi les populations F₂ assez importante qui justifie l'analyse génétique du mode d'action des gènes mis en cause dans le contrôle de ces caractères.

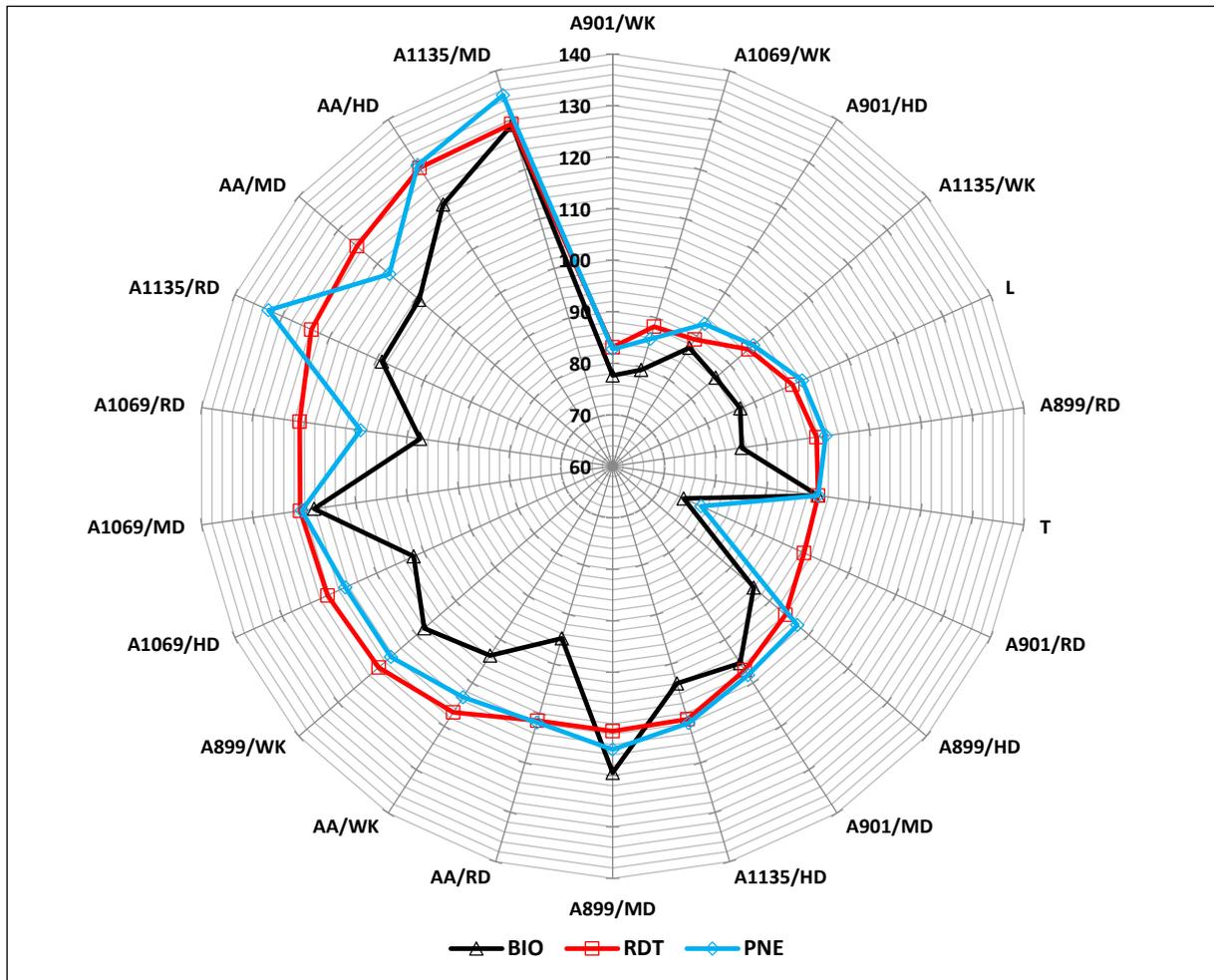


Figure 10. Valeurs moyennes du rendement en grains, de la biomasse aérienne et du poids des épis, exprimées en % des moyennes des testeurs ($100 \cdot X_{F_2} / X_T$), des F₂ du diallele partiel.

2. ANALYSE GENETIQUE DE LA F₂ DIALLELE PARTIEL

2.1. METHODE GRIFFING ADAPTEE AU DIALLELE PARTIEL

2.1.1. APTITUDE GENERALE A LA COMBINAISON

La performance moyenne est l'un des critères les plus importants pour l'évaluation des génotypes. Dans tout programme d'amélioration génétique de blé, il est important de connaître si une variété, qui possède une valeur intéressante pour un caractère donné, transmet tous les gènes favorables impliqués dans l'expression de ce caractère à sa descendance dans une série

de croisement (Brown *et al.*, 2014). Pour cela, il est primordial de déterminer les aptitudes à la combinaison pour générer des informations fiables et de portée générale permettant ainsi aux sélectionneurs de décider du choix des géniteurs à croiser et de la méthode de sélection à déployer pour la conduite des générations descendantes (Bouzerzour, 1998).

De ce fait, les parents qui se distinguent par une bonne aptitude à la combinaison sont aptes à transmettre à leur descendance leurs caractéristiques désirables (Brown *et al.*, 2014). Dans ce cas de figure, la sélection est basée sur l'action additive des gènes contrôlant le caractère étudié (effets génétiques fixables). Elle peut être pratiquée dès la F₂ en suivant la méthode pedigree. Dans le cas contraire, c'est-à-dire en présence d'interactions géniques majeures, le choix des parents devient plus difficile. Il est dans ce cas nécessaire de réaliser le maximum de croisements et d'en évaluer la descendance afin de détecter des combinaisons hybrides intéressantes comparativement aux valeurs parentales.

Dans cette situation, la sélection repose sur la base de l'aptitude spécifique à la combinaison. Elle est basée essentiellement sur les actions géniques de dominance et d'épistasie (effets de gènes non fixables). Il est alors recommandé de retarder la sélection jusqu'à la fixation des effets géniques dans les générations ultérieures (Bouzerzour, 1998 ; Brown *et al.*, 2014). La valeur et le signe des effets de l'aptitude à la combinaison sont utiles à connaître car ils servent d'aides à la sélection, dans les programmes d'amélioration, des meilleurs parents qui combinent bien et des meilleures combinaisons hybrides pour les caractères d'intérêts (Acquaah, 2009). Dans un dispositif de croisement type Lignées x Testeurs, l'analyse de la variance de l'aptitude à la combinaison comporte trois sources de variation générées par les lignées, les testeurs et leur interaction (L x T) (Fellahi *et al.*, 2013a).

A partir des résultats de l'analyse de l'effet génotype des différentes variables mesurées, il s'avère que la teneur relative en eau, l'intégrité de la membrane cellulaire et le rendement en grains ne présentent de la variabilité génotypique significative pour faire l'objet de l'analyse génétique (Tableau 8). L'analyse montre que la variance additive exprimée le carré moyen de l'aptitude générale à la combinaison est comparativement plus élevée que la variance non additive pour le contenu en chlorophylle, la durée de la phase végétative, la surface de la feuille étendard, la hauteur de la plante, le nombre d'épis, de grains par épi, le poids des épis, le poids de 1000 grains et la biomasse aérienne accumulée (Tableau 11). En effet, le carré moyen de l'aptitude spécifique à la combinaison n'est significatif que pour la durée de la phase végétative, la hauteur de la plante et la biomasse aérienne, mais reste assez faible comparativement à celui

de l'ASC. Il n'est pas significatif pour les autres variables. Ces résultats suggèrent la prépondérance de la variance additive dans le contrôle génétique des variables mesurées, ci-dessus citées (Tableau 11). L'action additive des gènes est présente aussi bien chez les lignées que chez les testeurs, sauf pour la surface de la feuille étandard et le poids des épis où seul la variance additive des lignées est significative, suggérant une plus grande contribution des gènes venant de cette source de variabilité représentée par les lignées (Tableau 11).

Tableau 11. Carrés moyens de l'analyse de la variance des effets d'AGC et ASC des caractères mesurés en F₂ du diallèle partiel selon la méthode de Griffing (1956).

Source	Bloc	Génotype	Par vs. F ₂	AGC (L)	AGC (T)	ASC (L x T)	Erreur
ddl	2	28	1	4	3	12	56
Chl	169.34	39.07**	0.22 ^{ns}	97.29**	54.75**	11.52 ^{ns}	12.34
DPV	16.38	23.96**	42.48**	26.78*	46.78**	7.59*	3.10
SF	3.25	13.92**	0.14 ^{ns}	35.17**	11.99 ^{ns}	5.36 ^{ns}	3.76
HT	210.41	316.53**	231.23**	56.31*	1280.87**	21.73*	12.60
NE	9.59	5.02**	9.21*	9.56**	12.47**	1.54 ^{ns}	1.68
PMG	3.06	19.09**	6.78 ^{ns}	38.66**	30.58**	3.28 ^{ns}	5.19
PNE	91.31	23.84*	44.01 ^{ns}	44.97*	31.56 ^{ns}	11.13 ^{ns}	13.46
NGE	62.47	157.85**	1.78 ^{ns}	322.08**	292.62*	57.74 ^{ns}	49.37
BIO	111.58	70.29*	76.64 ^{ns}	62.10 ^{ns}	146.34**	21.78**	34.07

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF: Surface de la feuille étandard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g). AGC: Aptitude générale à la combinaison, ASC: Aptitude spécifique à la combinaison. ns, * et ** : effets non-significatif et significatif au seuil de probabilité de 5% et 1%, respectivement.

La prédominance de l'effet d'aptitude générale à la combinaison est une information importante pour les sélectionneurs des plantes autogames, parce que la variance additive est entièrement transmissible à la descendance, ce qui augmente le degré de ressemblance entre les parents et leurs descendants et contribue au progrès attendu de la sélection. Ces résultats suggèrent que la formation de populations de base à partir de parents venant des lignées et des testeurs aboutirait à la sélection d'individus présentant des gains significatifs et appréciables pour les différents caractères mesurés. En effet des valeurs significatives du test F des carrés moyens des AGC et d'ASC sont indicatrices de la présence de la variabilité génétique induite par les actions géniques d'origines additive et non additive.

La contribution des différents géniteurs, lignées et testeurs, aux valeurs moyennes prises par les variables mesurées est indiquée par l'effet d'aptitude générale à la combinaison (AGC). Ainsi pour la teneur en chlorophylle, les lignées Acsad₉₀₁ et Acsad₁₀₆₉ et les testeurs Mahon-Démias et El-Wifak présentent des effets d'AGC significatifs. Ces effets sont négatifs chez Acsad₉₀₁ et Mahon-Démias et positifs chez Acsad₁₀₆₉ et El-Wifak (Tableau 12). Acsad₁₀₆₉ et

El-Wifak sont donc conseillés comme géniteurs dans les situations où l'on cherche à améliorer le contenu en chlorophylle de la descendance, pour peu que le contenu en chlorophylle soit favorable à l'expression du rendement en situation de contraintes. Acsad₁₀₆₉ porte le plus grand nombre d'allèles favorables à l'expression de la chlorophylle et Acsad₉₀₁ porte moins d'allèles favorables (Tableau 12).

Pour la précocité au stade épiaison, Acsad₁₀₆₉, Rmada et El-Wifak présentent des effets significatifs et de signe négatif, avec des valeurs de -1.58, -1.28 et -1.62 jours. Ce qui suggère la capacité de ces génotypes à réduire de la durée de la phase végétative, mesurée en nombre de jours calendaires de la date de levée à la date d'épiaison. Toutefois, Ain Abid et Hidhab présentent des effets significatifs et de signes positifs, dont les valeurs sont de 2.17 et 2.12 jours, respectivement (Tableau 12). Ceci suggère la capacité de ces géniteurs, qui portent plus d'allèles favorables à la tardiveté, à augmenter la durée de la phase levée-épiaison de leurs descendance.

Pour la surface foliaire, Acsad₉₀₁ et Ain Abid présentent des effets d'AGC significatifs et de signe positif. Ces géniteurs portent les gènes qui induisent l'augmentation de la surface de la feuille étandard avec des valeurs de 1.28 et 2.27 cm. A l'inverse, Acsad₁₀₆₉ et El-Wifak présentent des effets négatifs et significatifs de -1.87 et -0.95 cm, respectivement (Tableau 12). Pour la hauteur de la végétation, chez les lignées, Acsad₉₀₁ et Ain Abid s'opposent pour la capacité d'améliorer cette caractéristique. Acsad₉₀₁ exhibe un effet hautement significatif d'AGC et de signe négatif d'une valeur de -2.67 cm. Cette lignée porte donc plus d'allèles favorables à la réduction de la hauteur des plantes. Ain Abid, par contre, présente un effet d'AGC positif et significatif d'une valeur de 2.93 cm. Cette lignée est apte à augmenter sensiblement la hauteur (Tableau 12). Dans ce contexte, tous les testeurs ont montré des effets d'AGC significatifs. Seul Mahon-Démias présente un effet d'AGC positif d'une valeur de 13.83 cm. Les autres testeurs, Rmada, Hidhab et El-Wifak, se caractérisent par des effets d'aptitude générale à la combinaison négatifs, de -3.99, -5.5 et -4.34 cm, respectivement. Ils portent donc plus allèles peu favorables à l'amélioration de la hauteur de la plante. Ces testeurs réduisent sensiblement cette caractéristique (Tableau 12).

Tableau 12. Effets de l'aptitude générale à la combinaison (AGC) des caractères mesurés chez les parents.

Génotype	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO
Lignées (Groupe 1)									
Acsad ₉₀₁	-2.85**	0.83	1.28*	-2.67**	-1.39**	-1.49*	-3.14**	5.94**	-3.75*
Acsad ₈₉₉	-1.25	-0.58	-0.93	-1.47	0.83*	-2.08**	0.16	-3.84*	0.48
Acsad ₁₁₃₅	1.59	-0.83	-0.76	0.91	0.74*	2.31**	1.67	-5.51**	1.78
Acsad ₁₀₆₉	4.18**	-1.58**	-1.87**	0.31	0.00	0.97	-0.18	-1.55	-0.29
Ain Abid	-1.67	2.17**	2.27**	2.93**	-0.19	0.28	1.50	4.96**	1.78
<i>SE (g_i)</i>	0.91	0.47	0.50	0.91	0.34	0.59	0.95	1.81	1.51
Testeurs (Groupe 2)									
Mahon-Démias	-2.09*	0.78	0.73	13.83**	1.32**	1.87**	1.71*	-6.36**	4.26**
Rmada	-1.14	-1.28**	-0.57	-3.99**	-0.29	0.15	-0.39	2.05	-2.17
Hidhab	1.41	2.12**	0.79	-5.5**	-0.24	-1.53**	0.42	3.66*	0.42
El-Wifak	1.82*	-1.62**	-0.95*	-4.34**	-0.79*	-0.50	-1.75*	0.66	-2.50
<i>SE (g_j)</i>	0.79	0.39	0.43	0.79	0.29	0.51	0.82	1.57	1.51
<i>r (Y_{ii}, AGC_{ii})</i>	0.671*	0.810**	0.786*	0.951**	0.655	0.384	0.787*	0.697*	0.771*

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g). *r (Y_{ii}, AGC_{ii})*: Coefficient de corrélation entre les valeurs parentales et l'AGC. * et ** : effets non significatifs et significatifs au seuil de probabilité de 5% et 1%, respectivement.

La lignée Acsad₁₁₃₅ et le testeur Mahon-Démias sont de bons combineurs pour augmenter le nombre d'épis par plante et le poids de 1000 grains. Ils présentent des effets d'AGC positifs et significatifs, estimés à 0.74 et 1.32 pour le nombre d'épis et à 2.31 g et 1.87 g pour le poids de 1000 grains, respectivement. La lignée Acsad₈₉₉ présente également un effet positif pour le nombre d'épis d'une valeur de 0.83 épis (Tableau 12). Ces lignées et testeurs sont à utiliser comme géniteurs pour améliorer le nombre d'épis par plante et le poids de 1000 grains, suite à la présence, chez ces derniers, de plus d'allèles favorables à l'expression de ces variables.

Pour le poids des épis par plante, l'effet d'AGC positif et significatif est exprimé par le testeur Mahon-Démias (1.71 g), alors que des effets négatifs et significatifs sont présents chez la lignée Acsad₉₀₁ (-3.14 g) et le testeur El-Wifak (-1.75 g) (Tableau 12). Ces résultats suggèrent que seul le testeur Mahon-Démias porte plus d'allèles favorables à l'augmentation du poids des épis. Les améliorations significatives, les plus importantes, dans le sens de l'augmentation, du nombre de grains par épi, viennent des lignées Acsad₉₀₁ et Ain Abid et du testeur Hidhab, avec des effets d'AGC, respectifs de 5.94, 4.96 et 3.66 graines. Ces résultats suggèrent que ces lignées et testeurs portent plus d'allèles favorables à l'augmentation de l'expression de ce caractère. Par contre les lignées et testeurs qui portent moins d'allèles favorables à l'augmentation de la valeur moyenne de ce caractère sont Acsad₈₉₉ (-3.84 graines), Acsad₁₁₃₅ (-5.51 graines) et Mahon-Démias (-6.36 graines) qui présentent des effets d'AGC significatifs et négatifs (Tableau 12).

Pour la biomasse aérienne, Acsad₉₀₁ et Mahon-Démias présentent des effets d'AGC significatifs et de signes opposés. Mahon-Démias exhibe un effet d'AGC positif (4.26 g). Ce géniteur porte donc les gènes qui induisent l'augmentation du poids de la plante. A l'inverse, Acsad₉₀₁ présente un effet négatif avec une valeur estimée à -3.75 g, ce qui suggère que cette lignée est porteuse des gènes qui réduisent l'expression de ce caractère (Tableau 12). L'étude des corrélations entre les performances des parents (Y_i) et les effets de l'AGC révèle des liaisons significatives pour l'ensemble des caractères, hormis, le nombre d'épis et le poids de 1000 grains, qui montrent des liaisons non significatives au seuil de 5% de probabilité (Tableau 12). Des liaisons significatives suggèrent que les valeurs des hybrides sont prévisibles sur la base des valeurs de l'AGC des parents qui, elles-mêmes, sont liées aux performances parentales *per se* ou valeurs propres des parents (Labdi *et al.*, 2015). Dans ce contexte, lorsque l'ordre de classement des parents, basé sur les moyennes, est identique à celui basé sur les effets d'AGC, il suggère que les valeurs propres parentales sont indicatrices des effets d'AGC. Dans ce cas de

figure, le choix des parents à croiser peut se faire sur la base des valeurs propres. Ces résultats justifient, tant soit peu, la pratique des sélectionneurs qui choisissent les géniteurs sur la base du principe 'croise avec le meilleur avec le meilleur pour obtenir le meilleur'.

Gowda *et al.* (2012) préconisent de choisir les géniteurs sur la base de leurs effets d'AGC. Les résultats de la présente étude montrent que le choix des parents à croiser pour améliorer le contenu en chlorophylle, la durée de la phase végétative, la surface de la feuille étendard, la hauteur de la végétation, le poids des épis, celui de la plante et le nombre de grain per épi peut se faire sur la base des effets d'AGC ou sur la base des valeurs parentales *per se* suite aux liaisons significatives entre ces deux paramètres (Tableau 12). En effet les coefficients de corrélation entre ces deux paramètres sont de 0.671*, 0.810**, 0.786*, 0.951**, 0.787*, 0.771* et 0.697*, respectivement pour les caractères cités dans l'ordre ci-dessus (Tableau 12).

2.1.2. APTITUDE SPECIFIQUE A LA COMBINAISON

L'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) identifie les meilleures combinaisons hybrides dont les meilleures paires alléliques sont complémentaires. Les effets d'ASC des différents caractères varient selon le croisement et le caractère. Peu de populations F₂ se distinguent par des effets d'aptitude spécifique à la combinaison significatifs (Tableau 13). Ainsi, l'hybride Acsad₉₀₁ x Rmada présente des effets d'ASC significatifs et positifs simultanément pour la durée de la phase végétative et le nombre de grains par épi avec des valeurs de 1.70 jours et 976 graines, respectivement (Tableau 13). Des effets d'ASC significatifs et de signes opposés sont notés pour la surface de la feuille étendard (2.04 cm²) et la hauteur de la végétation (-4.86**) chez l'hybride Ain Abid x Mahon-Démias (Tableau 13). Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias présente un effet d'ASC significatif et de signe négatif pour la surface foliaire, à une valeur de -1.96 cm². Des effets d'ASC significatifs sont notés pour la hauteur de la végétation et la durée de la phase végétative chez les hybrides ayant Acsad₈₉₉ comme parent commun : Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (3.38 cm), Acsad₈₉₉ x Hidhab (2.71 jours) et Acsad₈₉₉ x El-Wifak (-2.88 jours).

Tableau 13. Effets de l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) des caractères mesurés chez les populations F₂ diallèle partiel.

Croisement	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO
Acsad ₉₀₁ x Mahon-Démias	0.58	-1.03	-1.96*	2.58	0.14	-0.31	1.28	-2.17	0.84
Acsad ₉₀₁ x Rmada	2.15	1.70*	0.69	-2.52	-0.70	-0.54	-1.63	9.76**	-0.86
Acsad ₉₀₁ x Hidhab	-2.85	-0.70	1.32	0.97	0.49	-0.45	-0.05	-3.53	-0.15
Acsad ₉₀₁ x El-Wifak	0.12	0.03	-0.05	-1.03	0.07	1.30	0.40	-4.07	0.17
Acsad ₈₉₉ x Mahon-Démias	-0.77	0.72	0.35	3.38*	0.35	-0.20	-0.87	-1.48	0.39
Acsad ₈₉₉ x Rmada	-2.36	-0.55	-1.12	-1.15	-0.51	-0.57	-1.07	-0.94	-2.38
Acsad ₈₉₉ x Hidhab	2.40	2.71**	1.14	-3.06	-0.52	1.01	-0.92	-0.91	-2.08
Acsad ₈₉₉ x El-Wifak	0.73	-2.88**	-0.37	0.84	0.68	-0.23	2.86	3.34	4.08
Acsad ₁₁₃₅ x Mahon-Démias	1.14	0.30	-0.17	-1.70	0.77	-1.25	1.04	1.83	1.63
Acsad ₁₁₃₅ x Rmada	1.75	-0.97	1.36	-0.25	0.45	1.50	2.77	-2.21	2.67
Acsad ₁₁₃₅ x Hidhab	-1.34	0.30	-0.76	1.56	-0.80	0.14	-1.62	1.56	-1.25
Acsad ₁₁₃₅ x El-Wifak	-1.55	0.37	-0.43	0.39	-0.43	-0.39	-2.19	-1.17	-3.04
Acsad ₁₀₆₉ x Mahon-Démias	-1.51	0.72	-0.27	0.60	-0.69	1.73	0.42	1.49	0.78
Acsad ₁₀₆₉ x Rmada	0.85	-0.89	0.76	0.82	0.98	-0.59	0.58	-3.16	1.68
Acsad ₁₀₆₉ x Hidhab	1.03	-0.95	-0.57	-1.81	-0.07	0.01	1.04	4.41	0.34
Acsad ₁₀₆₉ x El-Wifak	-0.37	1.12	0.08	0.39	-0.22	-1.15	-2.04	-2.73	-2.80
Ain Abid x Mahon-Démias	0.56	-0.70	2.04*	-4.86**	-0.56	0.04	-1.87	0.33	-3.64
Ain Abid x Rmada	-2.39	0.70	-1.69	3.11	-0.23	0.20	-0.65	-3.45	-1.10
Ain Abid x Hidhab	0.76	-1.37	-1.13	2.34	0.89	-0.71	1.55	-1.52	3.14
Ain Abid x El-Wifak	1.07	1.37	0.78	-0.60	-0.10	0.47	0.97	4.64	1.60
<i>SE (s_{ij})</i>	1.57	0.79	0.87	1.59	0.58	1.02	1.64	3.14	2.61
<i>r (Y_{ij}, ASC_{ij})</i>	0.447*	0.519*	0.516*	0.245	0.443	0.371	0.572**	0.492*	0.525*

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF: Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g). *r (Y_{ij}, ASC_{ij})*: Coefficient de corrélation entre les valeurs des hybrides et l'ASC. * et ** : effets significatifs au seuil de 5% et 1% de probabilité, respectivement.

Il est intéressant de noter que la lignée Acsad⁸⁹⁹ ne présentait pas d'effet d'AGC significatif ni pour la hauteur ni pour la durée de la phase végétative. Ces résultats suggèrent que, parfois, le croisement entre des parents aux valeurs propres moyennes peut produire une descendance transgressive pour le ou les caractères ciblés par la sélection. Les combinaisons aux fortes valeurs d'ASC sont candidates à des suivies et sélections futures, car elles présentent des sources de transgressions possibles (Bouzerzour, 1998). L'étude des corrélations entre les performances des hybrides (Y_{ij}) et les effets de l'ASC, indique des liaisons significatives pour l'ensemble des caractères mesurés à l'exception de la hauteur des plantes, le nombre d'épis et le poids de 1000 grains (Tableau 13). Ces résultats indiquent que l'expression de la performance d'hybride est associée à la valeur de l'ASC et que les hybrides performants ont des ASC élevées.

2.2. METHODE HAYMAN ADAPTEE AU DIALLELE PARTIEL

2.2.1. VALIDITE DU MODELE D'ADDITIVITE - DOMINANCE

L'analyse de la variance effectuée sur les lignées parentales et les populations F₂ suggère un effet génotypique significatif du contenu en chlorophylle, de la durée de la phase végétative, de la surface de la feuille étandard, de la hauteur de la plante, du nombre d'épis par plante, du poids des épis, du poids de 1000 grains du nombre de grains par épi et de la biomasse aérienne (Tableau 8). Cet effet significatif permet de passer à l'analyse génétique pour déterminer la nature des actions géniques intervenant dans le contrôle génétique des différents caractères (Singh et Chaudhary, 1985). L'analyse génétique est, cependant, sujette à la vérification que les données collectées suivent le modèle d'additivité-dominance. L'ajustement (*scaling test*) des données collectées au modèle d'additivité - dominance a été testé par l'égalité du coefficient de régression b , des W_r sur les V_r , à l'unité. Pour que les données adhèrent au modèle, il faut que le b soit significativement différent de zéro et non significativement différent de l'unité. Le test $b = 1$ vs. $b \neq 1$ permet aussi de conclure à l'indépendance entre les différents gènes mise en jeu dans le contrôle du caractère étudié et que le système génique est bien additif, comme l'exigent les hypothèses restrictives.

Chez les lignées, les résultats du test de la régression des W_r sur les V_r indique l'absence d'interactions non alléliques et une distribution indépendante des gènes chez les parents croisés pour le contenu en chlorophylle, la surface de la feuille étandard, la durée de la phase végétative, la hauteur de la plante, le poids des épis et la biomasse aérienne. Il y a violation des hypothèses restrictives pour le nombre d'épis, le poids de 1000 grains, et le nombre de grains par épi pour

lesquels le coefficient de régression est statistiquement différent de l'unité, ce qui suggère la présence de l'épistasie (Tableau 14). Chez les testeurs, seule la hauteur présente un b significativement différent de zéro mais pas de l'unité, alors que pour les autres caractères, il n'est pas significativement différent de zéro (Tableau 14). La détermination des paramètres génétiques est valide pour les caractères qui remplissent les conditions suggérées par les hypothèses restrictives et elle est moins robuste pour les caractères qui ne remplissent que partiellement ces conditions. Selon Aksel et Johnson (1955) la transformation des données ou l'élimination du parent qui cause le plus de distorsion à l'analyse, conduit souvent à l'adhésion au modèle d'additivité – dominance. Selon Hayman (1954) la déviation du coefficient de régression de l'unité indique la complexité du système génétique impliqué dans l'hérédité des caractères concernés.

Néanmoins, il reste faisable d'estimer les paramètres génétiques et de réaliser l'analyse graphique de ces caractères, les résultats ne sont valables que pour les variétés analysées et ne sont pas généralisables à d'autres génotypes (Hayman, 1954 ; Brown *et al.*, 2014). En effet, beaucoup de chercheurs ont conduit des analyses génétiques sur des données de diallèle, même avec un modèle partiellement adéquat pour le blé (Yao *et al.*, 2011), l'orge (Metwali *et al.*, 2014), le riz (Mahmood *et al.*, 2004), le sorgho (Wilson *et al.*, 1978), le coton (Ali et Awan, 2009) et le soja (Fronza *et al.*, 2004).

2.2.2. VARIATIONS GENETIQUE ET ENVIRONNEMENTALE

Les composants de la variation et les statistiques nécessaires à l'interprétation de l'analyse génétique du diallèle partiel sont mentionnés au tableau 15. Les composantes de la variation génétique associées aux effets géniques additifs (D_1 , D_2 et D_3), testées relativement à leurs écart-types, sont significatives au seuil de 5% de probabilité pour l'ensemble des variables mesurées chez les lignées et les testeurs. Quoique la composante D_1 n'est pas significative pour la durée de la phase végétative et le nombre d'épis par plante des lignées, l'estimation de la composante additive conjointe des deux groupes de parents (D_3), suggère la prépondérance d'effets additifs pour ces caractères.

Tableau 14. Test de validité des hypothèses restrictives des caractères mesurés du diallèle partiel.

Source de variation	ddl	Chl	SF	DPV	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO
Lignées (Groupe 1)										
Régression	1	76.86	9.23	152.74	7478.58	1.11	11.24	38.59	210.08	540.43
Déviation	3	5.51	1.30	3.88	28.34	0.01	3.48	0.34	19.62	36.62
	<i>a</i>	2.26	0.16	3.40	81.08	2.28	2.37	-2.26	25.58	-10.84
	<i>b</i>	0.8272	0.953	0.94	1.088	0.783	0.903	0.862	0.315	2.243
	<i>Et_b</i>	0.224	0.151	0.352	0.066	0.0903	0.502	0.0812	0.096	0.584
test $b=1$ vs. $b \neq 1$	<i>t</i>	0.77	0.31	0.17	-1.33	2.40	0.19	1.70	7.14	-2.13
test $b=0$ vs. $b \neq 0$	<i>t</i>	3.69	6.31	2.67	16.48	8.67	1.80	10.62	3.28	3.84
Testeurs (Groupe 2)										
Régression	1	15.07	3.50	0.38	491.83	0.03	0.37	10.06	61.80	103.78
Déviation	2	17.31	0.75	1.82	63.38	0.01	2.97	5.84	202.63	38.81
	<i>a</i>	2.67	0.46	2.12	-3.19	0.24	-0.75	2.66	29.41	1.77
	<i>b</i>	0.3829	0.041	0.713	1.705	0.157	0.193	0.874	-0.137	1.769
	<i>Et_b</i>	0.41	0.28	0.329	0.612	0.0855	0.551	0.393	0.249	1.08
test $b=1$ vs. $b \neq 1$	<i>t</i>	1.51	3.43	0.87	-1.15	9.86	1.46	0.32	4.57	-0.71
test $b=0$ vs. $b \neq 0$	<i>t</i>	0.93	0.15	2.17	2.79	1.84	0.35	2.22	-0.55	1.64

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g). *t* de table (3 ddl) = 2.35.

Tableau 15. Composantes de variation génétiques et environnementales et leurs écart-types des caractères mesurés du diallèle partiel.

Composante	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO
D_1	18.2±3.6*	3.8±2.2	5.1±0.9*	43.9±7.0*	0.4±0.4	7.3±1.8*	13.9±1.8*	53.0±28.5*	19.8±7.3*
D_2	19.6±3.6*	26.1±2.2*	6.5±0.9*	380.9±7.7*	1.7±0.4*	16.4±1.8*	4.7±1.8*	69.0±28.5*	68.5±7.3*
D_3	14.0±6.1*	11.0±3.8*	6.1±1.6*	182.6±11.8*	1.5±0.6*	8.6±3.0*	7.0±3.0*	70.1±47.9	39.0±12.3*
F_1	47.7±21.6*	72.0±13.5*	12.2±5.5*	-157.4±41.6*	-2.8±2.2*	22.7±10.7*	1.7±10.4	-222.6±169.0	73.6±43.3
F_2	-33.7±21.6	-47.0±13.5*	-4.9±5.5	-279.9±41.6*	-3.6±2.2	39.5±10.7*	26.3±10.4*	-1.3±169.0	92.1±43.3*
F_3	62.8±21.6*	34.4±13.5*	18.7±5.5*	278.5±41.6*	-11±2.2*	42.1±10.7*	-36±10.4*	82.7±169.0	6.5±43.3
F_4	-1.3±21.6	49.9±13.5*	20.3±5.5*	23.1±41.6*	0.3±2.2	4.1±10.7	-11.2±10.4	-8.4±169.0	41.6±43.3
F_5	1.2±21.6	81.7±13.5*	-7.5±5.5	542.0±41.6*	1.1±2.2	20.1±10.7	28.2±10.4*	65.8±169.0	193.1±43.3*
F'_1	51.9±21.9*	12.7±13.6	-19.5±5.6*	175.9±42.1*	-3.9±2.2	33.6±10.8*	37.1±10.5*	103.7±170.9	84.2±43.8
F'_2	0.7±21.9	-16.4±13.6	5.7±5.5	-18.4±42.1	-4.7±2.2*	15.8±10.8	-17.4±10.5	-118.8±170.9	43.0±43.8
F'_3	-23.2±21.9	-1.6±13.6	-4.0±5.5	15.8±42.1	1.7±2.2	26.6±10.8*	4.6±10.5	144.2±170.9	6.5±43.8
F'_4	41.6±21.9	-7.6±13.6	-11.6±5.6*	78.4±42.1	-1±2.2	39.8±10.8*	1.8±10.5	-40.7±170.9	-10.7±43.8
$H_{1(1)}$	133.2±60.2*	39.1±37.5	27.6±15.2*	107±115.8	8.2±6.2	88.2±29.8*	56.7±29.0*	487.3±469.9	146.8±120.4
$H_{1(2)}$	54.4±58.7	48.7±36.6	20.0±14.9	92.4±113.0	1.3±6.0	27.0±29.1	60.7±28.3*	243.6±458.7	132.4±117.5
H_{2_1}	52.4±57.5	18.4±35.8	18.1±14.6	87.9±110.6	0.8±5.9	16.1±28.5	32.1±27.7	350.9±448.9	70.0±115.1
H_{2_2}	46.0±57.5	51.0±35.8	19.8±14.6	105.7±110.6	1.7±5.9	6.0±28.5	53.1±27.7	192.8±448.9	100.6±115.1
H_{2_3}	45.9±57.5	23.8±35.8	13.5±14.6	66.1±110.6	2.6±5.9	4.7±28.5	60.6±27.7*	202.7±448.9	119.6±115.1
H_{2_4}	45.7±57.5	27.7±35.8	12.2±14.6	75.7±110.6	4.2±5.9	11.6±28.5	32.2±27.7	242.4±448.9	92.0±115.1
H_{2_5}	34.7±57.5	19.6±35.8	29.4±14.6*	107±110.6	2.3±5.9	10.2±28.5	38.0±27.7	221.6±448.9	61.1±115.1
$H_{2'_1}$	32.6±57.0	27.2±35.5	19.9±14.4	79.6±109.6	1.0±5.9	5.7±28.2	31.2±27.5	217.1±445.0	56.9±114.0
$H_{2'_2}$	30.5±57.0	17.6±35.5	21.8±14.4	94.1±109.6	1.2±5.9	2.5±28.2	30.3±27.5	121.6±445.0	53.5±114.0
$H_{2'_3}$	58.9±57.0	40.3±35.5	15.3±14.4	91.6±109.6	6.0±5.9	16.6±28.2	44.7±27.5	266.3±445.0	95.8±114.0
$H_{2'_4}$	46.4±57.0	20.3±35.5	12.8±14.4	66.4±109.6	0.5±5.9	11.6±28.2	55.8±27.5*	302.8±445.0	126.4±114.0
h^2	-0.7±41.8	37.2±26.0	-0.3±83.7	155.5±80.5	5.6±4.3	4.7±20.7	37.0±20.2	-0.8±326.6	53.1±83.7
E	0.3±2.6	0.3±1.6	0.3±5.2	0.3±5.0	0.3±0.3	0.3±1.3	0.3±1.2	0.3±20.1	0.3±5.2
F_{moyen}	15.3±17.3	21.8±10.4*	38.2±10.8*	81.3±33.2*	-3.2±1.8	25.7±8.6*	1.8±8.3	-16.8±134.8	81.4±34.6*
F'_{moyen}	17.7±17.9	-3.2±10.7	-3.2±11.1	62.9±34.4	-2±1.8	28.9±8.9*	6.5±8.6	22.1±139.6	30.8±35.8
$H_{2_{moyen}}$	43.7±37.5	27.3±22.5	27.3±23.4	86.0±72.2	2.3±3.9	9.5±18.6	42.0±18.1*	235.3±293.1	86.2±75.1

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étandard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g). * : Composante significative au seuil de probabilité de 5%, les valeurs qui ne portent pas de signes ne sont pas significatives.

Pour l'ensemble des caractères mesurés, la différence ($D_1 - D_2$) est inférieure à 0, suggérant une plus grande variabilité chez les testeurs, à l'exception du poids des épis pour lequel la variabilité est plus importante chez les lignées. Les composantes de la variation

génétique, $H_{1(1)}$ et $H_{1(2)}$, associées aux effets de dominance, ne sont significatives que pour le poids des épis des lignées et des testeurs ; la teneur en chlorophylle, la surface de la feuille étendard et le poids de 1000 grains des lignées. Ces résultats sont confirmés par les valeurs positives et significatives des composantes de dominance F moyen, F' moyen et H_2 moyen. Les actions additives et non additives sont impliquées dans l'hérédité de ces caractères. Toutefois, les composantes de dominance sont largement supérieures aux composantes additives ($H > D$), suggérant la prépondérance des effets de dominance (Tableau 15). Ces résultats rejoignent ceux de Mou *et al.* (1994) et Farooq *et al.* (2011), qui ont signalé la prépondérance des effets de dominance sur les effets additifs. Par contre, la durée de la phase végétative, la hauteur de la végétation, le nombre d'épis par plante, le nombre de grains par épi et la biomasse aérienne, chez les lignées et les testeurs ; et le contenu en chlorophylle, la surface de la feuille étendard et le poids de 1000 grains, chez les testeurs, sont largement déterminés par des effets additifs.

L'amélioration des caractéristiques contrôlées par des effets géniques additifs peut débiter en F_2 par sélection entre croisements et à l'intérieur des populations étudiées, alors qu'il est souhaité de retarder la sélection jusqu'à la fixation des effets géniques pour les caractères contrôlés majoritairement par des actions géniques non additives (Bouzerzour, 1998). Les résultats obtenus sont confirmés par les estimations des paramètres F et H_2 . Les valeurs prises par ces deux composantes génétiques, leurs signes, ainsi que leurs significations donnent une indication sur la distribution des gènes dominants et récessifs chez les parents. Pour la teneur en chlorophylle, des valeurs positives et significatives de F sont notées chez les lignées Acsad₉₀₁ et Acsad₁₁₃₅ ; et le testeur Mahon-Démias, suggérant que ces géniteurs portent plus d'allèles dominants que de gènes récessifs pour cette variable.

Ces résultats sont confirmés par la distribution des parents, le long de la droite de régression (Figure 11). Acsad₉₀₁, Acsad₁₁₃₅ et Mahon-Démias se caractérisent par des V_r et W_r faibles, et donc contiennent plus de gènes dominants, alors qu'Acsad₈₉₉ et Hidhab se caractérisent par des valeurs V_r et W_r élevées, et donc ils portent plus d'allèles récessifs. Les parents, Acsad₁₀₆₉, Ain Abid, Rmada et El-Wifak restent intermédiaires pour la distribution des gènes dominants et récessifs.

Des valeurs F , positives et significatives, sont notées pour la durée de la phase végétative, chez toutes les lignées hormis Acsad₈₉₉, dont la valeur prise par le paramètre F est significative et négative. Ceci indique que seule Acsad₈₉₉ porte plus d'allèles récessifs que dominants pour la durée de la phase végétative. Le testeur, Mahon-Démias, porte plus de gènes dominants que

de gènes récessifs pour le contrôle de cette caractéristique. La représentation graphique des Vr et Wr de la durée de la phase végétative confirme les résultats obtenus (Figure 7).

Pour la surface de la feuille étandard, Acsad₉₀₁, Acsad₁₁₃₅ et Acsad₁₀₆₉ portent plus d'allèles dominants, alors que Mahon-Démias et El-Wifak contiennent plus d'allèles récessifs pour cette caractéristique. Acsad₁₁₃₅, Acsad₁₀₆₉, Ain Abid et Mahon-Démias portent plus de gènes dominants, par contre Acsad₉₀₁ et Acsad₈₉₉ contiennent le maximum de gènes récessifs pour la hauteur de la végétation. De même, pour le nombre d'épis par plante, les géniteurs Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉ et Rmada portent plus d'allèles récessifs que dominants.

Pour la variable PMG, les lignées Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉, et Acsad₁₁₃₅ et tous les testeurs, excepté Rmada, contiennent plus de gènes dominants que de récessifs. Acsad₈₉₉, Ain Abid et Mahon-Démias portent également plus de gènes dominants pour le poids des épis et la biomasse aérienne accumulée, alors qu'Acsad₁₁₃₅ porte plus d'allèles récessifs contrôlant ces deux variables.

Pour le nombre de grains par épi, aucun géniteur ne montre des valeurs F ou H_2 significatives, suggérant que les parents croisés portent autant de gènes dominants que récessifs (Tableau 15, Figures 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18 et 19).

La composante environnementale (E) n'est pas significative, indiquant l'effet négligeable de l'environnement dans l'expression des caractères étudiés. Aussi, la composante statistique (h^2) n'est pas significative pour l'ensemble des caractères étudiés, suggérant que la sélection pedigree pourrait être avantageuse pour l'amélioration de ces caractéristiques (Ali *et al.*, 2008).

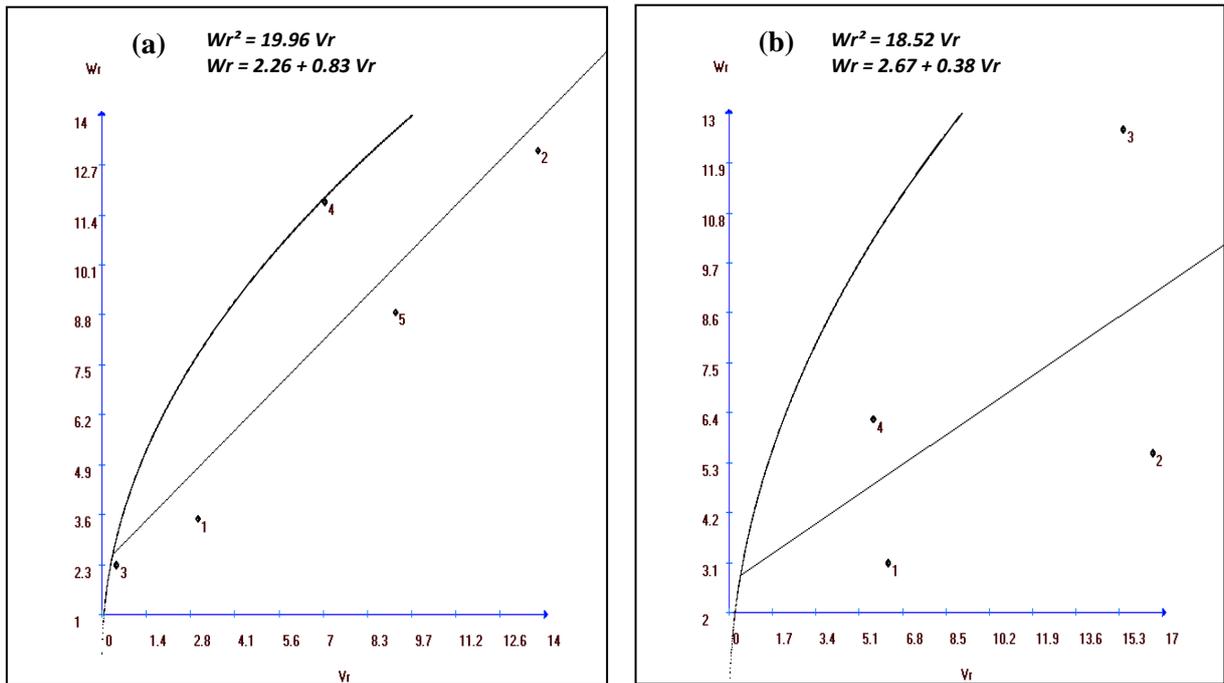


Figure 11. Régression des Wr sur Vr de la teneur en chlorophylle chez les lignées (a) et les testeurs (b).

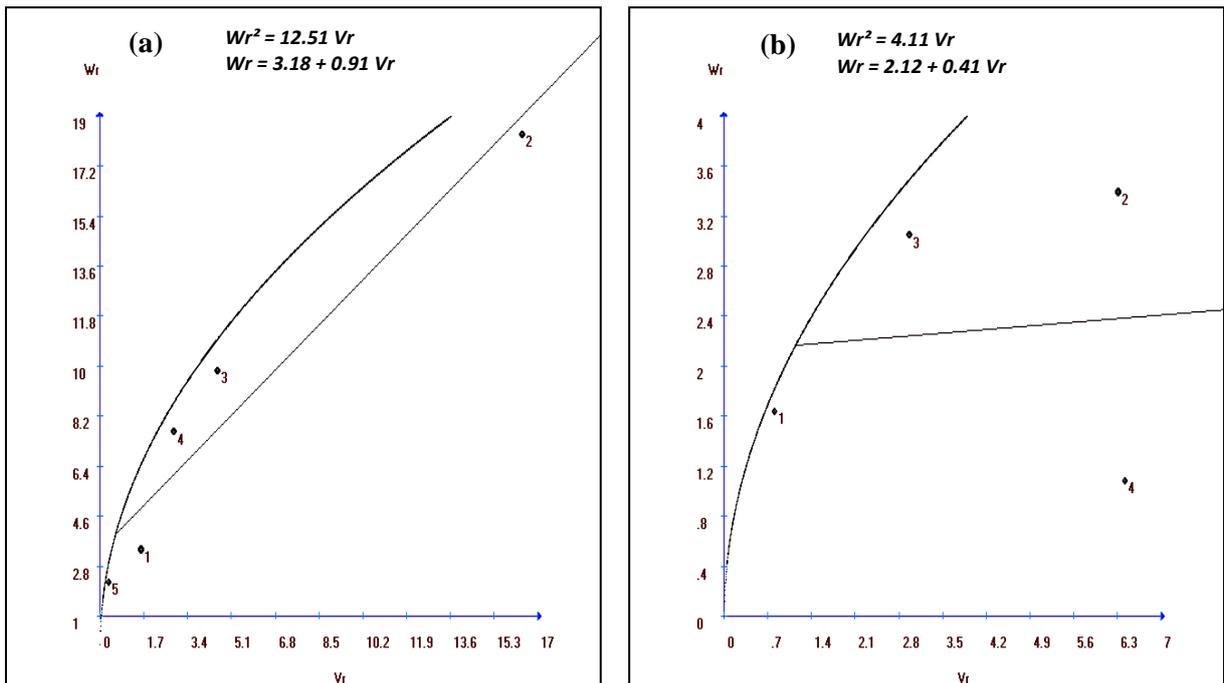


Figure 12. Régression des Wr sur Vr de la durée de la phase végétative chez les lignées (a) et les testeurs (b).

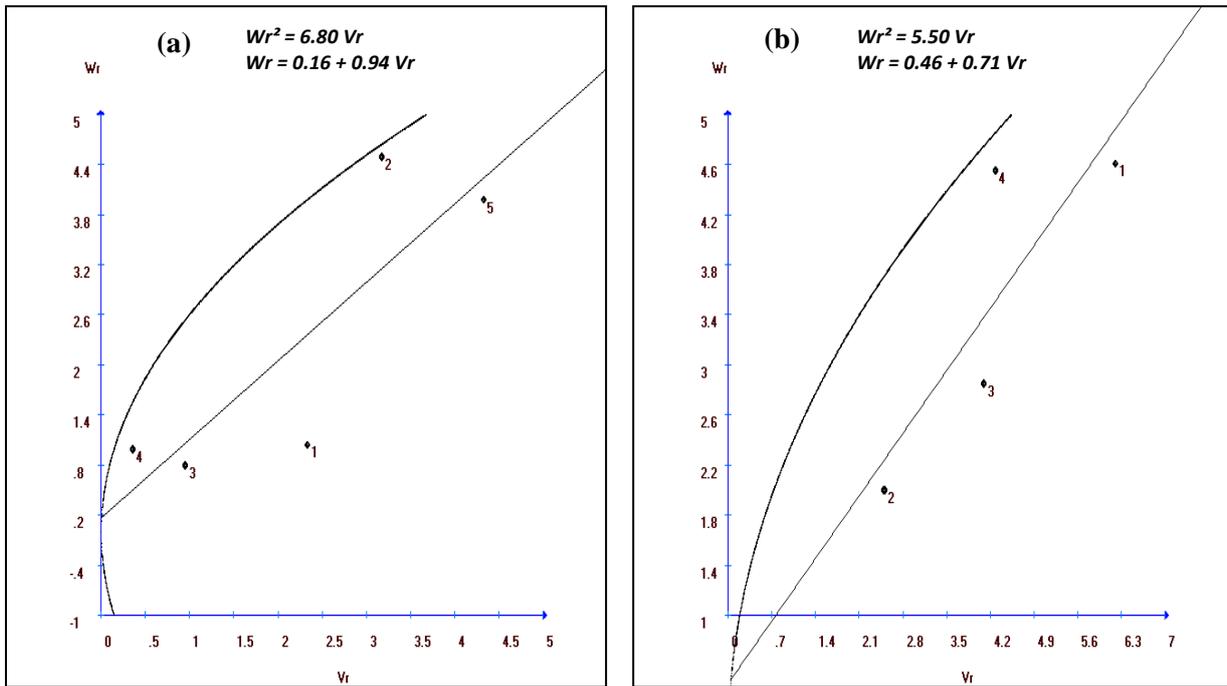


Figure 13. Régression des Wr sur Vr de la surface de la feuille étandard chez les lignées (a) et les testeurs (b).

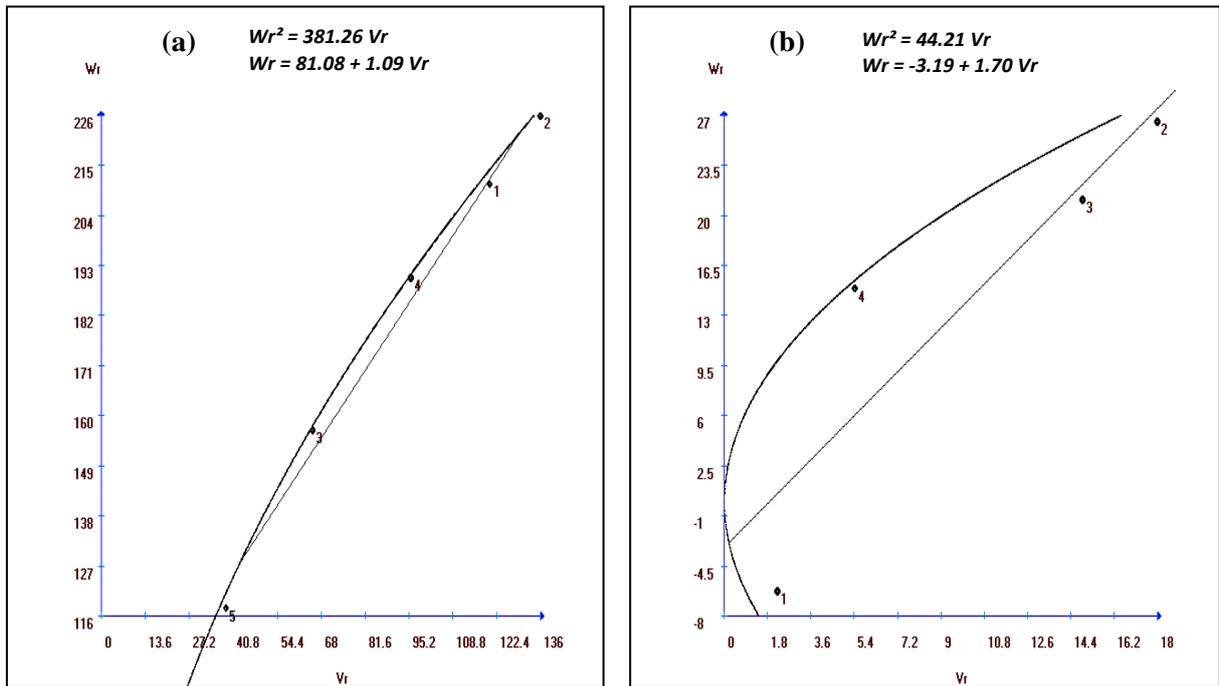


Figure 14. Régression des Wr sur Vr de la hauteur des plantes chez les lignées (a) et les testeurs (b).

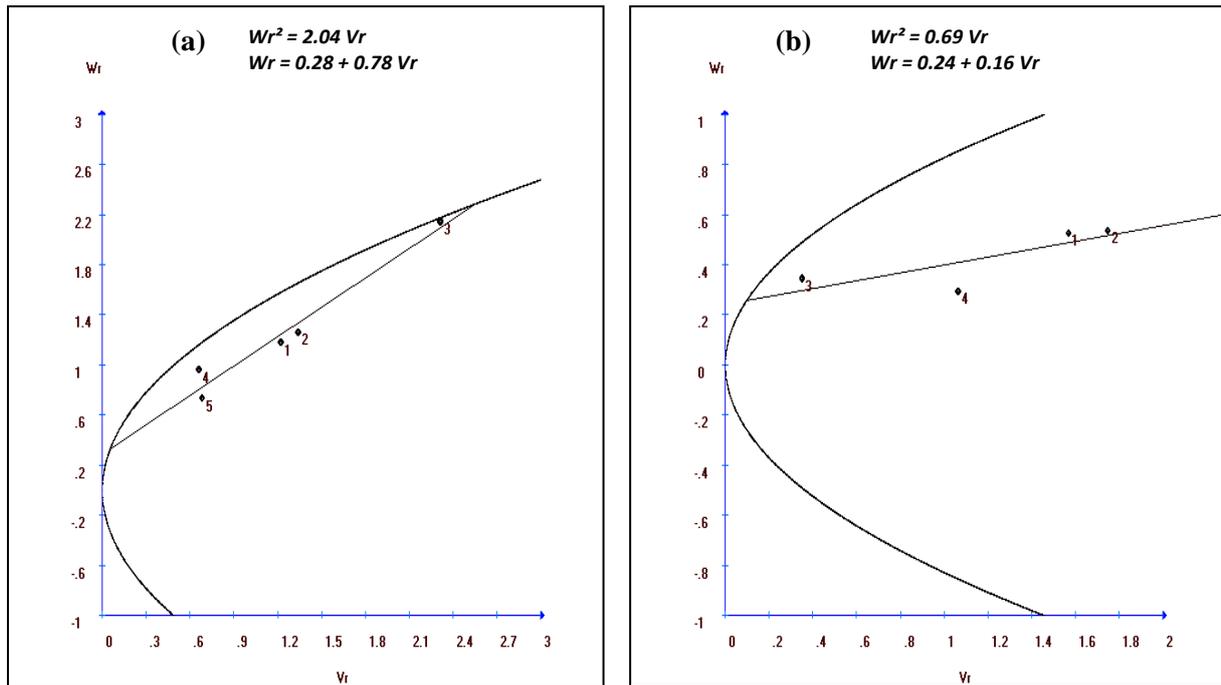


Figure 15. Régression des Wr sur Vr du nombre d'épis par plante chez les lignées (a) et les testeurs (b).

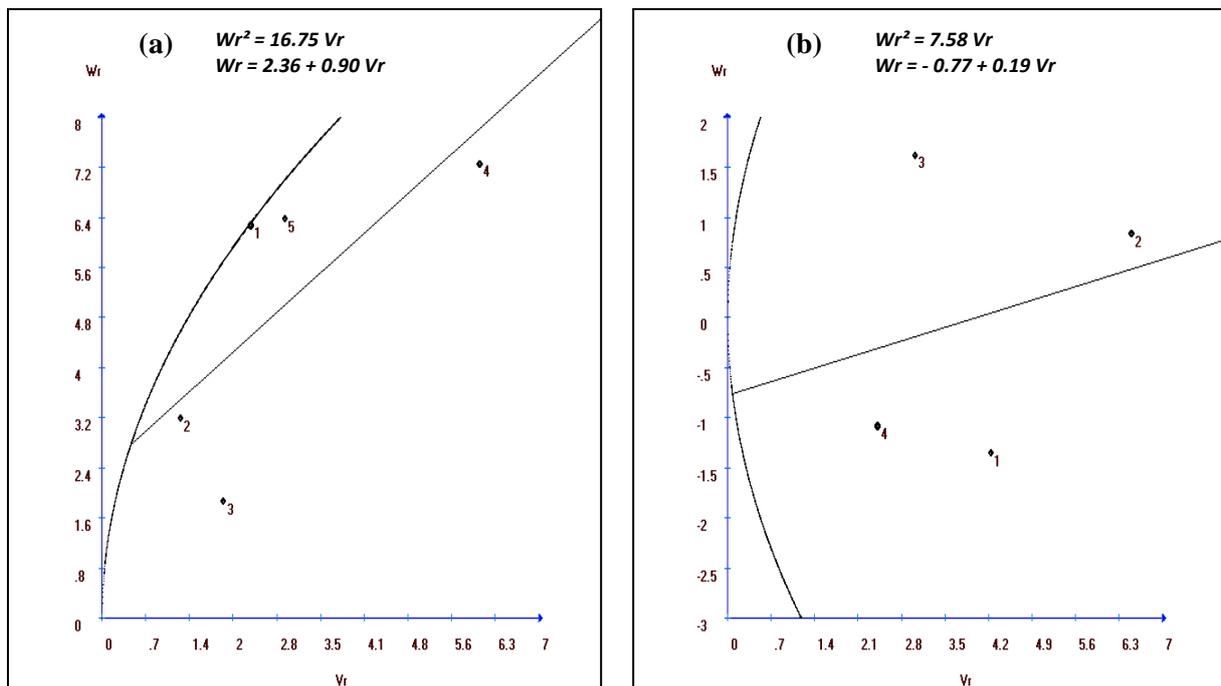


Figure 16. Régression des Wr sur Vr du poids de 1000 grains chez les lignées (a) et les testeurs (b).

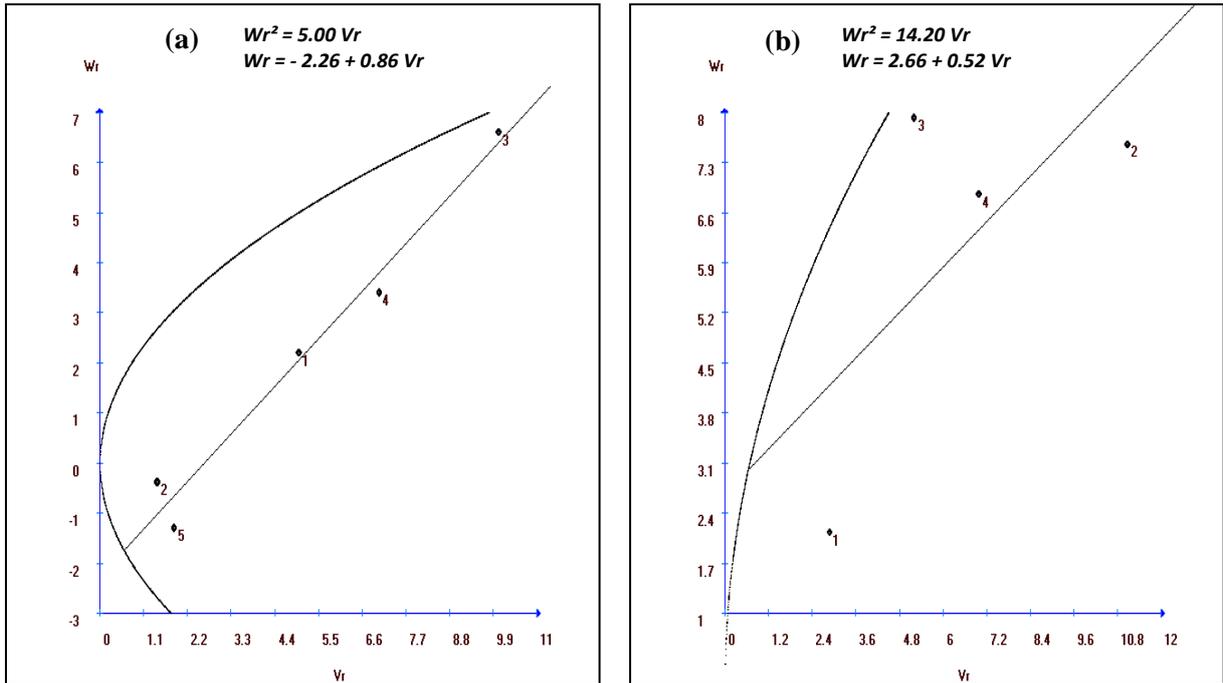


Figure 17. Régression des Wr sur Vr du poids des épis par plante chez les lignées (a) et les testeurs (b).

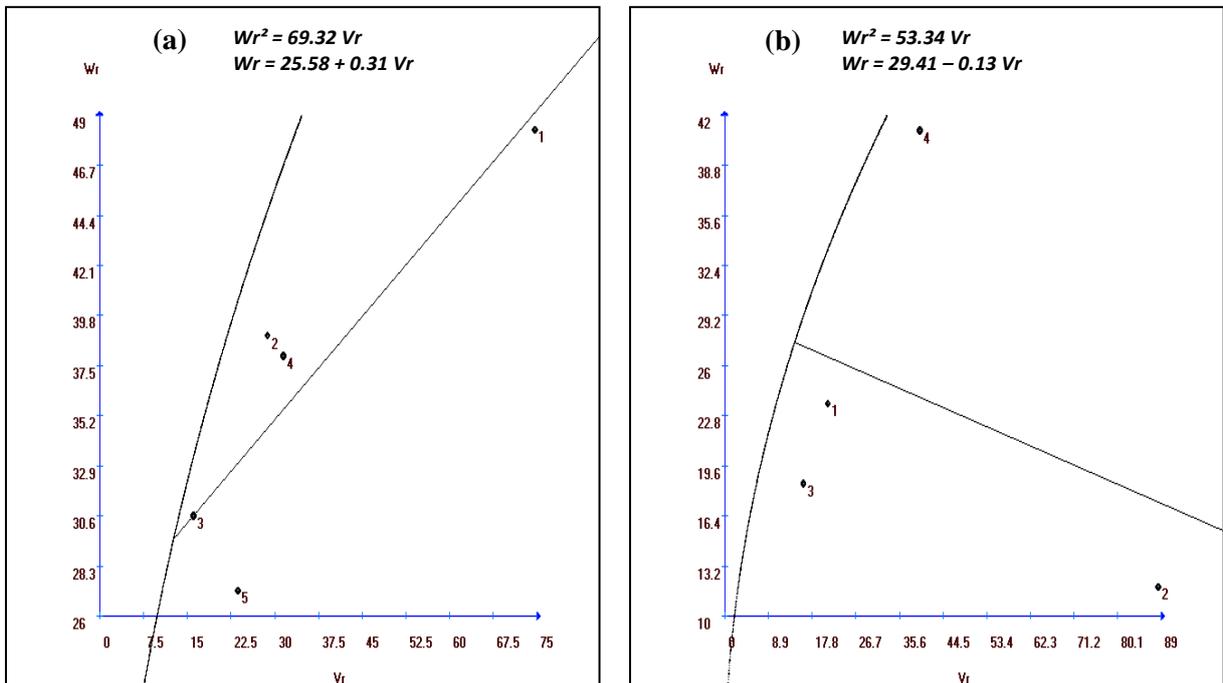


Figure 18. Régression des Wr sur Vr du nombre de grains par épi chez les lignées (a) et les testeurs (b).

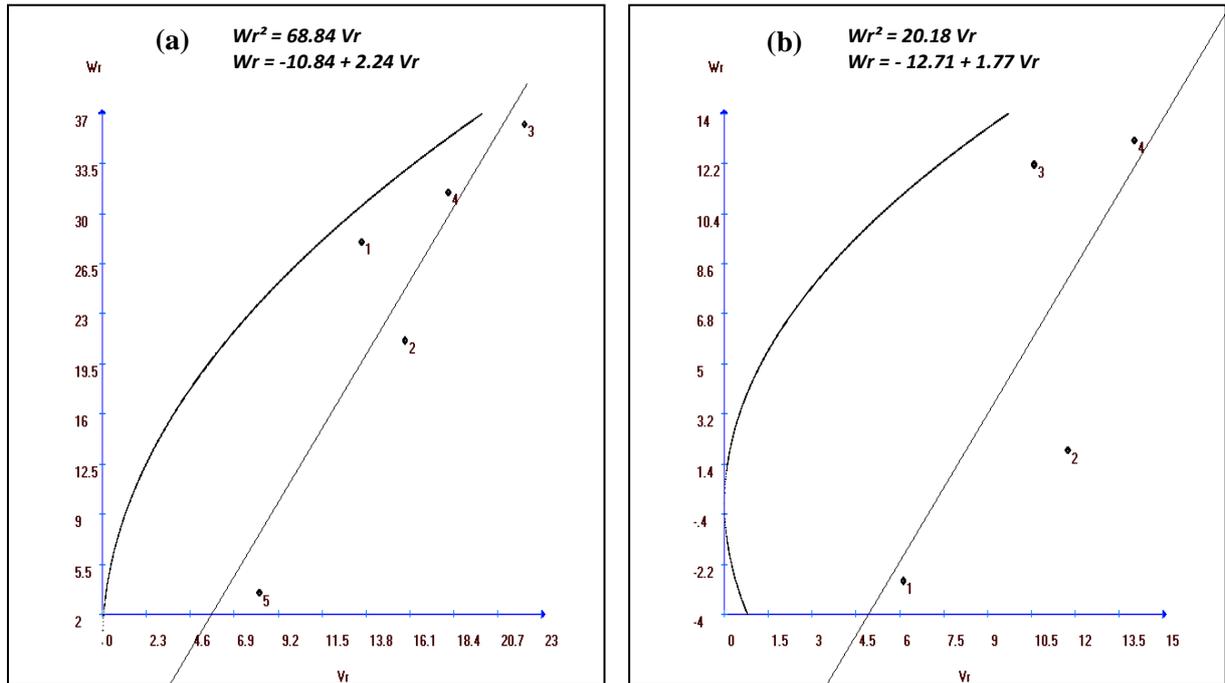


Figure 19. Régression des Wr sur Vr de la biomasse aérienne par plante chez les lignées (a) et les testeurs (b).

2.2.3. PARAMETRES GENETIQUES

Les estimations des différents paramètres génétiques du diallèle partiel sont données au tableau 16. Le degré de dominance mesuré par $(H_1/D_1)^{1/2}$ et $(H_1/D_2)^{1/2}$ prend des valeurs supérieures à l'unité, suggérant la présence de la superdominance dans l'expression de l'ensemble des variables mesurées, hormis la hauteur de la végétation et le nombre d'épis par plante des testeurs, qui montre une dominance partielle. Ces résultats sont en accord avec la position de la droite de régression des covariances des famille de plein frères Wr sur les variances des familles de demi-frères Vr qui est située juste au-dessous de la droite bissectrice, indicatrice de la dominance incomplète pour ces caractères (Figures 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18 et 19).

Toutefois, on note que les suggestions des valeurs des composantes génétiques (Tableau 16) ne corroborent pas celles indiquées par l'analyse graphique Chl, DPV, SF et NGE (Figures 11, 12, 13 et 18) qui suggèrent plus une dominance partielle que totale comme l'indique les valeurs des paramètres génétiques. Cette différence est due à l'hétérozygotie résiduelle impliquée dans l'expression de ces caractères chez les parents croisés comme le suggèrent plusieurs auteurs dont Tahir *et al.* (1995), Khan *et al.* (2009) et Jadoon (2011).

Chowdhry *et al.* (2002) et Shehzad *et al.* (2015) ont rapporté la présence de la superdominance dans le contrôle de l'expression des caractéristiques du blé comme le nombre de grains par épi, le poids de 1000 grains et le rendement en grains par plante. L'action génique de nature additive associée à la dominance partielle a été rapportée pour la hauteur des plantes par Asif *et al.* (2000) et Ojaghi *et al.* (2010), et pour le nombre d'épis par plante par Kaukab *et al.* (2014).

Tableau 16. Paramètres génétiques des caractères mesurés du diallèle partiel.

Paramètre génétique	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO
$H_2/4H_1 (G_1)$	0.20	0.14	0.22	0.23	0.44	0.09	0.17	0.24	0.16
$H_2/4H_1 (G_2)$	0.08	0.17	0.16	0.20	0.07	0.03	0.19	0.12	0.15
$(H_1/D_1)^{1/2} (G_1)$	2.71	3.22	2.31	1.56	4.82	3.49	2.02	3.03	2.72
$(H_1/D_2)^{1/2} (G_2)$	1.67	1.36	1.96	0.49	0.87	1.28	3.61	1.88	1.39
$K_D/K_R (G_1)$	1.61	3.30	2.03	1.55	-0.04	4.13	1.11	0.88	2.49
$K_D/K_R (G_2)$	1.44	0.77	0.53	2.70	0.26	3.68	1.26	1.15	1.80
$(K^+ - K^-)^2/K$	-0.03	1.11	-0.01	0.91	0.63	0.80	1.17	0.00	0.55
h^2/H_2	-0.02	1.36	-0.01	1.81	2.43	0.49	0.88	-0.01	0.61
$r (Wr + Vr/Yr) (G_1)$	0.561	0.148	0.423	-0.899	0.351	-0.799	-0.312	-0.225	-0.894
$r (Wr + Vr/Yr) (G_2)$	0.574	-0.847	0.544	-0.865	0.630	-0.565	-0.371	0.182	-0.920
h^2_{bs}	0.99	0.98	0.97	1.00	1.00	0.92	0.98	0.98	1.00
h^2_{ns}	0.25	0.52	0.28	0.97	0.13	0.31	0.21	0.20	0.52

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g). $H_2/4H_1$: Proportion des gènes avec effets positifs et négatifs, $(H_1/D)^{1/2}$: Degré de dominance, K_D/K_R : Proportion des gènes dominants et des gènes récessifs, $(K^+ - K^-)^2/K$: Direction de dominance, h^2/H_2 : Nombre de gènes, $r (Wr + Vr/Yr)$: Coefficient de corrélation entre les valeurs parentales et l'ordre de dominance des parents, h^2_{bs} : Héritabilité au sens large, h^2_{ns} : Héritabilité au sens étroit.

Le ratio $H_2/4H_1$ prend une valeur inférieure à 0.25, suggérant une distribution inégale des gènes dominants à effets positifs et négatifs chez les deux groupes de parents. Par contre, les allèles positifs qui agissent dans le sens de l'augmentation de la moyenne de la surface de la feuille étendard, la hauteur de la végétation et le nombre de grains par épi ; et les allèles négatifs qui agissent dans le sens contraire sont en proportions égales chez les lignées. Ceci est indiqué par les valeurs prises par le ratio $H_2/4H_1$, qui sont de 0.22, 0.23 et 0.24, respectivement pour la surface de la feuille étendard, la hauteur et le nombre de grains par épi.

La valeur prise par ce ratio pour le nombre d'épis par plante chez les lignées (0.44) est erronée, car théoriquement la valeur maximale de ce paramètre est de 0.25, valeur observée dans le cas où les fréquences des allèles dominants et récessifs sont égales (Singh et Chaudhary, 1985 ; Sharma, 2006). Ces résultats concordent avec la valeur prise par le rapport K_D/K_R qui estime la proportion des gènes dominants et des gènes récessifs. K_D/K_R prend une valeur

supérieure à l'unité pour l'ensemble des caractères mesurés, à l'exception du nombre d'épis par plante chez les deux groupes de parents, et pour la durée de la phase végétative et la surface de la feuille étandard chez les testeurs ; et le nombre de grains par épis chez les lignées.

Ces résultats indiquent la prépondérance des gènes dominants dans le contrôle de ces caractéristiques. Au contraire, une valeur du ratio K_D/K_R , inférieur à 1, suggère que les lignées portent plus d'allèles récessifs contrôlant le nombre de grains par épi et les testeurs contiennent le maximum d'allèles récessifs contrôlant la durée de la phase végétative, et la surface de la feuille étandard. Les deux groupes de parents portent des gènes récessifs responsables de l'expression du nombre d'épis. Ces résultats concordent avec l'indication suggérée par les valeurs des composantes F et H_2 . Des conclusions similaires sont rapportées par Bouzerzour et Djekoun (1998), Kashif *et al.* (2003), Akram *et al.* (2008), Ahmad *et al.* (2011), Yao *et al.* (2011), Metwali *et al.* (2014) et Fellahi *et al.* (2016).

La rapport $(K^+ - K^-)^2/K$ fournit des informations sur la direction de dominance. Ce ratio indique que la dominance agit dans le sens de l'augmentation des valeurs de l'ensemble des caractères mesurés, à l'exception de la teneur en chlorophylle, la surface de la feuille étandard et le nombre de grains par épi, pour lesquels la direction de la dominance est bidirectionnelle. Selon Viana *et al.* (1999), la valeur $(K^+ - K^-)^2/K$ approche zéro quand les fréquences des gènes dominants à effets positifs et négatifs sont égales.

Ces résultats sont confortés par le coefficient de corrélation entre les valeurs moyennes parentales (Yr) et l'ordre de dominance représenté par la somme ($Wr + Vr$). Les résultats montrent une liaison négative appréciable notamment pour la hauteur de la végétation et la biomasse aérienne, chez les deux groupes de parents, suggérant que la dominance agit dans le sens de l'augmentation des valeurs moyennes prises par ces caractéristiques (Figures 20, 21, 22 et 23).

Pour la hauteur de la végétation, l'ordre de dominance chez les lignées est : Ain Abid > Acsad₈₉₉ > Acsad₁₀₆₉ > Acsad₁₁₃₅ > Acsad₉₀₁. Chez les testeurs, l'ordre est : Mahon-Démias > Rmada > El-Wifak > Hidhab. Pour la biomasse l'ordre, chez les lignées, est : Ain Abid > Acsad₈₉₉ > Acsad₁₁₃₅ > Acsad₁₀₆₉ > Acsad₉₀₁. Chez les testeurs, il est : Mahon-Démias > Rmada > Hidhab > El-Wifak. Chez les lignées, Ain Abid et Acsad₉₀₁ présentent les valeurs extrêmes pour l'ensemble des paramètres génétiques estimés. Ain Abid est le géniteur le plus haut (76.60 cm) et présente la valeur de la biomasse aérienne la plus élevée (30.79 g). Il porte la plus grande

proportion de gènes dominants et présente une valeur d'aptitude générale à la combinaison (AGC) significative pour la hauteur des plantes (2.93 cm).

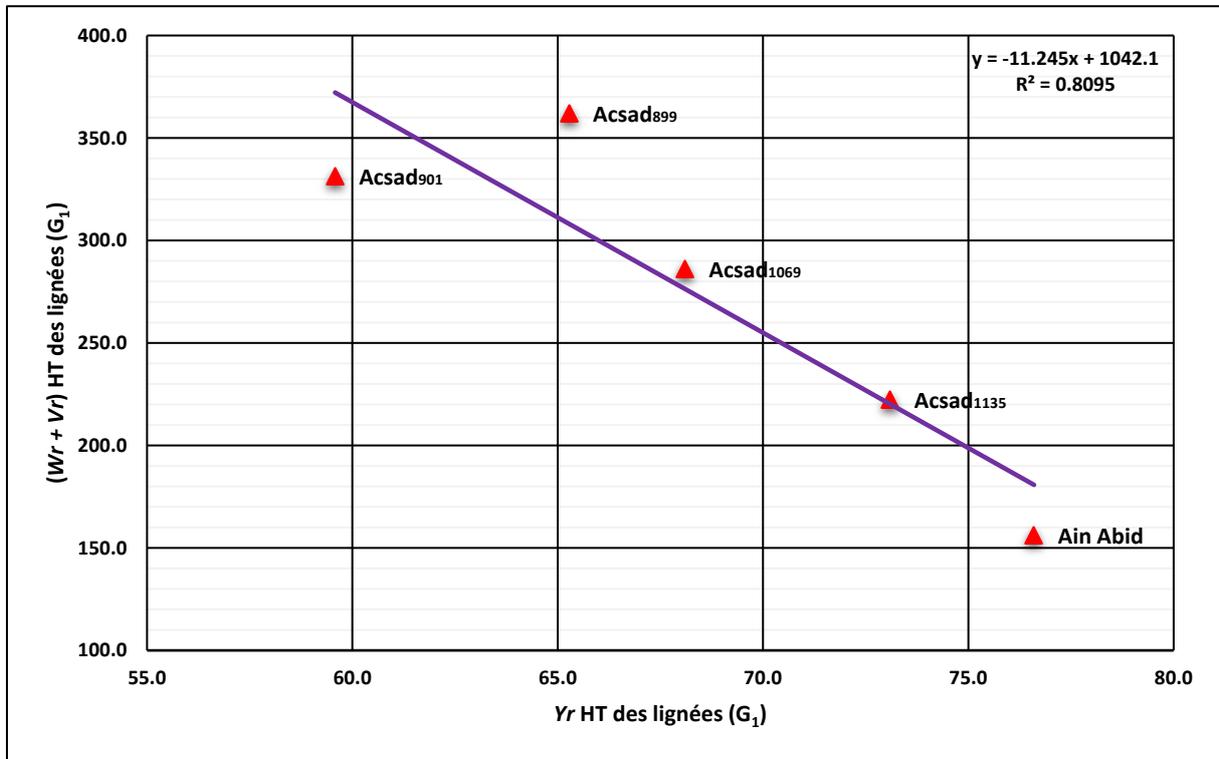


Figure 20. Relations entre $Wr + Vr$ et Yr de la hauteur de la végétation chez les lignées (G_1).

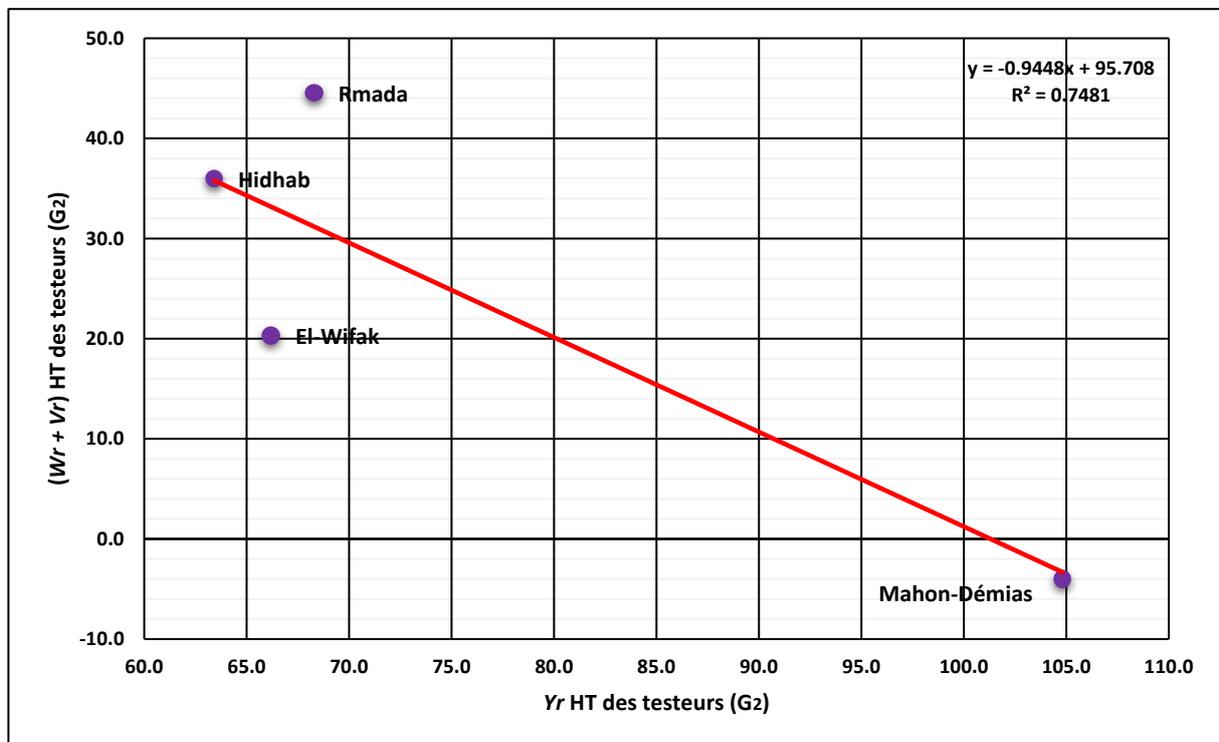


Figure 21. Relations entre $Wr + Vr$ et Yr de la hauteur de la végétation chez les testeurs (G_2).

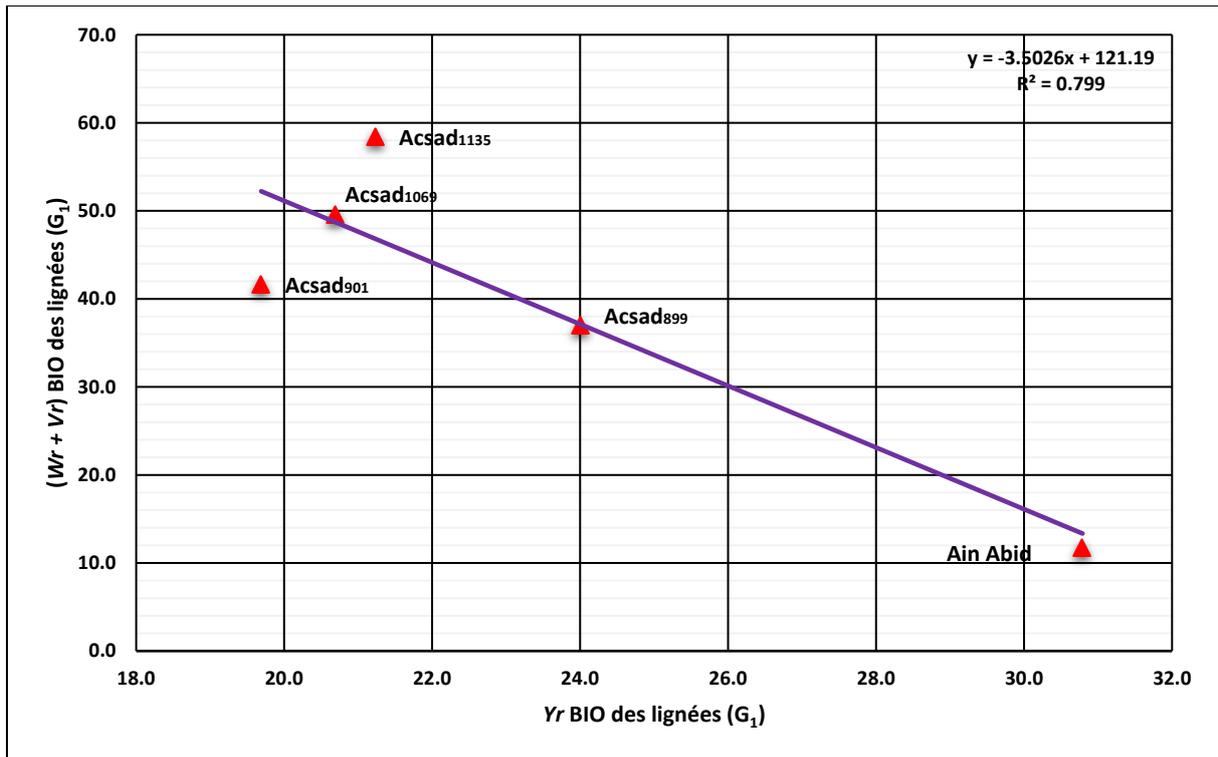


Figure 22. Relations entre $Wr + Vr$ et Yr de la biomasse aérienne chez les lignées (G_1).

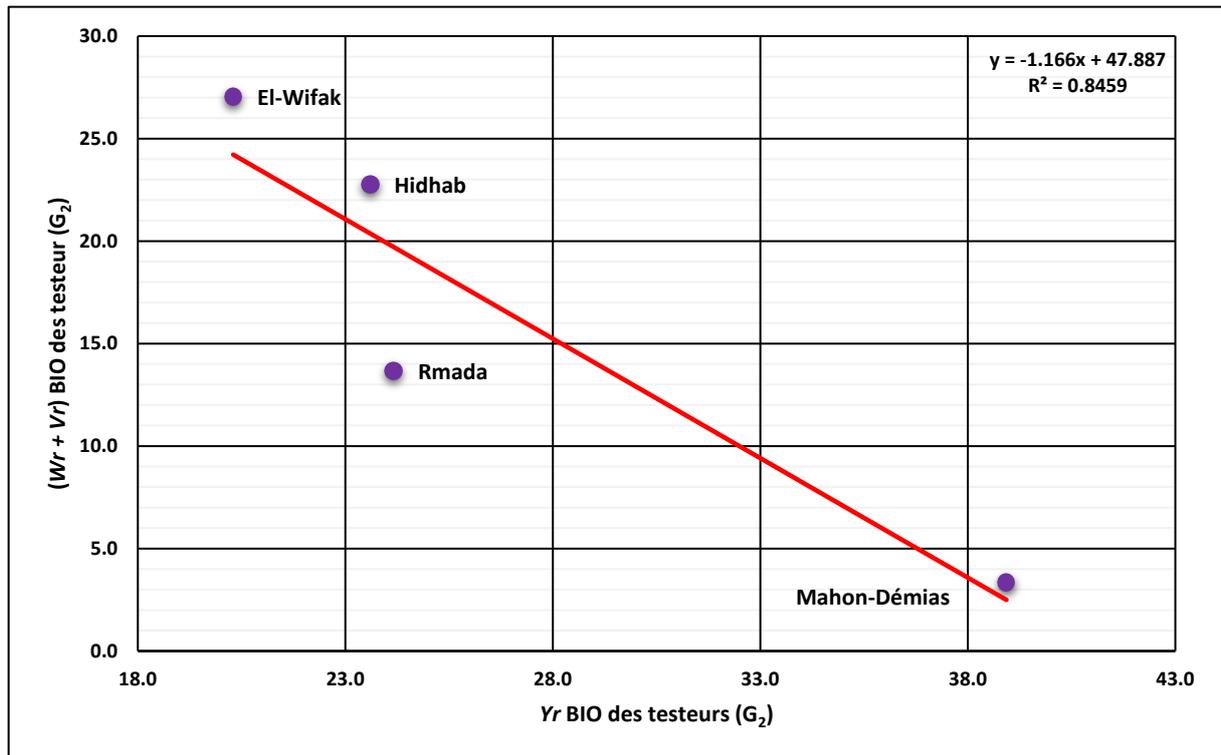


Figure 23. Relations entre $Wr + Vr$ et Yr de la biomasse aérienne chez les testeurs (G_2).

Acsad₉₀₁ est la lignée la plus courte (59.58 cm). Elle présente la plus faible biomasse aérienne accumulée (19.69 g) et contient la plus grande proportion de gènes récessifs avec des

effets d'AGC négatifs et significatifs pour la hauteur de la végétation (-2.67 cm) et la biomasse (-3.75 g) (Tableaux 9 et 11 ; Figures 14a et 19a).

Chez les testeurs, Mahon-Démias et El-Wifak présentent le même comportement qu'Ain Abid et Acsad₉₀₁, respectivement. Le premier est le cultivar le plus haut (104.81 cm), avec la valeur de la biomasse par plante la plus élevée (12.46 g). Il est porteur plus de gènes dominants que récessifs et présente des effets d'AGC positifs et significatifs pour les mêmes variables (13.83 cm pour HT et 4.26 g pour la biomasse). Le second présente la biomasse la plus faible (20.30 g), il contient une plus grande proportion de gènes récessifs avec une AGC négative et significative pour la hauteur de la végétation (-4.34 cm) (Tableaux 9 et 19, Figures 14b et 19b). De ce fait, Ces géniteurs sont capables de transmettre les gènes, favorables et non favorables à l'expression de la hauteur de la végétation et le poids de la plante, à la progéniture.

De faibles liaisons sont notées entre Yr et $Wr + Vr$ pour les autres caractères, suggérant que la dominance agit dans le sens de l'augmentation de la valeur moyenne de ces caractères chez certains parents (dont Ain Abid et Mahon-Démias) et dans le sens contraire chez d'autres parents (dont Acsad₉₀₁ et El-Wifak) du diallèle étudié.

Le rapport h^2/H_2 donne une estimation sur le nombre de groupes de gènes dominants impliqués dans le contrôle génétique ou hérédité des caractères. Les résultats montrent que les caractères étudiés sont gouvernés par un à trois paires de gènes. En effet, selon Hayman (1954), ce rapport sous-estime le nombre de facteurs impliqués dans le contrôle du caractère. Yao *et al.* (2011) et Al-Naggar *et al.* (2015) ont rapporté que les caractères de blé sont contrôlés par un à quatre gènes dominants.

Le succès de toute sélection dans un programme d'amélioration génétique est basé sur la variabilité génétique présente et sur le degré de transmission du caractère ciblé des parents à la descendance, qui est mesuré par le coefficient de détermination génétique de l'héritabilité (Fellahi *et al.*, 2015). D'une façon générale, la valeur prise par l'héritabilité au sens large est élevée pour tous les caractères mesurés.

Selon Acquaaah (2009), l'héritabilité au sens étroit donne une indication plus précise quant à la transmission héréditaire des caractères. La valeur prise par le coefficient de détermination génétique au sens étroit varie selon le caractère. Elle est élevée pour la hauteur de la végétation (0.97), juste moyenne pour la durée de la phase végétative (0.45), le poids de 1000 grains (0.31) et la biomasse aérienne (0.52), et faible pour la teneur en chlorophylle (0.25), la surface de la

feuille étandard (0.28), le nombre d'épis par plante (0.13), le poids des épis (0.21) et le nombre de grains par épi (0.20).

Ces résultats indiquent que seule la sélection sur la base de la hauteur de la végétation et à moindre degré la précocité à l'épiaison, le poids de 1000 grains et celui de la plante peut être entreprise dès la F₂ voir la F₃. Pour les autres caractères comme la chlorophylle, le nombre d'épis, les poids des épis et le nombre de grains par épi, la sélection précoce n'est pas recommandée, suite à la faible contribution de la variance additive à la variance génétique. En raison de la présence des effets de dominance, des valeurs moyennes à faibles de l'héritabilité au sens étroit ont été rapportées pour les composantes de rendement du blé tendre, par Afiah *et al.* (2000), Hassan *et al.* (2013) et Moustafa *et al.* (2013).

CONCLUSION

L'objectif de cette recherche est d'évaluer la variation phénotypique et l'analyse génétique des caractères des parents et des F₂ d'un diallèle partiel entre 5 lignées et 4 testeurs de blé tendre sous conditions climatiques semi-arides. Les résultats indiquent la présence d'une large variabilité génotypique aussi bien au niveau des parents qu'au sein des populations F₂ pour la majorité des variables analysées. Ce résultat justifie l'analyse génétique en vue de l'exploitation de cette variabilité à des fins de sélection pour améliorer le rendement et l'adaptation du blé tendre à la variation des milieux de production des hautes plaines orientales. La variabilité génotypique observée diffère selon les lignées et les testeurs pour les différentes variables mesurées et soumises à l'analyse. En effet, le groupe des testeurs apportent plus de variabilité génétique pour l'ensemble des variables, hormis le poids des épis par plante.

Du point de vue performance moyenne, aucun géniteur, lignée ou testeur, ne présente les meilleures valeurs pour l'ensemble des caractères mesurés. L'analyse des aptitudes à la combinaison a révélé la présence des effets d'AGC et d'ASC significatifs pour plusieurs variables. L'étude des relations AGC-valeurs propres parentales indique que NE, PNE et BIO sont indicateurs d'un bon rendement en grains suite à la corrélation positive et significative entre les AGC et la performance du rendement des parents croisés.

L'analyse génétique du diallèle partiel montre la présence des effets géniques additifs et non additifs dans l'expression des caractères étudiés. La prépondérance de tels effets est variable suivant le caractère mesuré avec une distribution asymétrique des gènes dominants et récessifs chez les parents pour la majorité des variables comme indiquée par le ratio $H_2/4H_1$. Pour la DPV, Acsad₉₀₁ et Acsad₁₁₃₅ ; et le testeur Mahon-Démias, portent plus d'allèles dominants que récessifs. Acsad₈₉₉ porte plus d'allèles récessifs que dominants. Pour la SF, Acsad₉₀₁, Acsad₁₁₃₅ et Acsad₁₀₆₉ portent la plus grande proportion d'allèles dominants, alors que Mahon-Démias et El-Wifak contiennent plus d'allèles récessifs.

Pour la HT, Acsad₁₁₃₅, Acsad₁₀₆₉, Ain Abid et Mahon-Démias portent plus de gènes dominants, par contre Acsad₉₀₁ et Acsad₈₉₉ contiennent le maximum de gènes récessifs. Pour NE, Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉ et Rmada portent plus d'allèles récessifs que dominants. Pour le PMG, Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉, et Acsad₁₁₃₅ et tous les testeurs, excepté Rmada, qui contiennent le maximum de gènes de dominance. Pour les variables PNE et BIO, Acsad₈₉₉, Ain Abid et Mahon-Démias portent également plus de gènes dominants, alors qu'Acsad₁₁₃₅ contient le

maximum d'allèles récessifs. Tous les caractères mesurés sont déterminés majoritairement par des facteurs de dominance.

Les valeurs prises par l'héritabilité au sens étroit sont, élevée pour la HT, et moyennes à faibles pour le reste des caractères. Les résultats de la présente étude indiquent la complexité du système génétique impliqué dans la détermination du rendement et des caractères qui lui sont liés. De ce fait, la meilleure stratégie en matière d'amélioration du blé tendre est de pratiquer la sélection précoce en F₂ voire F₃ pour les caractères à hérédité simple, comme la HT et le NE, et faire avancer le matériel végétal par la méthode bulk, jusqu'à la fixation des effets géniques majeurs de dominance pour les caractères à déterminisme génétique complexe comme le NGE, la BIO et le RDT, et faire une sélection tardive, en F₅ voire F₆, pour améliorer ces caractères d'intérêts.

CHAPITRE III

***HERITABILITE, REPONSE A LA SELECTION ET
CORRELATION GENETIQUE ENTRE CARACTERES DES
GENERATIONS F_2 , F_3 ET F_4 DU DIALLELE PARTIEL***

CHAPITRE III. HERITABILITE, REPONSE A LA SELECTION ET CORRELATION GENETIQUE ENTRE CARACTERES DES GENERATIONS F₂, F₃ ET F₄ DU DIALLELE PARTIEL

ملخص

أجريت هذه الدراسة في الحقل التجريبي التابع للمعهد الوطني الجزائري للبحث الزراعي (INRAA)، وحدة البحث بسطيف، وذلك خلال المواسم الزراعية 2013/12، 2014/13 و 2015/14. الهدف منها هو دراسة الارتباطات الوراثية للصفات المورفولوجية، الفينولوجية، الفسيولوجية والزراعية للأجيال F₂، F₃ و F₄ لتحليل الهجن التبادلية الجزئي عند القمح اللين (*Triticum aestivum* L.)، تقدير الربح الوراثي المتوقع من الانتخاب المبكر في الجيل الثاني F₂ وتحديد الاستجابة في الجيل الرابع F₄ على أساس الصفات المتعلقة بكفاءة المردود ومقاومة الإجهاد اللاحيوي تحت الظروف شبه الجافة. تشير النتائج إلى وجود تباين وراثي معتبر لدى العشائر المدروسة. أظهر الانتخاب المباشر وغير المباشر أحادي الصفة وكذا الانتخاب بمؤشر عند الـ F₂ أن العشائر Acsad₁₁₃₅ x Mahon-، Ain Abid x Hidhab، Ain Abid x Mahon-Démias، Démias، Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias و Acsad₁₁₃₅ x Rmada ذات اهتمام من حيث الأداء. كان الانتخاب على أساس المؤشرات عند الـ F₂ أكثر فعالية لتحسين الأداء مقارنة مع الانتخاب المباشر وغير المباشر أحادي الصفة كما يتضح من خلال قيم الاستجابة للانتخاب المقدر عند الـ F₄. يبدو جليا أن مؤشر Williams أكثر فعالية للانتخاب من أجل المردود بحيث أنه يجلب أفضل قيم الربح الوراثي مقارنة بمؤشرات الانتخاب الأخرى في الجيل الرابع F₄. تتميز الـ 30 سلالة المنتخبة في الـ F₄ عند شدة انتخاب 5٪، و هذا مقارنة بالشاهد Hidhab بزيادات معتبرة في المردود الحبي و باقي الصفات المتعلقة به.

كلمات مفتاحية: *Triticum aestivum*، انتخاب مباشر، انتخاب غير مباشر، مؤشر، استجابة، مردود.

RESUME

La présente recherche a été conduite sur le site expérimental de l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (INRAA), unité de Sétif, au cours des campagnes agricoles 2012/13, 2013/14 et 2014/15. Elle se fixe pour objectifs d'étudier les relations génétiques des caractères morpho-phéno-physiologiques et agronomiques des générations F₂, F₃ et F₄ d'un diallèle partiel de blé tendre (*Triticum aestivum* L.), d'estimer le gain génétique attendu de la sélection précoce en F₂ et de déterminer la réponse à la sélection en F₄ sur la base des caractères liés à la performance de rendement et la tolérance des stress abiotiques sous conditions semi-arides. Les résultats indiquent une variabilité génétique appréciable à l'intérieure des populations évaluées. La sélection monocaractère directe et indirecte, et sur indice pratiquée en F₂ identifie les populations Ain Abid x Mahon-Démias, Ain Abid x Hidhab, Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias, Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias et Acsad₁₁₃₅ x Rmada comme intéressantes en termes de performance. La sélection sur la base des indices s'est révélée plus efficace pour améliorer le rendement comparativement à la sélection monocaractère directe et indirecte faite en F₂ comme indiquée par les valeurs de la réponse à la sélection estimées en F₄. L'indice de Williams est plus efficace pour la sélection pour le rendement. Il apporte les meilleurs gains, en F₄, par rapport aux autres critères de sélection. Les 30 lignées sélectionnées en F₄ à une intensité de 5% se caractérisent, par rapport au témoin Hidhab, par des augmentations appréciables du rendement en grain et des caractères liés.

Mots clés: *Triticum aestivum*, sélection directe, sélection indirecte, indice, réponse, rendement.

ABSTRACT

The present investigation was carried out at the experimental field of the National Agronomic Research Institute of Algeria (INRAA), unit of Setif, during the 2012/13, 2013/14 and 2014/15 cropping seasons. The objective was to study the genetic relationships among morphological, phenological, physiological and agronomic traits between F₂, F₃ and F₄ generations of a partial diallel of bread wheat (*Triticum aestivum* L.), to estimate the genetic gain expected from early selection in F₂ and to determine the response to selection in F₄ based on traits related to yield performance and abiotic stress tolerance under semi-arid conditions. The results indicated appreciable genetic variability among the populations evaluated. Direct and indirect single-trait selection, and selection-based index practiced in F₂ identified Ain Abid x Mahon-Demias, Ain Abid x Hidhab, Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Demias, Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Demias and Acsad₁₁₃₅ x Rmada as best high yielding populations. Selection based-index was more efficient to improve grain yield compared to direct and indirect single-trait selection made F₂ as indicated by selection response estimated in F₄. Williams's index is more efficient to select for grain yield. It brought the highest genetic gain in F₄. Compared to the check cultivar Hidhab, the 30 F₄ selected lines, at 5% selection intensity, were characterized by significant increase in grain yield and yield related traits.

Key words: *Triticum aestivum*, direct selection, indirect selection, index, response, yield.

INTRODUCTION

La majeure partie des emblavures de blé se trouve sur les plaines intérieures et les hauts plateaux caractérisés par une altitude élevée, des hivers relativement froids, un régime pluviométrique insuffisant et irrégulier, des gelées printanières fréquentes, et l'apparition du sirocco en fin de cycle (Benbelkacem, 1996). A ces contraintes climatiques, s'ajoutent les contraintes d'ordre technique qui relèvent de l'utilisation de variétés peu productives et des conduites souvent peu ambitieuses (Fellahi, 2013 ; Hannachi, 2013). La sélection pour une meilleure adaptation aux contraintes environnementales est donc une issue plus prometteuse dans le domaine de l'amélioration génétique de blé. Les sélectionneurs cherchent continuellement à améliorer les méthodes de sélection pour développer, rapidement, des cultivars de blé performants et adaptés. La question posée est faut-il démarrer tôt le processus de sélection ou bien faut-il le retarder ?

La sélection précoce réduit de la variabilité créée mais cible rapidement le génotype recherché, par contre, la sélection tardive maintient la variabilité mais elle augmente le nombre d'années pour se rapprocher du génotype ciblé, ceci, en plus de l'efficacité de la méthode qui est très variable selon le caractère sélectionné. Cette question est très débattue parmi les sélectionneurs parce qu'elle est d'importance. Ainsi Adams *et al.* (2007) mentionnent que, pour des considérations théoriques, la sélection précoce effectuée dès la F₂ est souhaitable pour accélérer le processus de sélection et ainsi maximiser le gain génétique réalisé. Cette approche est bénéfique mais elle reste limitée aux caractères dont le contrôle génétique est moins complexe, donc de type additif, comme les traits liés à la morphologie de la plante, ou la résistance aux maladies ou les caractères de qualité technologique qui sont, généralement, contrôlés par un nombre réduit de facteurs effectifs (Stelling et Ebmeyer, 1990).

Lu *et al.* (2001) ont observé que la variation inter familles F₂ est plus grande que la variation à intra familles, pour le rendement en grains et les caractères de qualités, suggérant que la sélection peut commencer dès la F₂. Chez le blé, l'efficacité de sélection précoce est rapportée, suite aux corrélations positives et significatives entre la F₂ et la F₃, par Pawar *et al.* (1989) et entre la F₂ et la F₃ et la F₃ et la F₄ par Saini et Gautam (1990), pour les caractères tel que le rendement en grains qui est l'objectif principale de la sélection. Toutefois, beaucoup de recherches rendent compte d'une efficacité très faible de la sélection précoce en raison du manque de critères de choix fiables et reproductibles aussi bien dans l'espace (diverses conditions de conduites) que dans le temps (générations successives) (Allard, 1960 ; Sneep,

1977). Ceci est dû au fait que la proportion des plantes portant toutes ou en partie, un nombre élevé d'allèles favorables, diminue rapidement chez les générations tardives par suite de l'effet croissant de l'homozygotie. La sélection directe basée sur le rendement en grains est principalement pratiquée dans les programmes d'amélioration de blé sans tenir compte des caractères adaptatifs qui sont des régulateurs de la production en milieux variables (Slafer et Andrade, 1991 ; Loss et Siddique, 1994 ; Trethowan *et al.*, 2003). Dans ces milieux, la présence d'interactions génotype x environnements réduit l'efficacité d'utilisation du rendement comme seul critère de sélection et complique ainsi les efforts de la sélection (Bouzerzour *et al.*, 1998 ; Benmahammed *et al.*, 2008a).

Les sélectionneurs se tournent vers d'autres caractères qui peuvent être utilisés en parallèle ou indépendamment du rendement dans une approche multi-caractères (Laala *et al.*, 2009). La sélection sur index est une approche, certes complexe mais qui limite des effets négatifs liés à la sélection monocaractère notamment les effets négatifs observés sur les caractères non ciblés par la sélection (effet corrélatifs). Cette approche cible l'amélioration simultanée de plusieurs caractères à la fois dont le caractère principal qui est le rendement en grains (Asif *et al.*, 2003 ; Babar *et al.*, 2007 ; Costa *et al.*, 2008). Plusieurs indices sont proposés pour les sélectionneurs, tels celui de Smith (1936) et Hazel (1943), de Williams (1962), de Pesek et Baker (1969), de Mulamba et Mock (1978), de Subandi *et al.* (1973), d'Elston (1963) et celui de Cruz (2006).

L'objectif de la présente recherche est de : (i) évaluer la variabilité phénotypique des populations F₂, F₃ et F₄ d'un diallèle partiel de blé tendre (*Triticum aestivum* L.), (ii) étudier l'héritabilité et les relations entre caractères de ces générations, (iii) déterminer l'efficacité de la sélection précoce pratiquée en F₂, et (iv) estimer le gain génétique de la sélection pratiquée sur la base des caractères liés à la performance de rendement et à la tolérance des stress abiotiques des zones semi-arides.

MATERIEL ET METHODES

1. MATERIEL VEGETAL ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Le matériel végétal de cette étude est constitué de 609 géotypes dont 9 parents et 600 lignées F₂ développées suivant le dispositif de croisement Lignées x Testeurs. Durant la campagne 2012/13, 30 lignées ont été retenues aléatoirement par croisement en F₂. Les lignées retenues ont été semées au cours de la campagne agricole 2013/14 pour produire la génération F₃. Les lignées F₃ sont récoltées en bulk et semées avec les parents au cours de la campagne 2014/15 pour produire la génération F₄. Les lignées des générations F₃ et F₄ ont été semées dans un dispositif en blocs complètement randomisés avec trois répétitions (Tableau 17). La parcelle élémentaire fait 1 rang de 2 m de long. L'espacement entre les rangs est de 20 cm.

Tableau 17. Randomisation en plein champs des lignées parentales et des populations descendantes F₃ et F₄ évaluées au cours des campagnes 2013/14 et 2014/15.

	Parent /croisement	Rep I	Rep II	Rep III
Lignée (L)	Acsad ₉₀₁	1	34	62
Lignée (L)	Acsad ₈₉₉	2	48	67
Lignée (L)	Acsad ₁₁₃₅	3	42	73
Lignée (L)	Acsad ₁₀₆₉	4	53	81
Lignée (L)	Ain Abid	5	57	68
Testeur (T)	Mahon-Démias	6	49	77
Testeur (T)	Rmada	7	35	74
Testeur (T)	Hidhab	8	30	63
Testeur (T)	El-Wifak	9	54	86
L x T	Acsad ₉₀₁ x Mahon-Démias	10	43	82
L x T	Acsad ₉₀₁ x Rmada	11	36	69
L x T	Acsad ₉₀₁ x Hidhab	12	58	76
L x T	Acsad ₉₀₁ x El-Wifak	13	50	64
L x T	Acsad ₈₉₉ x Mahon Démias	14	44	80
L x T	Acsad ₈₉₉ x Rmada	15	37	87
L x T	Acsad ₈₉₉ x Hidhab	16	55	70
L x T	Acsad ₈₉₉ x El-Wifak	17	45	59
L x T	Acsad ₁₁₃₅ x Mahon-Démias	18	31	85
L x T	Acsad ₁₁₃₅ x Rmada	19	38	78
L x T	Acsad ₁₁₃₅ x Hidhab	20	56	65
L x T	Acsad ₁₁₃₅ x El-Wifak	21	46	83
L x T	Acsad ₁₀₆₉ x Mahon-Démias	22	51	60
L x T	Acsad ₁₀₆₉ x Rmada	23	39	71
L x T	Acsad ₁₀₆₉ x Hidhab	24	32	75
L x T	Acsad ₁₀₆₉ x El-Wifak	25	47	79
L x T	Ain Abid x Mahon-Démias	26	40	66
L x T	Ain Abid x Rmada	27	52	84
L x T	Ain Abid x Hidhab	28	33	72
L x T	Ain Abid x El-Wifak	29	41	61

Les techniques culturales appliquées sont celles préconisées pour la culture de blé tendre. Le précédent cultural au cours des deux campagnes est une jachère travaillée. Les essais sont fertilisés avec 100 kg ha⁻¹ de superphosphate à 46%, avant le semis, et 75 kg ha⁻¹ d'urée à 35%, au stade tallage. Le contrôle des mauvaises herbes est fait chimiquement avec du GranStar (*Tribenuron méthyle*) à raison de 12 g ha⁻¹.

2. MESURES ET NOTATIONS

Les différentes mesures et notations sont déterminées à partir de la récolte d'un bottillon de végétation provenant d'un segment de 50 cm par lignée pour les 9 lignées parentales et les 600 populations F₃ et F₄ descendantes, puis rapportées au mètre carré (m²). Elles ont porté sur la détermination de :

- ✓ La surface de la feuille étandard (SF, cm²),
- ✓ La durée de la phase végétative (DPV, jours),
- ✓ La hauteur de la végétation (HT, cm),
- ✓ Le nombre d'épis (NE, m²),
- ✓ Le poids des épis (PNE, g/m²),
- ✓ Le poids de 1000 grains (PMG, g),
- ✓ Le nombre de grains par épi (NGE),
- ✓ La biomasse aérienne (BIO, g/m²),
- ✓ Le rendement en grains (RDT, g/m²),
- ✓ La teneur en chlorophylle (Chl, Spad) est déterminée au stade épiaison à l'aide d'un chlorophylle-mètre portable type SPAD-502 (Minolta Camera Co., Osaka, Japon),
- ✓ La température du couvert végétal (TCV, °C) est mesurée au stade épiaison avec un thermomètre portable à infrarouge modèle Sixth Sense LT300 IRT,
- ✓ L'indice de récolte (HI, %) est déterminé par le rapport du rendement en grains sur la biomasse mesurée à maturité.

3. ANALYSE STATISTIQUE DES DONNEES

3.1. ANALYSE DE LA VARIANCE ET COMPARAISON DES MOYENNES

Les analyses de la variance (ANOVA) par génération et croisement sont effectuées sur les données collectées en F₃ et F₄ en utilisant le modèle additif suivant :

$$Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + \varepsilon_{ij}$$

Où :

Y_{ij} : Valeur observée du génotype i sur le bloc j

μ : Moyenne générale de l'expérience

G_i : Effet du génotype i

B_j : Effet du bloc j

ε_{ij} : Effet dû à l'erreur expérimentale

L'analyse de la variance a été effectuée avec les moyennes de 10 plantes par répétition pour tester l'effet génotype. Les différentes sources de variation, le carré moyen des écarts et le test F de ce modèle sont indiqués au tableau 18.

Tableau 18. Squelette de l'analyse de la variance du modèle additif adopté (McIntosh, 1983).

Source de variation	ddl	CME	F
Bloc	$b-1$	$M1$	$M1/M6$
Génotype	$g-1$	$M2$	$M2/M6$
Parents	$P-1$	$M3$	$M3/M6$
F _n	$n-1$	$M4$	$M4/M6$
Parents vs. F _n	1	$M5$	$M5/M6$
Résiduelle	$(g-1)(b-1)$	$M6$	--
Totale	$bg-1$	--	--

Les différences entre les moyennes des caractères ayant montré un effet génotype significatif sont testées en comparaison à la plus petite différence significative (Ppds) au seuil de probabilité de 5% selon Steel et Torrie (1982) :

$$Ppds_{5\%} = t_{5\%} \sqrt{\frac{2\sigma_e^2}{b}}$$

Où :

$t_{5\%}$: Valeur tabulée du test t au seuil de 5% pour $(g-1)(b-1)$ degrés de liberté de la résiduelle

σ^2_e : Résiduelle de l'analyse de la variance de la variable considérée

b : Nombre de répétitions

3.2. VARIABILITES PHENOTYPIQUE ET GENOTYPIQUE

Les coefficients de la variabilité phénotypique (CV_P), génotypique (CV_G) et environnementale sont calculés par caractère par :

$$CV_P = 100 \times \left(\sqrt{\sigma^2_P / \bar{X}} \right)$$

$$CV_G = 100 \times \left(\sqrt{\sigma^2_G / \bar{X}} \right)$$

Où :

σ^2_P : Variance phénotypique

σ^2_G : Variance génétique

\bar{X} : Moyenne générale du caractère

3.3. GAIN DE LA SELECTION PRECOCE EN F_2

3.3.1. SELECTION DIRECTE ET INDIRECTE

3.3.1.1. SELECTION DIRECTE

Le gain attendu de la sélection directe est déduit pour chaque caractère par l'équation suivante d'Eberhart (1970) :

$$\Delta G_i = h^2_i \times S_i = h^2_i \times (\bar{X}_{si} - \bar{X}_{0i})$$

Où :

ΔG_i : Gain attendu de la sélection directe du caractère i

h^2_i : Héritabilité au sens large du caractère i

S_i : Différentielle de sélection du caractère i

\bar{X}_{si} : Moyenne des individus sélectionnés sur la base du caractère i

\bar{X}_{0i} : Moyenne du caractère i de la population en ségrégation

Le gain attendu de la sélection directe, exprimé en pourcentage de la moyenne de la population, est donné par :

$$\Delta G_i \% = (\Delta G_i \times 100) / \bar{X}_{0i}$$

3.3.1.2. SELECTION INDIRECTE

La réponse corrélative du caractère j lorsque le caractère i est sélectionné donne une information sur le gain de sélection indirecte. Il est déterminé par l'équation (Eberhart, 1970):

$$GS_{j(i)} = h^2_j \times (\bar{X}_{ij} - \bar{X}_{0j}) = h^2_j \times DS_{j(i)}$$

Où :

$GS_{j(i)}$: Gain attendu de la sélection du caractère j pratiquée sur le caractère i

\bar{X}_{sj} : Moyenne du caractère j des individus sélectionnés sur la base du caractère i

\bar{X}_{0j} : Moyenne générale du caractère j

h^2_j : Héritabilité du caractère j

$DS_{j(i)}$: Différentielle de la sélection indirecte du caractère j , basée sur le caractère i

Le gain de sélection en pourcentage de la moyenne est donné par :

$$GS_{j(i)}\% = (GS_{j(i)} \times 100) / \bar{X}_{0i}$$

Dans l'analyse des résultats fournis par la sélection directe et indirecte faite individuellement pour chaque caractère, un seul caractère est considéré comme principal avec un poids économique égal à un. Les autres caractères sont considérés comme secondaires, avec un poids égal à zéro.

3.3.2. SELECTION SUR INDICE

Les indices de sélection sont utilisés avec comme objectif l'amélioration du rendement en grains tout en tenant en compte des informations sur les autres caractères qui lui sont liés. Ils permettent donc une meilleure classification des génotypes. Plusieurs indices sont proposés pour l'amélioration génétique des caractères quantitatifs (Lin, 1978). Dans la présente recherche, le gain de sélection est estimé en F_2 en utilisant plusieurs indices.

3.3.2.1. INDICE DE SMITH (1936) ET HAZEL (1943)

L'indice classique proposé par Smith (1936) et Hazel (1943) consiste à la combinaison linéaire de plusieurs traits d'importance économique dont les coefficients de pondération sont estimés afin de maximiser la corrélation entre l'indice et l'agrégat génotypique. Cet agrégat est établi par une autre combinaison linéaire, impliquant les valeurs génétiques, qui sont pondérées

pour leurs valeurs économiques respectives. L'indice de sélection (I) et l'agrégat génotypique (H) sont décrits comme suit :

$$I = b_1y_1 + b_2y_2 + \dots + b_ny_n = \sum_{i=1}^n b_iy_i = y'b$$

$$H = a_1g_1 + a_2g_2 + \dots + a_ng_n = \sum_{i=1}^n a_i g_i = g'b$$

Où :

I : Indice de sélection

H : Agrégat génotypique

n : Nombre de caractères évalués

b' : Vecteur de dimension ($1 \times n$) des coefficients de pondération de l'indice de sélection

à estimer

x : Matrice de dimension ($n \times p$) des valeurs moyennes des caractères

a' : Vecteur de dimension ($1 \times n$) des poids économiques précédemment établies

g : Matrice de dimension ($n \times p$) des valeurs génétiques inconnues des n caractères considérés

Pour estimer l'indice de sélection de chaque famille, il est nécessaire de déterminer le vecteur b , cette dernière est obtenue de telle sorte que la corrélation entre I et H est maximisée. Ainsi :

$$b = P^{-1} \times G a$$

Où :

b : Estimateur de vecteur de dimension ($n \times 1$) des coefficients de pondération de l'indice de sélection

P : Matrice de dimension ($n \times n$) des variances et covariances phénotypiques entre caractères

G : Matrice de dimension ($n \times n$) des variances et covariances génétiques entre caractères

Le gain attendu pour le caractère j lorsque la sélection est pratiquée sur indice est exprimé par :

$$\Delta g_{j(I)} = h^2_j \times DS_{j(I)}$$

Où :

$\Delta g_{j(I)}$: Gain attendu de sélection du caractère j , avec une sélection basée sur l'indice I

h^2_j : Héritabilité du caractère j

DS_i : Différentielle de sélection du caractère i lorsque la sélection est pratiquée sur l'indice I

3.3.2.2. INDICE DE WILLIAMS (1962)

L'indice de base de Williams (1962) repose sur la combinaison linéaire des valeurs moyennes phénotypiques des caractères étudiés. La sélection est faite par pondération directe des valeurs phénotypiques par leurs poids économiques respectifs, afin d'éviter les interférences provenant des inexactitudes des covariances phénotypiques et génotypiques. Cet indice est donné par :

$$I = a_1 y_1 + a_2 y_2 + \dots + a_n y_n = \sum_{i=1}^n a_i y_i = y' a$$

Où :

y : Moyennes phénotypiques des caractères étudiés

a : Valeurs économiques de ces caractères

3.3.2.3. INDICE DE PESEK ET BAKER (1969)

Compte tenu de la difficulté d'établir les poids économiques des caractères, Pesek et Baker (1969) ont suggéré un indice dont les poids ont été remplacés par les gains génétiques souhaités pour chaque caractère. Cet indice est donc basé sur le gain attendu des caractères évalués, sa détermination est donc plus facile :

$$\Delta_g = \frac{G \hat{b}_i}{\hat{\sigma}_I}$$

Où :

Δ_g : Gain de sélection estimé par l'indice

G : Matrice ($n \times n$) des variances et covariances génétiques entre les caractères évalués

b : Vecteur ($1 \times n$) des coefficients de pondération des caractères de l'indice de sélection à estimer

i : Différentielle de sélection en unités d'écart-type de l'indice I

$\hat{\sigma}I$: Ecart type de l'indice I

Si Δ_g est remplacé par : Δg_d , qui est le vecteur des gains désirés, et en éliminant $\frac{i}{\hat{\sigma}I}$, qui ne modifie pas la proportion des coefficients b , b peut être estimé par l'expression :

$$\hat{b} = G^{-1}G\Delta g_d$$

Les estimations des coefficients b'_i permettent la maximisation des gains de chaque caractère, selon l'importance établie par le sélectionneur.

3.3.2.4. INDICE DE MULAMBA ET MOCK (1978)

L'indice de la « somme des rangs » développé par Mulamba et Mock (1978) consiste à classer les génotypes pour chacun des caractères étudiés. Il est donc obtenu pour chaque caractère, après la mise en ordre des génotypes évalués dans la direction souhaitée, en ajoutant les notes de chaque génotype comme suit :

$$I = r_1 + r_2 + \dots + r_n$$

Où :

I : Indice de sélection pour un individu ou une famille particulière

r_j : Classification ou arrangement d'un individu par rapport au $j^{\text{ème}}$ caractère

n : Nombre de caractères pris en compte dans l'indice

De plus, le sélectionneur a la possibilité d'attribuer à chacun des caractères étudiés un poids économique spécifique p , à préciser. Ainsi, il en résulte que :

$$I = p_1r_1 + p_2r_2 + \dots + p_nr_n$$

3.3.2.5. INDICE DE SUBANDI ET AL. (1973)

L'indice multiplicatif de Subandi *et al.* (1973) est estimé selon le modèle suivant :

$$I = y_1^{k_1} y_2^{k_2} \dots y_n^{k_n}$$

Où :

y_j : Moyenne du caractère j

k_j : Proportionnalité relative, qui est égale à 1 si l'on considère la relation directe entre l'indice et le caractère, ou -1 si elle est inversée

3.3.2.6. INDICE DE CRUZ (2006)

L'indice de la distance génotype-idéotype décrit par Cruz (2006) utilise les valeurs moyennes phénotypiques transformées des individus sous sélection et la valeur optimale ciblée. Ces valeurs sont ensuite normalisées et pondérées par les coefficients de pondération (poids) attribués à chaque caractère par le sélectionneur pour obtenir le Y_{ij} et les valeurs VO_j comme indiqué ci-dessous :

$$Y_{ij} = \sqrt{a_j} \frac{Y_{ij}}{S(Y_j)}$$

$$VO_j = \sqrt{a_j} \frac{VO_j}{S(Y_j)}$$

Où :

Y_{ij} : Valeur moyenne phénotypique transformée du $j^{\text{ème}}$ caractère du génotype i

VO_j : Valeur optimale présentée par le génotype, sous sélection

a_j : Poids ou valeur économique du caractère

$S(Y_j)$: Ecart-type des valeurs moyennes phénotypiques transformés ou standardisés

Les valeurs de l'indice (*DGI*) exprimées par les distances génotypes-idiotypes sont ensuite calculées par :

$$I_{DGI} = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{j=1}^n (Y_{ij} - VO_j)^2}$$

Où :

n : Nombre de caractères inclus dans l'indice

a_j : Importance relative du $j^{\text{ème}}$ caractère

Sur la base de cet indice, les meilleurs génotypes sont identifiés et les gains de sélection sont calculés.

3.4. HERITABILITE AUX SENS LARGE ET ETROIT

Le coefficient de détermination de l'héritabilité au sens large (h^2_{bs}) est déterminé selon Acquaaah (2009) par le rapport de la variance génétique (σ^2_G) à la variance phénotypique (σ^2_P) :

$$h^2_{bs} = \sigma^2_G / \sigma^2_P$$

Où :

σ^2_P : Variance phénotypique

σ^2_G : Variance génétique

L'héritabilité au sens étroit (h^2_{ns}) est déterminée par la méthode de régression parents-descendants selon Frey et Horner (1957) et Smith et Kinman (1965).

3.5. CORRELATIONS INTER GENERATIONS F₂, F₃ ET F₄

Les coefficients de corrélations phénotypiques (r_P), génotypiques (r_G) et environnementales (r_E) sont calculés entre les générations F₂, F₃ et F₄ pour un même caractère. Ces corrélations donnent une idée sur les caractères susceptibles d'être utilisés comme critères de sélection. Les coefficients de corrélation sont calculés par les formules suivantes :

$$r_P = \frac{Cov_P(xy)}{\sqrt{\sigma_P^2(x) \times \sigma_P^2(y)}}$$

$$r_G = \frac{Cov_g(xy)}{\sqrt{\sigma_G^2(x) \times \sigma_G^2(y)}}$$

$$r_E = \frac{Cov_E(xy)}{\sqrt{\sigma_E^2(x) \times \sigma_E^2(y)}}$$

Les covariances Cov_P , Cov_G et Cov_E sont déduites par décomposition des espérances moyennes attendues de l'analyse de la covariance de la paire des caractères analysés (Weber and Moorthy, 1952). La signification des coefficients de corrélations phénotypiques et génotypiques est testée par rapport aux valeurs de la table du r , avec $n-2$ degré de liberté au seuil de probabilité de 5%. Les analyses statistiques et génétiques sont faites par le logiciel Genes, version 2014.6.1 (Cruz, 2013).

RESULTATS ET DISCUSSION

1. CONDITIONS CLIMATIQUES

Du point de vue pluviométrie, les trois campagnes d'étude ont enregistré des cumuls de septembre à juin de 427.4, 383.4 et 343.6 mm, respectivement pour 2012/13, 2013/14 et 2014/15 (Figure 24). La distribution est très variable d'une année à l'autre. Ainsi en 2012/13, c'est la fin du cycle de la culture qui est sèche, en 2013/14 c'est le mois d'avril qui l'est et au cours de cette campagne, c'est plutôt la fin du cycle qui est pluvieuse. La campagne 2014/15 est caractérisée par un début et une fin de cycle relativement secs, l'hiver et le mois de mars étaient les plus pluvieux (Figure 24).

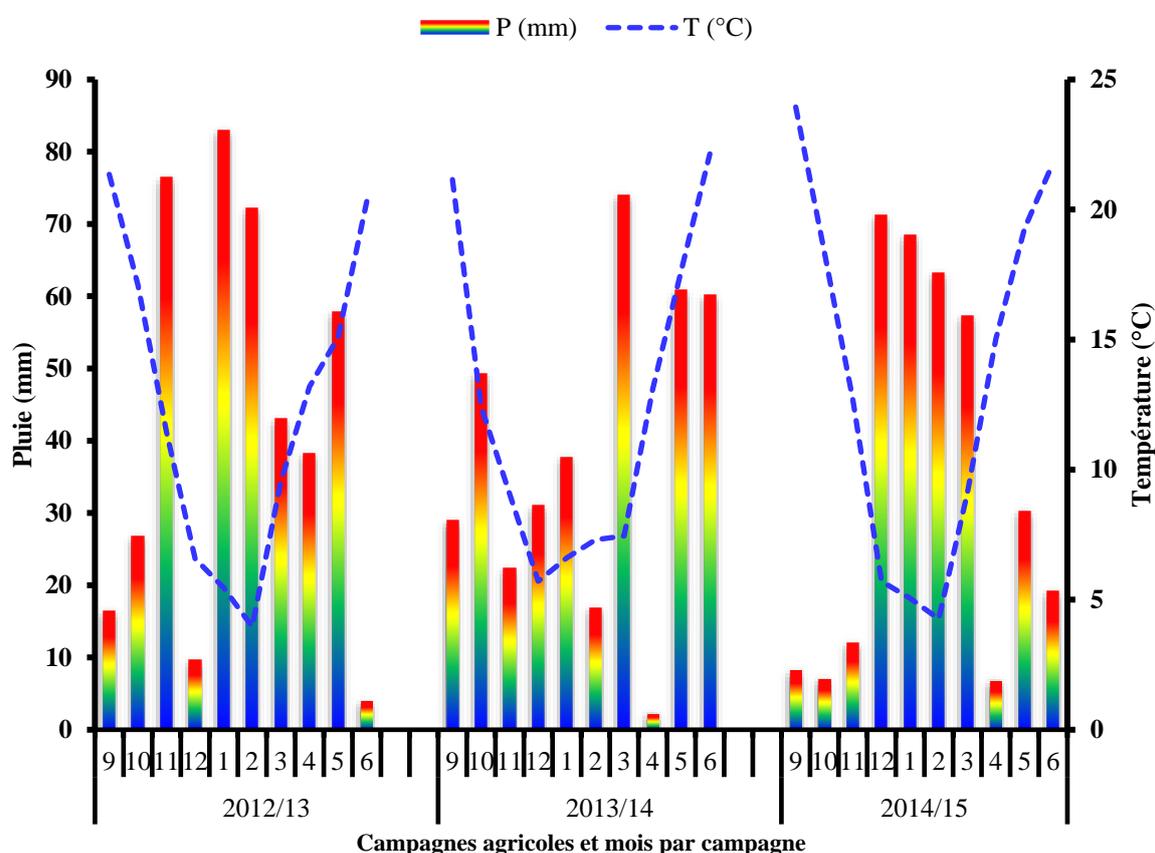


Figure 24. Pluie et température moyenne mensuelles des campagnes 2012/13, 2013/14 et 2014/15 du site expérimental de l'INRAA de Sétif (ONM, 2015).

L'analyse du régime thermique indique que la température moyenne mensuelle reste inférieure à 10°C pratiquement jusqu'au mois d'avril, ce qui retarde le départ de la croissance de la végétation et ne permet pas aux eaux des pluies automnales et hivernales d'être valorisées par la culture. Les basses températures sont enregistrées au cours des mois de d'hivers :

décembre, janvier et février et elles se redressent à partir du mois de mars passant du dessus de 10°C à plus de 20°C (Figure 24). Ce phénomène brusque la végétation à terminer un cycle qui vient juste de démarrer et de ce fait raccourcit la durée de la phase de remplissage du grain qui représente, souvent, moins de 20% de la durée du cycle (Haddad, 2010).

2. ANALYSE DE LA VARIANCE ET VALEURS MOYENNES DES POPULATIONS F₂, F₃ ET F₄

Les variables mesurées sont soumises à une analyse de la variance classique afin d'explorer celles qui présentent une variabilité statistiquement significative. Les résultats de l'analyse de la variance des parents et les populations descendantes F₂, F₃ et F₄, sont indiqués au tableau 19. Ainsi la signification de l'effet génotype est variable selon le caractère et la génération. Pour la F₂, l'ensemble des caractères mesurés, hormis le rendement en grains et l'indice de récolte, montrent un effet génotype significatif. Chez la F₃, l'effet génotype est significatif pour l'ensemble des caractères mesurés, à l'exception de la teneur en chlorophylle, le nombre et le poids des épis, la biomasse aérienne, le rendement en grains et l'indice de récolte qui ne présentent pas d'effet génotype significatif. Pour la F₄, tous les caractères, mis à part le contenu en chlorophylle, la température du couvert végétal, la surface de la feuille étendard et le rendement en grains, présentent un effet génotype significatif. Ceci indique la présence d'une variabilité génétique suffisante parmi les génotypes étudiés qui peut être exploitée en sélection dans le programme d'amélioration du blé tendre.

La variation observée entre générations pour les mêmes caractères mesurés peut être d'origine environnementale. L'absence ou le peu de variation observée pour certains caractères peut s'expliquer par le fait que l'analyse de la variance est réalisée avec les moyennes de 10 plantes par répétition pour les parents et les trois générations étudiées, sur les trois blocs du dispositif expérimental adopté. De même, les effets "parents", "hybrides" et contraste "Parents vs. Hybrides" indiquent des différences significatives suivant le caractère et la génération (Tableau 19). Les résultats de la présente étude corroborent ceux de Abd El-Shafi (2014). Les valeurs moyennes caractéristiques des variables mesurées chez les populations F₂, F₃ et F₄ sont données aux tableaux 20, 21 et 22. L'étude des valeurs moyennes montre que les meilleures valeurs moyennes sont variables, selon le caractère et la génération, d'un hybride à un autre et peu hybrides présentent les meilleures performances pour l'ensemble des caractères. Ainsi en F₂, c'est la population Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias qui est la meilleure pour plus de trois variables mesurées : le nombre d'épis par plante, le poids des épis, de la plante et le rendement en grains (Tableau 20). En F₃, c'est plutôt Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias qui exhibe les

valeurs les plus élevées pour les mêmes variables en plus de la hauteur de la végétation (Tableau 21). En F₄, il s'agit de la population Ain Abid x El-Wifak qui présente les meilleures valeurs moyennes pour le poids des épis, la biomasse, le nombre de grains par épi, le rendement en grains et l'indice de récolte (Tableau 22).

Il en est de même pour les valeurs moyennes les plus faibles, prises par les populations F₂, F₃ et F₄ et qui sont variables selon le caractère et l'hybride. Ainsi, Acsad₉₀₁ x Rmada montre les plus faibles valeurs moyennes du nombre d'épis par plante, le poids des épis et la biomasse aérienne. Chez la F₃, aucune population ne présente les valeurs moyennes pour plus de deux caractères. Chez la génération F₄, Acsad₈₉₉ x Rmada exhibe la température du couvert végétal et la fertilité des épis les plus faibles avec la surface de la feuille étandard la plus réduite. Le contraste comparant les performances moyennes des parents à celles des hybrides indique des différences significatives qui restent de manière générale en faveur des hybrides pour certains caractères, et dans le sens inverse pour certains d'autres selon les générations (Tableaux 20, 21 et 22).

3. VARIABILITES PHENOTYPIQUE ET GENOTYPIQUE DES GENERATIONS F₂, F₃ ET F₄

Le succès de tout programme d'amélioration génétique de blé dépend de la variabilité génétique présente à l'intérieure des populations criblées pour les caractères d'intérêt. Ces caractères ne peuvent avoir de valeur pour le sélectionneur que s'ils répondent à certaines conditions. Ils doivent présenter une corrélation significative avec le rendement en présence comme en absence de la contrainte hydrique. Ils doivent surtout avoir suffisamment de variabilité génétique, à l'intérieure des populations criblées. Cette variabilité génétique est représentée par le coefficient CV_G et l'indice de variation IV déterminé par le rapport : $IV = CV_G/CV_E$. Une valeur de IV supérieure à l'unité reflète la possibilité d'améliorer les traits mis en question (Cruz *et al.*, 2012).

Tableau 19. Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères mesurés chez les parents et les populations F₂, F₃ et F₄.

SV	ddl	Chl	TCV	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI
Génération F₂													
Bloc	2	169.3	-	19.3	3.2	210.4	9.6	3.1	91.3	62.5	111.6	37.8	98.6
Génotype	28	39.1**	-	21.9**	13.9**	316.5**	5.0**	19.1**	23.8*	157.8**	70.3*	9.8 ^{ns}	92.4 ^{ns}
Parents	8	50.2**	-	30.4**	18.6**	537.9**	4.6*	30.3**	26.9 ^{ns}	194.9**	117.6**	12.0 ^{ns}	63.4 ^{ns}
F₂	19	36.4**	-	17.8**	12.7**	227.8**	4.9**	15.0**	21.5 ^{ns}	150.4**	49.9 ^{ns}	7.7 ^{ns}	109.4 ^{ns}
P vs. F₂	1	0.2 ^{ns}	-	32.7**	0.1 ^{ns}	231.2**	9.2*	6.8 ^{ns}	44.0 ^{ns}	1.8 ^{ns}	76.6 ^{ns}	31.4 ^{ns}	1.8 ^{ns}
Erreur	56	12.3	-	3.3	3.8	12.6	1.7	5.2	13.5	49.4	34.1	8.0	71.9
Génération F₃													
Bloc	2	8.7	20.3	1.3	-	80.6	85373.8	0.3	79002.1	16.3	258769.7	29141.5	21.2
Génotype	28	8.9 ^{ns}	1.2*	14.9**	-	48.4**	18458.2 ^{ns}	8.8**	26779.9 ^{ns}	26.8**	77874.8 ^{ns}	13770.7 ^{ns}	39.9**
Parents	8	6.5 ^{ns}	0.7 ^{ns}	40.6**	-	71.5**	23569.6 ^{ns}	9.5**	47993.6 ^{ns}	53.0**	84563.9 ^{ns}	22305.3 ^{ns}	66.2**
F₃	19	10.0 ^{ns}	0.6 ^{ns}	4.9*	-	32.4 ^{ns}	10950.3 ^{ns}	5.5 ^{ns}	10758.5 ^{ns}	12.5 ^{ns}	69831.8 ^{ns}	6030.5 ^{ns}	16.2 ^{ns}
P vs. F₃	1	6.5 ^{ns}	13.0**	3.0 ^{ns}	-	162.2**	12069.0*	69.2**	161472.0*	20.5 ^{ns}	177406.5 ^{ns}	92562.6*	16.0**
Erreur	56	5.6	0.5	2.3	-	18.6	25308.8	3.3	33174.7	12.6	132399.6	14201.5	17.7
Génération F₄													
Bloc	2	3.5	6.4 ^{ns}	1.5	89.4	9.1	1183.1	33.5	117034.6	36.6	81189.5	34149.2	122.2
Génotype	28	10.1 ^{ns}	1.5 ^{ns}	9.0**	11.1 ^{ns}	86.3**	11187.5**	28.2**	44873.6**	44.7**	131077.4**	15727.9 ^{ns}	62.3*
Parents	8	9.4 ^{ns}	1.5 ^{ns}	18.3**	6.9 ^{ns}	103.0**	26092.4**	39.4**	74490.4**	61.3**	243142.1**	26835.4 ^{ns}	136.6**
F₄	19	10.3 ^{ns}	0.7 ^{ns}	2.5**	6.6 ^{ns}	80.0**	2657.8 ^{ns}	12.7 ^{ns}	18248.8 ^{ns}	37.0*	43601.7 ^{ns}	11096.5 ^{ns}	36.1 ^{ns}
P vs. F₄	1	10.2 ^{ns}	15.2**	58.7**	0.1 ^{ns}	72.6*	53994.5**	232.1**	313746.3**	41.0 ^{ns}	896559.2**	56205.9*	21.4 ^{ns}
Erreur	56	6.0	1.5	0.7	14.9	16.6	5371.1	7.7	20259.8	17.1	45440.8	12677.8	37.0

Chl: Teneur en chlorophylle, TCV: Température de la canopée, DPV: Durée de la phase végétative, SF: Surface de la feuille étendue, HT: Hauteur des plantes, NE: Nombre d'épis, PMG: Poids de 1000 grains, PNE: Poids des épis, NGE: Nombre de grains par épi, BIO: Biomasse aérienne, RDT: Rendement en grains, HI: Indice de récolte. ns, * et ** : effets non-significatif et significatif au seuil de probabilité de 5% et 1%, respectivement.

Tableau 20. Valeurs moyennes des caractères mesurés chez les parents et les populations F₂.

Croisement	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI
Acsad ₉₀₁ x Mahon-Démias	31.35	135.67	16.59	88.97	7.37	36.74	18.42	45.35	28.20	12.23	42.21
Acsad ₉₀₁ x Rmada	33.87	136.33	17.94	66.05	4.93	34.80	13.40	65.69	20.07	11.48	43.70
Acsad ₉₀₁ x Hidhab	31.42	137.33	19.93	68.03	6.17	33.20	15.80	54.01	23.37	10.19	44.00
Acsad ₉₀₁ x El-Wifak	34.79	134.33	16.81	67.20	5.20	35.99	14.08	50.47	20.77	9.49	45.85
Acsad ₈₉₉ x Mahon-Démias	31.60	136.00	16.69	90.97	9.80	36.26	19.57	36.26	31.97	12.72	38.57
Acsad ₈₉₉ x Rmada	30.96	132.67	13.92	68.63	7.33	34.17	17.27	45.21	22.77	11.39	49.31
Acsad ₈₉₉ x Hidhab	38.27	139.33	17.54	65.20	7.37	34.07	18.23	46.85	25.67	11.88	45.73
Acsad ₈₉₉ x El-Wifak	37.00	130.00	14.28	70.27	8.03	33.86	19.84	48.10	28.90	13.67	47.39
Acsad ₁₁₃₅ x Mahon-Démias	36.34	135.33	16.34	88.27	10.13	39.60	22.99	37.90	34.51	14.76	43.55
Acsad ₁₁₃₅ x Rmada	37.91	132.00	16.56	71.90	8.20	40.63	22.62	42.27	29.12	14.14	48.14
Acsad ₁₁₃₅ x Hidhab	37.36	136.67	15.80	72.20	7.00	37.59	19.05	47.65	27.80	12.70	63.41
Acsad ₁₁₃₅ x El-Wifak	37.56	133.00	14.39	72.20	6.83	38.09	16.31	41.92	23.08	10.81	46.95
Acsad ₁₀₆₉ x Mahon-Démias	36.28	135.00	15.13	89.97	7.93	41.24	20.52	41.52	31.60	13.80	46.79
Acsad ₁₀₆₉ x Rmada	39.60	131.33	14.85	72.37	8.00	37.21	18.57	45.28	26.07	13.81	31.20
Acsad ₁₀₆₉ x Hidhab	42.33	134.67	14.89	68.23	7.00	36.12	19.85	54.46	27.32	13.75	50.24
Acsad ₁₀₆₉ x El-Wifak	41.33	133.00	13.79	71.60	6.30	36.00	14.60	44.32	21.26	10.08	48.49
Ain Abid x Mahon-Démias	32.51	137.33	21.58	87.13	7.87	38.86	19.91	46.87	29.25	14.30	49.18
Ain Abid x Rmada	30.51	136.67	16.54	77.28	6.60	37.30	19.03	51.51	25.36	12.73	51.50
Ain Abid x Hidhab	36.21	138.00	18.46	75.00	7.77	34.71	22.04	55.05	32.20	14.71	47.69
Ain Abid x El-Wifak	36.93	137.00	18.63	73.23	6.23	36.92	19.29	58.20	27.73	13.34	48.64
Moyenne Lignées (G ₁)	35.54	136.33	17.25	68.53	6.05	35.97	17.04	51.21	23.28	11.20	48.40
Moyenne Testeurs (G ₂)	35.67	136.50	15.45	75.68	7.29	36.18	17.02	44.56	26.75	11.42	45.10
Moyenne F ₂	35.71	135.08	16.53	75.24	7.30	36.67	18.57	47.94	26.85	12.60	46.63
Ppds _{5%}	5.74	2.97	3.17	5.80	2.11	3.72	6.00	11.49	9.54	4.63	13.87

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire CCI), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g), RDT: Rendement en grains/plante (g), HI: Indice de récolte (%).

Tableau 21. Valeurs moyennes des caractères mesurés chez les parents et les populations F₃.

Croisement	Chl	TCV	DPV	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI
Acsad ₉₀₁ x Mahon-Démias	43.83	26.80	126.93	46.77	445.10	32.77	410.73	15.80	952.73	246.87	24.87
Acsad ₉₀₁ x Rmada	46.87	26.63	125.17	45.43	449.50	30.13	477.07	19.20	1075.60	270.40	24.80
Acsad ₉₀₁ x Hidhab	45.07	27.03	125.53	45.97	490.07	29.50	461.67	17.40	1047.83	268.83	24.67
Acsad ₉₀₁ x El-Wifak	46.67	26.87	123.63	46.90	391.23	32.63	403.77	17.93	893.73	230.13	25.47
Acsad ₈₉₉ x Mahon-Démias	44.40	27.40	125.73	56.23	669.33	32.10	611.80	15.23	1471.87	367.13	23.53
Acsad ₈₉₉ x Rmada	44.57	26.83	124.43	43.23	449.00	29.20	404.90	16.70	883.00	231.33	24.33
Acsad ₈₉₉ x Hidhab	46.10	26.63	126.33	42.83	516.17	31.50	521.07	18.70	1045.07	315.37	28.87
Acsad ₈₉₉ x El-Wifak	46.17	28.13	123.70	44.87	502.00	31.50	489.10	17.04	1157.40	284.37	27.57
Acsad ₁₁₃₅ x Mahon-Démias	43.00	26.93	125.60	48.27	530.57	34.60	471.37	14.80	1073.93	291.67	26.10
Acsad ₁₁₃₅ x Rmada	46.70	27.03	125.07	43.00	444.00	31.10	429.00	13.90	890.03	209.37	22.10
Acsad ₁₁₃₅ x Hidhab	46.87	26.83	126.10	42.30	446.20	31.97	431.23	16.33	955.00	250.50	24.30
Acsad ₁₁₃₅ x El-Wifak	48.40	27.70	125.10	49.37	551.10	33.67	534.20	17.50	1196.60	295.43	25.67
Acsad ₁₀₆₉ x Mahon-Démias	45.07	28.77	126.27	45.87	505.03	32.10	389.73	13.60	986.23	215.33	21.50
Acsad ₁₀₆₉ x Rmada	47.67	26.80	125.87	48.00	618.23	30.47	540.40	14.67	1233.50	281.87	23.83
Acsad ₁₀₆₉ x Hidhab	48.13	26.70	124.13	45.33	496.17	30.37	462.20	16.70	1063.10	264.83	24.17
Acsad ₁₀₆₉ x El-Wifak	49.93	27.90	125.37	47.10	568.30	31.93	460.93	12.50	1031.97	234.83	21.97
Ain Abid x Mahon-Démias	44.10	27.03	127.47	49.53	500.07	31.87	568.37	21.17	1266.67	356.63	27.53
Ain Abid x Rmada	43.33	27.43	126.03	43.07	494.53	31.40	476.80	18.07	950.47	289.83	29.17
Ain Abid x Hidhab	44.67	27.20	128.97	41.87	516.67	30.53	534.63	19.30	1277.30	322.10	24.93
Ain Abid x El-Wifak	46.17	27.10	126.67	44.63	475.63	32.53	534.03	20.10	1066.70	333.07	29.50
Moyenne Lignées (G ₁)	47.04	26.43	126.13	48.97	555.00	33.99	602.95	19.64	1187.70	371.63	30.39
Moyenne Testeurs (G ₂)	45.78	26.18	126.08	49.08	611.89	32.91	535.02	16.16	1155.79	319.57	27.63
Moyenne F ₃	45.88	27.14	125.70	46.07	499.95	31.59	479.65	16.85	1075.93	277.99	25.25
Ppds _{5%}	3.88	1.20	2.50	7.13	262.37	2.94	300.89	6.36	594.09	194.54	6.87

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), TCV : Température du couvert végétal (°C), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/m², PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis (g/m²), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne (g/m²), RDT: Rendement en grains (g/m²), HI: Indice de récolte (%).

Tableau 22. Valeurs moyennes des caractères mesurés chez les parents et les populations F₄.

Croisement	Chl	TCV	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI
Acsad ₉₀₁ x Mahon-Démias	43.00	29.77	126.03	20.1	73.73	448.33	38.63	634.00	22.00	1135.00	379.23	33.41
Acsad ₉₀₁ x Rmada	44.53	29.40	125.17	19.9	60.80	442.43	34.60	633.57	28.13	1049.67	425.53	40.54
Acsad ₉₀₁ x Hidhab	42.53	29.90	125.90	19.8	65.67	426.67	33.43	616.67	23.03	1098.33	325.53	29.64
Acsad ₉₀₁ x El-Wifak	45.10	28.47	124.87	20.4	70.40	467.33	33.20	684.33	30.37	1149.00	460.37	40.07
Acsad ₈₉₉ x Mahon-Démias	43.73	28.77	125.70	16.9	70.83	476.00	36.37	626.00	20.53	1151.67	366.80	31.85
Acsad ₈₉₉ x Rmada	43.43	28.43	125.00	16.6	59.47	479.67	37.77	625.67	20.00	1032.67	368.80	35.71
Acsad ₈₉₉ x Hidhab	44.37	30.07	126.90	18.2	56.60	406.00	34.97	598.00	22.80	997.00	335.97	33.70
Acsad ₈₉₉ x El-Wifak	45.40	30.33	125.03	18.1	63.13	414.67	35.47	566.67	24.23	965.67	357.67	37.04
Acsad ₁₁₃₅ x Mahon-Démias	41.60	28.87	126.07	17.0	68.07	456.67	39.83	604.00	20.97	1073.67	383.37	35.71
Acsad ₁₁₃₅ x Rmada	42.23	29.13	125.23	16.8	61.53	503.67	36.90	685.33	24.00	1113.67	440.43	39.55
Acsad ₁₁₃₅ x Hidhab	41.50	29.30	127.00	17.5	68.80	477.00	39.50	744.67	23.20	1268.67	450.93	35.54
Acsad ₁₁₃₅ x El-Wifak	45.50	29.80	125.17	17.0	64.57	397.00	34.60	489.33	22.07	879.00	309.90	35.26
Acsad ₁₀₆₉ x Mahon-Démias	43.77	29.43	125.83	18.2	75.23	439.00	39.20	623.33	21.73	1193.67	371.27	31.10
Acsad ₁₀₆₉ x Rmada	44.23	29.47	124.97	17.3	61.67	414.67	34.77	581.00	24.50	961.67	360.80	37.52
Acsad ₁₀₆₉ x Hidhab	46.70	29.13	125.93	18.5	60.53	411.33	35.03	617.00	26.57	976.67	395.30	40.47
Acsad ₁₀₆₉ x El-Wifak	54.03	29.40	125.03	18.4	66.50	423.33	34.57	611.00	27.93	994.00	403.27	40.57
Ain Abid x Mahon-Démias	41.97	29.20	127.67	20.0	72.70	454.67	38.83	747.33	27.23	1286.67	481.83	37.45
Ain Abid x Rmada	40.30	29.17	126.30	20.5	65.83	435.67	36.53	699.33	28.20	1171.67	458.13	39.10
Ain Abid x Hidhab	43.17	29.33	127.77	21.0	60.20	405.00	36.77	693.33	30.37	1130.67	462.80	40.93
Ain Abid x El-Wifak	43.57	29.63	126.87	20.3	65.10	469.33	37.70	857.33	31.47	1350.33	557.53	41.29
Moyenne Lignées (G ₁)	44.70	30.28	127.47	19.42	61.60	460.67	39.73	746.67	24.41	1258.67	444.20	35.22
Moyenne Testeurs (G ₂)	44.19	30.19	128.00	17.48	66.00	540.83	40.25	813.33	22.28	1391.67	478.08	35.79
Moyenne F ₄	43.73	29.35	125.92	18.63	65.53	442.44	36.43	646.50	24.94	1098.33	404.32	36.55
Ppds _{5%}	4.80	2.06	1.40	6.31	6.67	119.67	4.53	235.17	6.75	353.15	185.10	9.94

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), TCV : Température du couvert végétal (°C), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/m², PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis (g/m²), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne (g/m²), RDT: Rendement en grains (g/m²), HI: Indice de récolte (%).

Dans le contexte de la présente étude, *IV* est variable selon le caractère et la génération (Tableau 23). Il est supérieur à l'unité uniquement pour la durée de la phase végétative et la hauteur de la végétation chez la F₂ et la F₄ et pour la durée de la phase végétative chez la F₃. Cependant, il est moins important pour les autres caractères. Des valeurs assez faibles de *CV_G*, suggérant une faible variabilité d'origine génétique ou un effet important du milieu sur l'expression de la variabilité phénotypique des caractères mesurés.

L'effet du milieu est aussi manifesté sur les valeurs prises par le degré de détermination génétique au sens large, dont les valeurs varient selon le caractère et la génération (Tableau 23). Acquaaah (2009) mentionne que les valeurs de l'héritabilité inférieures à 30% sont considérées comme faibles, elles sont moyennes entre 30 à 60% et élevées au-delà de 60%. Dans la présente étude, en F₂, le degré de détermination génétique est faible pour le rendement en grains (18.03%) et l'indice de récolte (22.20%). Il est juste moyen pour le poids des épis (43.54%) et celui de la plante (51.52%), et élevé pour les autres caractères comme la teneur en chlorophylle (68.42%), la durée de la phase végétative (84.96%), la surface de la feuille étendard (73.01%), la hauteur de la végétation (96.02%), le nombre d'épis par plante (66.54%), le nombre de grains par épis (68.72%) et le poids de 1000 grains (72.81%) (Tableau 23).

En F₃, les caractères qui se caractérisent par une héritabilité moyenne sont la teneur en chlorophylle (37.09%), la température du couvert végétal (50.43%), le nombre de grains par épi (52.92%) et l'indice de récolte (55.59%) ; ceux qui présentent une forte héritabilité sont la durée de la phase végétative (84.39%), la hauteur de la végétation (61.46%) et le poids de 1000 grains (63.12%) (Tableau 23). Des résultats similaires sont trouvés par Kumar (2004) sur des générations F₂, F₃ et F₄.

En F₄, le rendement en grains exhibe une héritabilité faible (19.39%). La teneur en chlorophylle (40.31%), le nombre d'épis/m² (52.00%), le poids des épis (54.85%) et l'indice de récolte (40.67%) présentent une héritabilité moyenne ; les autres caractères comme la durée de la phase végétative (91.80%), la hauteur de la végétation (80.82%) et le poids de 1000 grains (72.90%), le nombre de grains par épis (61.64%) et la biomasse aérienne (65.33%) se caractérisent par une héritabilité élevée (Tableau 23). Des résultats similaires sont rapportés par Kumar (2004) et Abd El-Shafi (2014) chez des populations de blé tendre.

Tableau 23. Valeurs des variances phénotypiques, génotypiques et environnementale, coefficients de variabilité génotypique et héritabilité au sens large des caractères mesurés chez les populations F₂, F₃ et F₄.

Paramètre	Chl	TCV	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI
	Génération F ₂											
σ^2_P	13.02	-	7.31	4.63	105.49	1.67	6.36	7.95	52.60	23.43	3.26	30.79
σ^2_E	4.11	-	1.10	1.25	4.20	0.56	1.73	4.49	16.45	11.36	2.68	23.96
σ^2_G	8.91	-	6.21	3.39	101.29	1.11	4.63	3.46	36.15	12.07	0.59	6.83
h^2_{bs}	68.42	-	84.96	73.01	96.02	66.54	72.81	43.54	68.72	51.52	18.03	22.20
CV_G (%)	8.37	-	1.84	11.15	13.57	14.89	5.90	10.28	12.51	13.25	6.29	5.60
CV_G/CV_E	0.85	-	1.37	0.95	2.84	0.81	0.94	0.51	0.86	0.60	0.27	0.31
Génération F ₃												
σ^2_P	2.96	0.34	4.96	-	16.13	6152.73	2.94	8926.653	8.92	25958.28	4621.82	13.31
σ^2_E	1.87	0.17	0.77	-	6.21	8436.26	1.08	11058.23	4.20	44133.20	4715.15	5.91
σ^2_G	1.10	0.17	4.19	-	9.91	0.00	1.86	0.00	4.72	0.00	0.00	7.40
h^2_{bs}	37.09	50.43	84.39	-	61.46	-	63.12	-	52.92	-	-	55.59
CV_G (%)	2.28	1.56	1.62	-	6.70	-	4.23	-	12.61	-	-	10.28
CV_G/CV_E	0.44	0.58	1.34	-	0.73	-	0.76	-	0.61	-	-	0.64
Génération F ₄												
σ^2_P	3.36	0.48	3.01	3.68	28.78	3729.17	9.41	14957.91	14.67	43692.45	5242.64	20.76
σ^2_E	2.00	0.50	0.25	4.98	5.52	1790.37	2.55	6753.25	5.63	15146.93	4225.92	12.31
σ^2_G	1.35	0.00	2.76	0.00	23.26	1938.79	6.86	8204.67	9.04	28545.52	1016.71	8.45
h^2_{bs}	40.31	-	91.80	-	80.82	52.00	72.90	54.85	61.64	65.33	19.39	40.67
CV_G (%)	2.64	-	1.31	-	7.43	9.59	6.98	13.19	12.28	14.48	7.58	8.03
CV_G/CV_E	0.47	-	1.93	-	1.19	0.60	0.95	0.64	0.73	0.79	0.28	0.48

Chl: Teneur en chlorophylle, TCV: Température du couvert végétal, DPV: Durée de la phase végétative, SF : Surface de la feuille étandard, HT: Hauteur des plantes, NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains, PNE: Poids des épis/plante, NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse par plante, RDT: Rendement en grains, HI: Indice de récolte (%). σ^2_P : Variance phénotypique, σ^2_E : Variance environnementale, σ^2_G : Variance génotypique, h^2_{bs} : Héritabilité au sens large, CV_G : Coefficient de variabilité génotypique, CV_E : Coefficient de variabilité environnementale.

La variabilité observée entre les 20 populations étudiées semble peu importante, ceci peut être expliqué par le fait que les estimations des différentes composantes de la variance génotypique, phénotypique et environnementale (Tableau 23) sont faites sur la base des résultats de l'analyse de la variance également établie sur la base des valeurs moyennes de 10 plantes (lignées sœurs) par répétition. Il est alors plus intéressant pour le sélectionneur d'évaluer la variabilité présente au sein ou à l'intérieur des croisements étudiés.

4. VARIABILITES INTRA POPULATION

4.1. COEFFICIENTS DE VARIABILITE PHENOTYPIQUE (CV_P) DES POPULATIONS F_2

Les coefficients de la variabilité phénotypique (CV_P) et génotypique (CV_G) observés par population F_2 sont indiqués au tableau 24. Singh et Chaudhary (1985) considèrent que les coefficients de la variabilité phénotypique (CV_P) et génotypique (CV_G) dont la valeur est supérieure à 20% sont élevés, ceux dont la valeur est située entre 10 et 20%, sont moyens et ceux dans la valeur est inférieure à 10% comme étant faible. Des valeurs élevées pour les CV_P et CV_G suggèrent que la sélection sur la base des caractères concernés serait efficace, parce qu'il y a une bonne corrélation entre le phénotypique mesuré et l'expression du génotype (Fellahi *et al.*, 2013b).

Dans le contexte de la présente étude, deux caractères mesurés, la hauteur de la végétation et l'indice de récolte présentent des CV_P de valeurs faibles à intermédiaires, variant de 5.31 pour l'indice de récolte, du croisement Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias, à 16.34 pour le même caractère du croisement Ain Abid x El-Wifak. Les CV_P observés du contenu en chlorophylle et de la surface foliaire sont moyens à élevés, variant de 13.26% pour le contenu en chlorophylle du croisement Acsad₁₀₆₉ x Hidhab à 29.60% pour la surface foliaire de la feuille étendard du croisement Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias. Par contre, les CV_P des caractères qui relèvent du poids total ou d'une partie de la plante, présentent des CV_P , très élevés, variant de 32.44% pour le nombre d'épis du croisement Acsad₈₉₉ x El-Wifak à 71.16% pour le rendement en grains par plante du croisement Acsad₉₀₁ x Rmada. Ces résultats corroborent ceux obtenus par Oulmi *et al.* (2016) qui rapportent une large amplitude des CV_P entre populations F_2 et entre caractères de la même population chez le blé dur, et qui varient de 9.24% pour la hauteur de la végétation chez le croisement Ofanto x Waha à 77.23% pour le poids des épis par plante chez le croisement Ofanto x Mrb₅.

Tableau 24. Valeurs du coefficient de variabilité phénotypique (CV_P) intra croisements des caractères mesurés chez les populations F_2 .

Croisement	Chl	SF	HT	NE	PNE	BIO	RDT	HI
Acsad ₉₀₁ x Mahon-Démias	17.28	29.60	10.67	35.73	43.10	37.38	46.07	9.96
Acsad ₉₀₁ x Rmada	25.28	25.37	10.86	56.58	46.38	44.49	71.16	10.96
Acsad ₉₀₁ x Hidhab	17.80	23.40	13.44	41.75	38.80	40.47	51.80	13.74
Acsad ₉₀₁ x El-Wifak	21.69	22.86	15.13	57.64	41.93	40.60	54.71	10.37
Acsad ₈₉₉ x Mahon-Démias	19.24	26.26	13.42	51.64	45.49	52.33	63.11	13.10
Acsad ₈₉₉ x Rmada	21.02	26.46	11.50	40.41	43.49	45.29	46.60	12.50
Acsad ₈₉₉ x Hidhab	22.85	24.98	11.47	37.47	39.71	42.32	42.16	12.58
Acsad ₈₉₉ x El-Wifak	15.27	24.51	14.41	32.44	40.14	38.29	38.59	13.54
Acsad ₁₁₃₅ x Mahon-Démias	16.48	23.78	10.78	43.11	40.24	41.34	40.91	12.27
Acsad ₁₁₃₅ x Rmada	17.93	21.04	12.78	51.78	41.63	45.79	48.59	14.31
Acsad ₁₁₃₅ x Hidhab	20.16	25.94	13.90	36.76	52.02	55.02	55.69	9.78
Acsad ₁₁₃₅ x El-Wifak	20.78	28.82	14.34	41.93	44.62	42.48	54.95	8.52
Acsad ₁₀₆₉ x Mahon-Démias	22.70	25.98	10.45	47.96	45.34	51.53	49.64	5.31
Acsad ₁₀₆₉ x Rmada	16.27	18.64	12.34	42.67	48.02	62.31	56.00	12.59
Acsad ₁₀₆₉ x Hidhab	13.26	22.77	10.81	40.06	39.86	38.30	44.11	12.21
Acsad ₁₀₆₉ x El-Wifak	14.03	21.61	10.71	39.96	60.48	47.17	57.54	11.31
Ain Abid x Mahon-Démias	20.54	22.49	14.76	35.44	43.14	46.90	45.08	11.57
Ain Abid x Rmada	21.94	25.23	13.02	41.08	45.02	41.17	44.37	13.63
Ain Abid x Hidhab	15.18	23.24	9.10	44.43	40.69	40.81	41.89	6.47
Ain Abid x El-Wifak	15.19	21.09	7.34	43.52	54.50	62.86	57.81	16.34

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étandard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g), RDT: Rendement en grains/plante (g), HI: Indice de récolte (%).

4.2. COEFFICIENTS DE VARIABILITE GENOTYPIQUE (CV_G) DES POPULATIONS F_2

L'étude des coefficients de variation génotypiques laisse apparaître que, le rendement en grains par plante et la hauteur de la végétation présentent des CV_G faibles, avec des valeurs inférieures à 10%, à l'exception de quelques croisements. Les CV_G du contenu en chlorophylle, de la surface foliaire et de l'indice de récolte sont faibles à intermédiaires ; alors que ceux de la biomasse aérienne, du nombre et du poids des épis sont élevés (Tableau 25). Les coefficients de variation phénotypiques sont, en générale, plus élevés en valeurs que les coefficients de variation génotypiques, ce qui indique un effet du milieu sur l'expression des caractères. Cet effet du milieu n'est pas héréditaire, c'est-à-dire qu'il n'est pas transmis à la descendance. Ainsi la dissimilitude entre les CV_P et CV_G du rendement en grains indique un effet du milieu qui exagère les valeurs observées prises par ce caractère, dont la variance génotypique est relativement plus faible (Tableau 23). Ainsi la sélection sur la base du rendement serait nettement moins efficace, suite aux faibles valeurs prises par le CV_G . Les résultats concernant

les CV_G sont en accord avec ceux rapportés par Kashif et Khaliq (2003), Subhashchandra *et al.* (2009) et Oulmi *et al.* (2016) qui ont observé des CV_G plus faibles, en valeurs, que les CV_P .

Tableau 25. Valeurs du coefficient de variabilité génotypique (CV_G) intra croisements des caractères mesurés chez les populations F_2 .

Croisement	Chl	SF	HT	NE	PNE	BIO	RDT	HI
Acsad ₉₀₁ x Mahon-Démias	9.94	15.36	8.91	16.31	33.80	26.28	11.87	18.93
Acsad ₉₀₁ x Rmada	21.04	17.22	8.32	26.06	26.82	20.70	12.04	16.01
Acsad ₉₀₁ x Hidhab	11.58	14.03	11.89	18.53	24.15	22.25	9.69	11.35
Acsad ₉₀₁ x El-Wifak	16.93	7.72	13.24	47.26	18.90	23.35	12.73	16.40
Acsad ₈₉₉ x Mahon-Démias	11.53	12.69	12.14	44.90	34.23	43.19	10.26	12.81
Acsad ₈₉₉ x Rmada	11.88	17.43	8.60	21.91	25.77	12.98	9.87	11.58
Acsad ₈₉₉ x Hidhab	19.27	11.90	8.66	20.28	24.08	18.43	4.59	13.59
Acsad ₈₉₉ x El-Wifak	6.40	10.08	12.08	15.49	25.47	22.33	11.06	9.80
Acsad ₁₁₃₅ x Mahon-Démias	7.59	8.15	8.40	34.88	32.00	30.33	6.92	10.97
Acsad ₁₁₃₅ x Rmada	7.89	13.84	10.28	40.05	32.81	29.55	8.86	5.52
Acsad ₁₁₃₅ x Hidhab	14.12	15.86	11.95	6.27	43.45	41.67	8.20	13.51
Acsad ₁₁₃₅ x El-Wifak	14.04	20.13	11.95	20.30	26.39	14.45	7.94	20.68
Acsad ₁₀₆₉ x Mahon-Démias	17.73	10.49	8.58	39.16	35.40	42.04	9.72	17.91
Acsad ₁₀₆₉ x Rmada	7.28	7.27	10.41	31.07	35.51	52.68	9.75	11.65
Acsad ₁₀₆₉ x Hidhab	6.08	7.85	8.64	25.55	27.62	13.13	7.52	11.99
Acsad ₁₀₆₉ x El-Wifak	5.18	4.95	8.00	21.11	43.22	20.26	9.20	12.85
Ain Abid x Mahon-Démias	14.68	11.39	13.33	17.59	33.96	35.33	8.77	13.00
Ain Abid x Rmada	13.22	15.23	11.32	13.90	33.83	12.33	6.06	8.68
Ain Abid x Hidhab	8.73	10.41	6.70	32.09	32.70	25.10	6.70	20.56
Ain Abid x El-Wifak	7.19	8.39	1.49	21.55	45.57	53.65	9.71	3.38

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF: Surface de la feuille étandard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g), RDT: Rendement en grains/plante (g), HI: Indice de récolte (%).

La variabilité observée à l'intérieur des 20 populations est plus importante à celle évaluée entre ces mêmes populations (Tableaux 23, 24 et 25). Lu *et al.* (2001) ont, par contre, rapporté plus de variation entre des familles F_2 dérivées de quatre croisements d'orge qu'à l'intérieur de ces familles pour le rendement et les traits liés à la qualité de maltage.

5. GAIN ATTENDU DE LA SELECTION PRECOCE EN F_2

5.1. SELECTION DIRECTE ET INDIRECTE

La sélection précoce a l'intérêt d'identifier, très tôt dans le processus de sélection, des lignées ou familles de lignées, porteuses d'espoir en matière de ségrégation du point de vue potentiel de production (Benmahammed, 2005). Elle est basée sur l'utilisation d'un caractère, à hérédité simple, comme critère de sélection. Toutefois, la pratique de la sélection d'un

caractère donné induit des changements des moyennes des caractères non pris en charge dans le processus de sélection. Ces changements ne se font pas toujours dans le sens désiré par le sélectionneur, suite à des liaisons négatives entre les caractères d'intérêts (Fellahi *et al.*, 2013c ; Hannachi *et al.*, 2013b).

Les valeurs observées du gain génétique attendu de la sélection directe et indirecte, ainsi que les réponses corrélatives sur la base des caractères mesurés en F₂ sont présentées au tableau 26. Les résultats indiquent que la sélection, sur la base du rendement en grains, des meilleures 5% des lignées de la population de base apporte un gain total qui varie d'un minimum de -16.95% noté pour la teneur en chlorophylle à un maximum de 53.25% observée pour la biomasse aérienne (Tableau 26).

La sélection indirecte basée sur le taux de chlorophylle se traduit par un gain attendu de 9.51% du même caractère, soit une valeur de 3.39 unités Spad. Cette sélection se manifeste également par des réponses négatives pour l'ensemble des autres caractères, hormis le poids de 1000 grains et le nombre de grains par épi, en accumulant un gain total négatif de l'ordre de -16.95%. De même, la sélection directe basée sur la durée de la phase végétative apporte un gain de -2.44, soit une réduction du cycle de développement de 3.31 jours. Toutefois, le gain total attendu est négatif avec une valeur de -14.38% (Tableau 26).

La sélection sur la base des autres caractères mesurés apporte des gains appréciables, globalement les meilleures valeurs sont observées pour la biomasse aérienne (53.25%) et le rendement en grains (52.98%). La hauteur de la végétation (45.77%), le nombre (40.68%) et le poids des épis par plante (49.54%) exhibent aussi des valeurs élevées dépassant les 40%. Des valeurs juste moyennes sont observées pour la surface de la feuille étandard (9.37%), le nombre de grains par épi (23.53%) et l'indice de récolte (13.10%). Ces résultats suggèrent que les possibilités d'améliorer ces caractères chez les populations produites existent, suite à la variabilité appréciable présente à l'intérieur de ces populations (Tableaux 24 et 25). Cependant cette possibilité est faible à nulle pour les caractères tels le contenu en chlorophylle et la précocité à l'épiaison vu que le gain de rendement attendu de la sélection sur ces deux variables est négligeable (Tableau 26).

Le meilleur gain de rendement attendu chez le matériel génétique produit par croisement de la présente étude est celui généré par la sélection en F₂ sur la base du rendement lui-même (3.56%), soit une valeur de 0.43 g/plante (Tableau 26). Les résultats indiquent aussi qu'il y a

plus de possibilités pour améliorer le rendement en grains par la sélection des lignées pour un poids des épis élevé vu que la différentielle de sélection pour ce caractère est de 3.41%, soit 0.42 g/plante (Tableau 26). Dans le cas de la présente étude toutes les valeurs du gain attendu de la sélection directe sont supérieures à celles du gain attendu de la sélection indirecte (Tableau 26).

Selon Falconer et MacKay (1996), la sélection indirecte ne serait plus efficace que la sélection directe que lorsque *i*) le critère de sélection (caractère secondaire) présente une héritabilité sensiblement plus élevée que le caractère principal ciblé par la sélection, *ii*) l'intensité de la sélection du caractère secondaire, pris comme critère de sélection est beaucoup plus élevée que celle du caractère principal ciblé, et *iii*) la corrélation génétique entre les deux caractères doit être élevée. Dans cette recherche, ces conditions ne sont pas remplies, ce qui entrave la sélection indirecte.

Benmahammed *et al.* (2008b), en évaluant l'efficacité d'utilisation de la biomasse et l'indice de récolte comme critère de sélection pour identifier des lignées supérieures d'orge en zone semi-aride, ont également conclu que la sélection directe est plus efficace et fournit des résultats satisfaisants pour le caractère en question. Par contre, la biomasse et l'indice de récolte peuvent servir comme critères pour identifier des génotypes efficaces vis-à-vis de l'utilisation de l'eau afin d'éviter les conditions contraignantes des zones semi-arides. Dans de tels cas, il est recommandé d'utiliser la théorie des indices de sélection dans une tentative d'obtenir des réponses plus équilibrées pour les caractères considérés.

Les résultats de Sharma (1993) indiquent, par contre, que la sélection pour une biomasse élevée devrait apporter des améliorations positives de la biomasse, le rendement en grains, le nombre d'épis et le nombre de grains par épi. Ainsi les fortes corrélations entre les générations F₃ et F₄ suggèrent que la biomasse de la génération F₃ était un bon indicateur du rendement en grains de la génération F₄.

Tableau 26. Valeurs du gain génétique attendu de la sélection directe (en gras) et indirecte sur la base des caractères mesurés chez les populations F₂.

Caractère	X ₀	X _s	h ²	GS (%)											Total
				Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI	
Chl	35.67	32.74	68.42	9.51 (3.39)	-0.81 (-1.10)	-6.32 (-1.04)	-6.51 (-4.83)	-5.18 (-0.37)	0.39 (0.14)	-2.50 (-0.45)	0.95 (0.46)	-4.62 (-1.21)	-0.71 (-0.09)	-1.15 (-0.54)	-16.95
DPV	135.49	137.33	84.96	2.27 (0.81)	-2.44 (-3.31)	-8.45 (-1.39)	-5.53 (-4.10)	3.83 (0.27)	0.55 (0.20)	1.40 (0.25)	-4.21 (-2.02)	-1.55 (-0.41)	0.59 (0.07)	-0.84 (-0.39)	-14.38
SF	16.50	19.86	73.01	-5.62 (-2.00)	1.15 (1.56)	14.85 (2.45)	-1.59 (-1.18)	-6.06 (-0.43)	-2.40 (-0.88)	-0.13 (-0.02)	8.92 (4.29)	-0.11 (-0.03)	0.02 (0.00)	0.34 (0.16)	9.37
HT	74.14	72.92	96.02	-5.13 (-1.83)	0.61 (0.83)	0.11 (0.02)	23.90 (17.72)	16.98 (1.20)	4.88 (1.78)	5.06 (0.92)	-13.22 (-6.35)	13.40 (3.51)	1.48 (0.18)	-2.30 (-1.07)	45.77
NE	7.09	6.44	66.54	-2.34 (-0.83)	-0.48 (-0.65)	-0.67 (-0.11)	14.38 (10.66)	18.74 (1.33)	3.49 (1.27)	6.75 (1.22)	-12.22 (-5.87)	12.71 (3.33)	2.00 (0.24)	-1.68 (-0.78)	40.68
PMG	36.48	35.28	72.81	0.76 (0.27)	0.40 (0.54)	-1.19 (-0.20)	12.83 (9.51)	11.16 (0.79)	7.71 (2.81)	5.57 (1.01)	-10.51 (-5.05)	10.64 (2.79)	1.64 (0.20)	-0.97 (-0.45)	38.04
PNE	18.09	18.04	43.54	-0.30 (-0.11)	0.19 (0.26)	4.12 (0.68)	8.04 (5.96)	10.28 (0.73)	3.06 (1.12)	9.86 (1.78)	0.03 (0.01)	10.66 (2.80)	3.41 (0.42)	0.19 (0.09)	49.54
NGE	48.04	54.28	68.72	0.70 (0.25)	0.90 (1.22)	7.15 (1.18)	-3.00 (-2.22)	-4.93 (-0.35)	-2.37 (-0.86)	3.32 (0.60)	16.24 (7.80)	2.75 (0.72)	2.19 (0.27)	0.58 (0.27)	23.53
BIO	26.22	26.17	51.52	-3.26 (-1.16)	0.90 (1.22)	1.76 (0.29)	20.28 (15.04)	17.73 (1.26)	4.07 (1.48)	6.80 (1.23)	-10.44 (-5.02)	14.98 (3.93)	2.21 (0.27)	-1.78 (-0.83)	53.25
RDT	12.20	12.21	18.03	-1.74 (-0.62)	0.48 (0.65)	9.83 (1.62)	7.30 (5.41)	10.16 (0.72)	2.11 (0.77)	9.57 (1.73)	1.56 (0.75)	9.73 (2.55)	3.56 (0.43)	0.42 (0.20)	52.98
HI	46.72	47.44	22.20	-0.91 (-0.32)	0.48 (0.65)	0.52 (0.09)	-0.85 (-0.63)	-1.93 (-0.14)	0.36 (0.13)	3.86 (0.70)	6.08 (2.92)	0.55 (0.14)	1.52 (0.19)	3.42 (1.60)	13.10

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étandard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g), RDT: Rendement en grains/plante (g), HI: Indice de récolte (%), GS (%): Gain attendu de la sélection en % de la moyenne, X₀: Moyenne générale de la population de base, X_s: Moyenne des populations sélectionnées, h²: héritabilité du caractère., Valeurs entre parenthèses correspondent aux valeurs propres des caractères.

5.2. SELECTION SUR INDICE

Différentes méthodes de sélection sont utilisées dans les programmes d'amélioration. La sélection précoce monocaractère directe et indirecte a montré ses limites suite à la présence des interactions génotype x environnement (Benmahammed, 2005). La sélection en tandem, par niveau indépendant ou celle basée sur un indice sont actuellement utilisés pour identifier des génotypes supérieurs en tenant compte de plusieurs caractères à la fois. Hazel et Lush (1942) et Young (1961) ont comparé l'efficacité relative de ces méthodes en termes de gain génétique et ont conclu que, théoriquement, la sélection basée sur un indice n'a jamais été moins efficace que les deux autres méthodes. Les indices de sélection combinent l'information génétique et économique dans une équation de régression pour prédire la valeur d'un génotype donné. En outre, ils combinent les informations pour de nombreux traits en une valeur unique (Bridgwater *et al.*, 1983).

Les valeurs des gains attendus de la sélection sur indice varient de -18.93% pour l'indice de Pesek et Baker (1969) à 55.40% pour l'indice de Subandi *et al.* (1973) (Tableau 27). Pour l'indice de Pesek et Baker (1969), les valeurs du gain génétique attendu de la sélection sont négatives en valeurs pour la majorité des variables mesurées, excepté la durée de la phase végétative, la surface de la feuille étendard, le nombre de grains par épi et l'indice de récolte (Tableau 27).

Pour les gains attendus de la sélection sur la base de l'indice Smith et Hazel (1943), des poids économiques ont été assignés à chaque caractère. Certains auteurs ont attribué les coefficients de variation génétiques de chaque caractère comme étant des poids économiques (Oliveira, 2008). Dans ce travail, nous avons adopté des poids égaux pour tous les caractères inclus dans l'indice, cette valeur est égale à l'unité. Les gains en pourcentage prédits pour l'indice de Smith et Hazel (1943) ont permis d'obtenir des valeurs positives pour l'ensemble des caractères, à l'exception de la teneur en chlorophylle, le nombre de grains par épi et l'indice de récolte, qui exhibent des gains négatifs (Tableau 27). Le gain total prévu de cet indice est moyen, soit une valeur de 28.53%, toutefois la réponse en termes de rendement en grains est faible (0.07 g/plante) comparativement au gain attendu de la sélection directe.

Tableau 27. Valeurs du gain génétique attendu de la sélection sur indice sur la base des caractères mesurés chez les populations F₂.

Indice de Sélection	GS (%)											Total
	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI	
Smith & Hazel (1943)	-4.20 (-1.50)	0.78 (1.06)	3.88 (0.64)	14.96 (11.09)	2.77 (0.20)	1.93 (0.70)	3.15 (0.57)	-1.76 (-0.85)	7.51 (1.97)	0.64 (0.08)	-1.13 (-0.53)	28.53
Mulamba & Mock (1978)	0.34 (0.12)	0.02 (0.03)	4.91 (0.81)	10.76 (7.98)	12.16 (0.86)	5.04 (1.84)	8.48 (1.53)	-4.75 (-2.28)	10.05 (2.64)	3.17 (0.39)	0.16 (0.07)	50.34
Williams (1962)	-5.02 (-1.79)	1.49 (2.02)	9.93 (1.64)	16.27 (12.06)	7.97 (0.56)	2.83 (1.03)	6.87 (1.24)	-0.06 (-0.03)	12.44 (3.26)	2.77 (0.34)	-0.21 (-0.10)	55.28
Subandi <i>et al.</i> (1973)	-2.37 (-0.85)	0.86 (1.17)	8.57 (1.41)	11.98 (8.88)	9.66 (0.68)	2.35 (0.86)	8.56 (1.55)	1.35 (0.65)	10.7 (2.81)	3.45 (0.42)	0.29 (0.14)	55.40
Elston (1963)	-1.74 (-0.62)	0.48 (0.65)	9.83 (1.62)	7.3 (5.41)	10.16 (0.72)	2.11 (0.77)	9.57 (1.73)	1.56 (0.75)	9.73 (2.55)	3.56 (0.43)	0.42 (0.20)	52.98
Pesek & Baker (1969)	-0.26 (-0.09)	0.53 (0.72)	3.28 (0.54)	-7.26 (-5.38)	-9.75 (-0.69)	-1.02 (-0.37)	-2.53 (-0.46)	4.53 (2.18)	-5.78 (-1.52)	-1.47 (-0.18)	0.80 (0.37)	-18.93
Cruz (2006)	-2.12 (-0.76)	1.11 (1.50)	11.66 (1.92)	7.65 (5.67)	6.46 (0.46)	0.63 (0.23)	7.96 (1.44)	6.12 (2.94)	9.19 (2.41)	3.32 (0.40)	0.47 (0.22)	52.45

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g), RDT: Rendement en grains/plante (g), HI: Indice de récolte (%), GS (%): Gain attendu de la sélection sur indice en % de la moyenne, Valeurs entre parenthèses correspondent aux valeurs propres des caractères.

La valeur de la somme des gains sur la base de l'indice de base proposé par Williams (1962) se classe en deuxième position (55.28%) après l'indice de Subandi *et al.* (1973). Hormis la teneur en chlorophylle, le nombre de grains par épi et l'indice de récolte, tous les autres caractères évalués présentent des gains positifs (Tableau 27). Les indices de Mulamba et Mock (1978), de Williams (1962), d'Elston (1963) et de Cruz (2006) présentent également des gains appréciables avec des valeurs de 50.34, 55.28, 52.98 et 52.45, respectivement (Tableau 27).

Le gain prévu de la productivité par la sélection sur la base de ces indices a montré beaucoup de proximité de la valeur obtenue par la sélection directe, avec une répartition satisfaisante pour les autres caractères. Le meilleur gain attendu de rendement est noté par l'indice d'Elston (1963) avec une valeur égale à celle du gain attendu de la sélection directe sur la base du rendement en grains (Tableaux 26 et 27). L'avantage de cet indice est qu'il ne nécessite pas d'établir des poids économiques ou gains souhaitables pour chaque caractère, facilitant ainsi le travail du sélectionneur.

La comparaison des différentes méthodes de sélection est montrée dans la figure 25. La biomasse et le rendement en grains ainsi que cinq indices sur sept utilisés fournissent des gains totaux satisfaisants. L'indice de Subandi *et al.* (1973) et l'indice de Williams (1962) apportent les meilleurs gains par rapport aux autres critères employés. La sélection directe sur la base de la biomasse aérienne est classée deuxième après celle basée sur le rendement en grains et sur l'indice d'Elston (1963) occupent le troisième rang (Figure 25). La teneur en chlorophylle, la durée de la phase végétative et l'indice de Pesek et Baker (1969) ne semblent pas être de bons indicateurs de rendement dans le cas de la présente étude vu le signe négatif des gains attendus exhibés par les caractères évalués (Tableau 27, Figure 25).

Mahdy (1988), en étudiant les générations F₂, F₃ et F₄ d'un croisement de blé tendre, a remarqué après deux cycles de sélection que la sélection directe sur la base de la date d'épiaison, la hauteur de la plante et la longueur de l'épi est la meilleure méthode pour améliorer ces traits, cependant les réponses corrélées indésirables ont été obtenus pour les autres traits. Cet auteur a signalé également que les meilleurs gains réalisés sont obtenus par l'utilisation de l'indice de Smith et Hazel combinant sept caractères évalués. Le rendement par plante était aussi un critère efficace de la sélection direct.

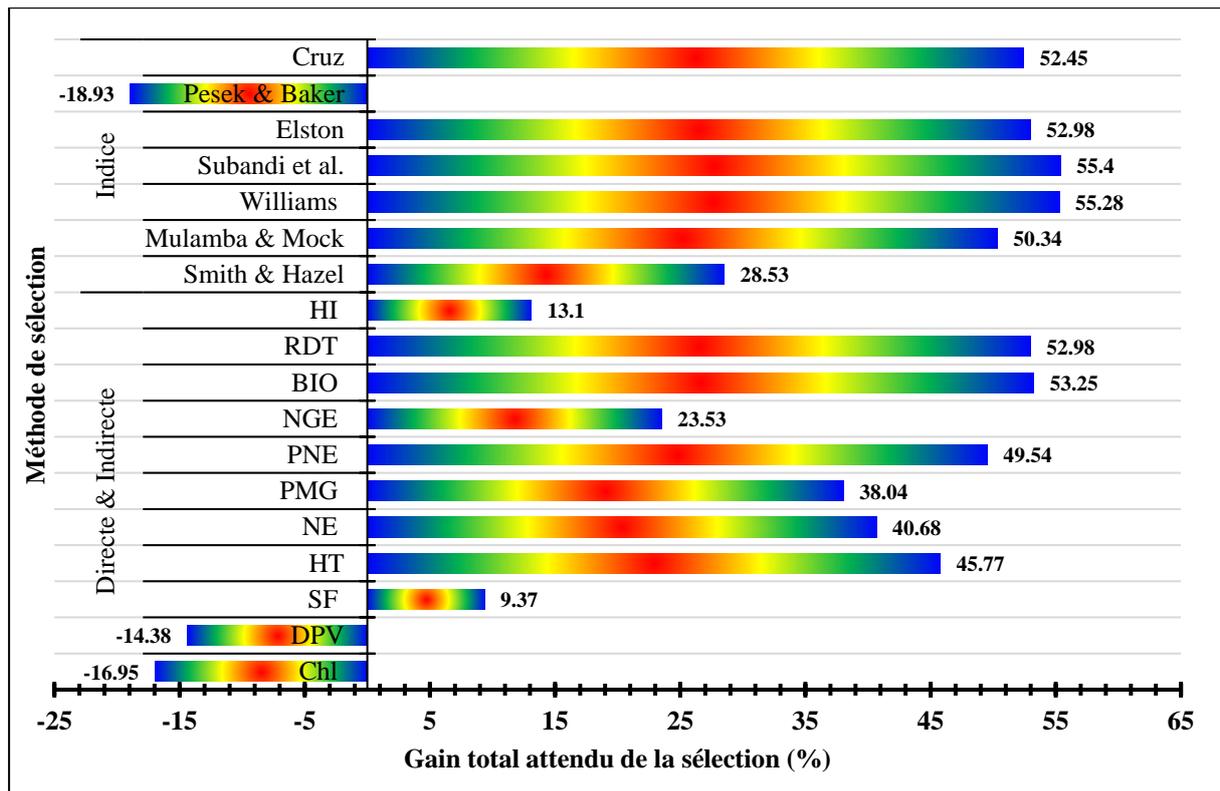


Figure 25. Gain total attendu de la sélection directe, indirecte et sur indice sur la base des caractères mesurés chez les populations F₂.

Les effets de la sélection mono et multi-caractères sur la base des variables mesurées, estimés comme écarts relativement aux valeurs moyennes générales de la population de base sont indiqués au tableau 28. Sur la base du degré de coïncidence entre les populations identifiées pour chaque critère de sélection directe et indirecte, sept populations ont été sélectionnées, il s'agit d'Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22), Ain Abid x Mahon-Démias (26), Ain Abid x Hidhab (28) et Ain Abid x El-Wifak (29) (Tableau 28). La sélection basée sur l'indice de Smith et Hazel (1943) identifie les populations Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10) et Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22).

L'indice de Mulamba et Mock (1978) a identifié les populations Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22), Ain Abid x Mahon-Démias (26), Ain Abid x Hidhab (28). Ces trois dernières populations ont été également identifiées par l'indice Williams (1962) (Tableau 28).

Tableau 28. Ecart des populations F₂ sélectionnées, relativement aux valeurs moyennes générales de la population de base, des caractères mesurés par plantes individuelles à une intensité de sélection de 5%.

Méthode de sélection	Populations sélectionnées	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI
Sélection directe & indirecte	10, 18, 19, 22, 26, 28, 29	-0.46	0.53	0.69	3.58	0.12	1.18	0.87	-0.84	1.51	0.36	0.08
Smith & Hazel (1943)	10, 22	-2.22	1.24	0.88	11.55	0.29	0.97	1.31	-1.23	3.82	0.44	-2.37
Mulamba & Mock (1978)	18, 19, 22, 26, 28	0.14	0.04	1.11	8.31	1.29	2.53	3.52	-3.32	5.12	2.15	0.35
Williams (1962)	22, 26, 28	-2.65	2.37	2.25	12.56	0.85	1.42	2.85	-0.05	6.33	1.88	-0.44
Subandi <i>et al.</i> (1973)	18, 22, 26, 28	-1.27	1.37	1.94	9.25	1.03	1.18	3.56	0.94	5.45	2.34	0.61
Elston (1963)	18, 19, 26, 28	-0.94	0.77	2.22	5.64	1.08	1.06	3.98	1.09	4.95	2.41	0.88
Pesek & Baker (1969)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cruz (2006)	18, 26, 28, 29	-1.14	1.77	2.63	5.91	0.69	0.32	3.31	4.28	4.68	2.24	0.98

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étandard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/plante, PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis/plante (g), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne/plante (g), RDT: Rendement en grains/plante (g), HI: Indice de récolte (%).

L'indice Subandi *et al.* (1973) a fait ressortir quatre populations Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22), Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Ain Abid x Mahon-Démias (26), Ain Abid x Hidhab (28). Les trois dernières populations en plus d'Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19) et Ain Abid x El-Wifak (29) ont été également identifiées par les indices d'Elston (1963) et Cruz (2006), respectivement. L'indice de Pesek et Baker (1969) n'a identifié aucune population (Tableau 28, Figure 26).

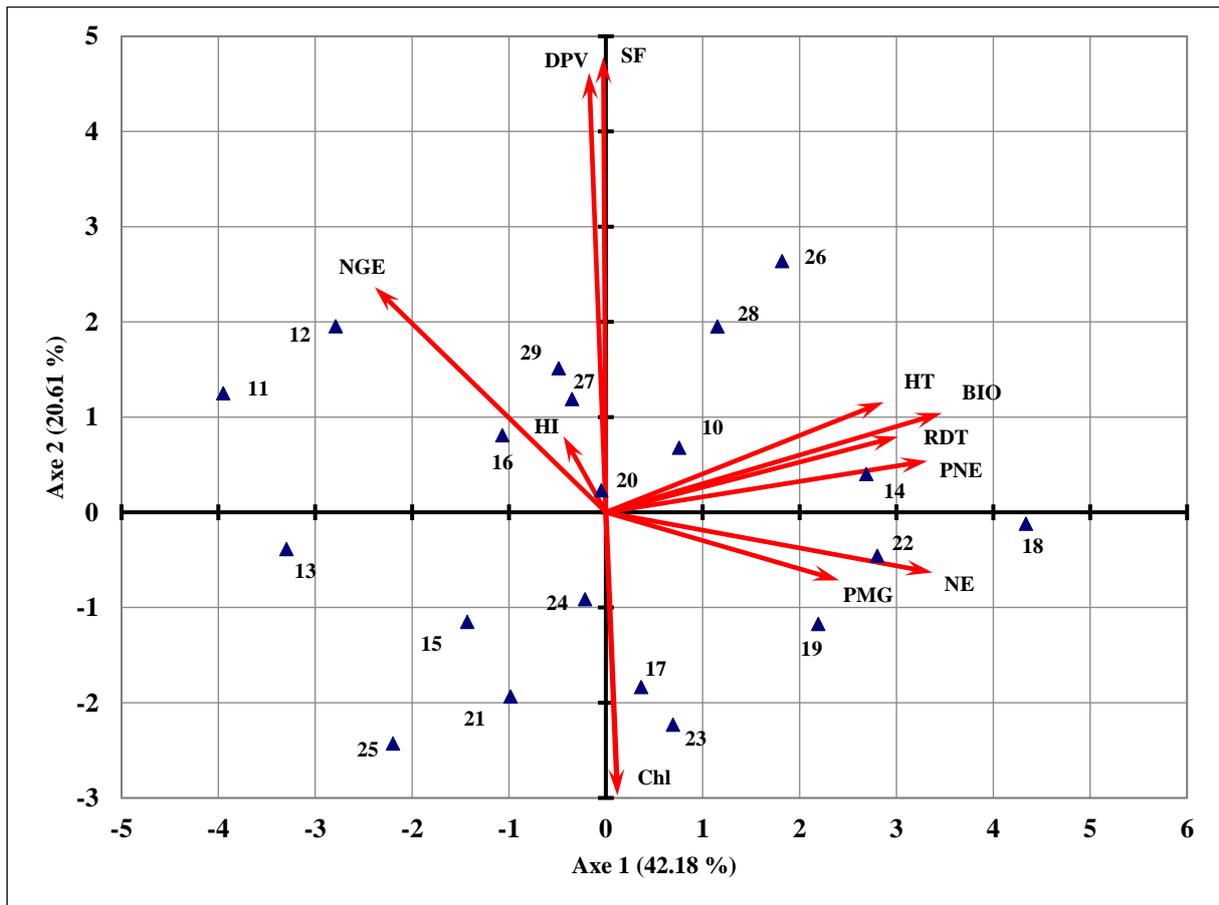


Figure 26. Représentation des variables mesurées, des populations F₂ sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse en composantes principales.

Sur la base des comparaisons faites entre les populations sélectionnées par chaque critère, le degré d'apparence le plus élevé est noté pour les quatre populations Ain Abid x Mahon-Démias (26), Ain Abid x Hidhab (28), Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18) et Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22) et à moindre degré la population Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19) (Tableau 28). Ces résultats sont confirmés par l'analyse en composantes principales, dont les trois premiers axes expliquent 76.01% de la variation observée (Figure 26). L'axe 1 (42.18%) est représenté par le rendement et ses composantes, l'axe 2 (20.61%) est représenté par la phénologie de la plante et la surface foliaire ; l'axe 3 (13.22%) est représenté par la teneur en chlorophylle des feuilles.

Les populations ainsi identifiées sont formées sur l'axe 1. Elles se caractérisent par des réductions du taux de chlorophylle de 1.27 unité Spad, un retard à l'épiaison de 1.37 jours ; et des augmentations de la surface foliaire de 1.94 cm², de la hauteur de la végétation de 9.25 cm, du nombre d'épis de 1.03 épis/plante, du nombre de grains par épi de 0.94 grains, du poids de 1000 grains de 1.18 g, celui des épis de 3.56 g/plante, de la plante de 5.45 g, du rendement en grains de 2.34 g/plante et de l'indice de récolte de 0.61%, relativement aux valeurs moyennes générales de la population de base étudiée dont les parents sont exclus (Tableau 28).

6. HERITABILITES, CORRELATIONS ET REPOSE A LA SELECTION EN F₄

6.1. CORRELATION GENETIQUE INTER GENERATIONS F₂, F₃ ET F₄

Etant donné que l'efficacité de la sélection précoce dépend de la capacité du sélectionneur de distinguer les différences entre les génotypes en génération précoce et sur la persistance de ces différences dans les générations futures. Une forte corrélation entre la performance des génotypes ainsi sélectionnés et celle de la descendance est une exigence fondamentale pour pratiquer la sélection dans des générations précoces (Bhatt, 1980).

Les coefficients de corrélation génotypique, phénotypique et environnementale entre les caractères mesurés en F₂, F₃ et F₄ sont présentés au tableau 28. Les corrélations génotypiques entre F₂ et F₃, entre F₂ et F₄ et entre F₃ et F₄ sont significatives et positives pour l'ensemble des caractères mesurés, hormis le poids des épis entre F₂ et F₄ et le nombre d'épis et l'indice de récolte entre F₃ et F₄ dont les liaisons sont négatives et/ou non significatives (Tableau 29).

Cependant, l'analyse des coefficients de corrélation phénotypique entre les mêmes générations indique que quelques caractères uniquement comme la teneur en chlorophylle, la durée de la phase végétative, la hauteur de la végétation et le poids de 1000 grains présentent des liaisons positives et significatives. Ces résultats indiquent beaucoup de ressemblance entre les descendances et les géniteurs pour ces caractères.

Selon Bouzerzour (1998), cette ressemblance est due principalement à l'action des gènes majeurs qui ont tendance à se fixer dès les premières générations avec peu d'effets des gènes mineurs. Ces caractères sont donc sous contrôle génétique simple. L'absence de corrélations significatives pour les autres caractères comme le rendement en grains, la biomasse, le poids des épis et l'indice de récolte suggère que la ségrégation de ces caractères, débutée en F₂, continue en F₃ voire en F₄. C'est une indication de la complexité du système génétique contrôlant l'expression de ces caractères polygéniques en plus de la présence des interactions

génotype x environnement (Bouzerzour, 1998). Ces résultats indiquent qu'un meilleur rendement chez les populations F₄ n'est pas issu forcément d'un meilleur rendement des mêmes populations en F₂. Ces résultats viennent appuyer ceux rapportés par Gebre-Mariam *et al.* (1988) qui trouvent une forte liaison pour le poids de 1000 gains et une liaison faible pour le rendement en grains entre les générations F₂ et F₃ de blé tendre évaluées dans deux localités.

Tableau 29. Valeurs des coefficients de corrélation génotypique (r_G), phénotypique (r_P) et environnemental (r_E) inter générations des caractères mesurés des populations F₂, F₃ et F₄.

Caractère	r_{F_2, F_3}			r_{F_2, F_4}			r_{F_3, F_4}		
	r_G	r_P	r_E	r_G	r_P	r_E	r_G	r_P	r_E
Chl	1.000**	0.570**	0.312*	0.738**	0.526**	0.423**	0.983**	0.630**	0.431**
TCV	-	-	-	-	-	-	1.000**	0.293 ^{ns}	-0.270 ^{ns}
DPV	0.883**	0.445**	0.117 ^{ns}	0.904**	0.636**	0.173 ^{ns}	1.000**	0.448**	-0.170 ^{ns}
SF	-	-	-	1.000**	0.612**	0.299 ^{ns}	-	-	-
HT	0.656**	0.431**	0.220 ^{ns}	0.825**	0.704**	0.504**	0.723**	0.260*	-0.129 ^{ns}
NE	1.000**	0.295*	0.086 ^{ns}	1.000**	0.088 ^{ns}	0.035 ^{ns}	-1.000**	-0.265*	-0.234 ^{ns}
PMG	0.615**	0.474**	0.362**	0.802**	0.377**	0.043 ^{ns}	0.387**	0.319*	0.276*
PNE	1.000**	0.172 ^{ns}	0.080 ^{ns}	0.330 ^{ns}	0.215 ^{ns}	0.156 ^{ns}	1.000**	0.064 ^{ns}	-0.244 ^{ns}
NGE	1.000**	0.334**	0.012 ^{ns}	0.966**	0.470**	0.014 ^{ns}	0.861**	0.233 ^{ns}	-0.216 ^{ns}
BIO	1.000**	0.375 ^{ns}	0.300 ^{ns}	0.676**	0.343 ^{ns}	0.171 ^{ns}	1.000**	0.09 ^{ns}	-0.244 ^{ns}
RDT	0.610**	0.308 ^{ns}	0.156 ^{ns}	1.000**	0.288 ^{ns}	0.131 ^{ns}	1.000**	0.70 ^{ns}	-0.217 ^{ns}
HI	1.000**	-0.161 ^{ns}	-0.360**	0.490**	0.153 ^{ns}	0.112 ^{ns}	0.252 ^{ns}	0.153 ^{ns}	0.104 ^{ns}

Chl: Teneur en chlorophylle, TCV : Température du couvert végétal, DPV: Durée de la phase végétative, SF : Surface de la feuille étendard, HT: Hauteur des plantes, NE: Nombre d'épis, PMG: Poids de 1000 grains, PNE: Poids des épis, NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne, RDT: Rendement en grains, HI: Indice de récolte. r_{F_2, F_3} : Coefficient de corrélation entre la F₂ et la F₃, r_{F_2, F_4} : Coefficient de corrélation entre la F₂ et la F₄, r_{F_3, F_4} : Coefficient de corrélation entre la F₃ et la F₄.

Islam *et al.* (1985), en analysant deux croisements de blé tendre, ont remarqué des corrélations inter générations (F₂-F₃) modérément élevées dans les populations sélectionnées pour le nombre de grains par épillet et le nombre de grains par épi. Par contre, le rendement par plante avait des corrélations inter générations très faibles, statistiquement non significatives, chez les deux croisements.

Par contre, Lungu *et al.* (1990) mentionnent que les coefficients de corrélation entre le rendement en grains de la F₄ et celui mesuré en F₂ et F₃ étaient tous positifs et significatifs. DePauw et Shebeski (1973) rapportent aussi des corrélations positives et significatives pour le rendement des générations F₃, F₄ et F₅. Cette contradiction peut s'expliquer par la fixité du matériel génétique sur lequel ont travaillé. Ces chercheurs rapportent que le taux d'homozgotie est plus important en F₅ qu'en F₄ suite à l'effet de consanguinité.

Briggs et Shebeski (1971) ont évalué la réponse, de trois populations de blé tendre à la sélection pratiquée en F₃ pour le rendement en grains et les caractères de qualité du produit final durant trois années. Ils ont trouvé une relation significative entre la performance de la F₃ et la F₅ uniquement pour certains caractères mesurés. Cependant, une relation positive entre le rendement de la F₃ et celui des populations F₅ n'a été observée qu'une année sur trois. Durant les deux autres années, la relation est de signe variable et non significative.

Le peu de ressemblance entre les performances des générations F₂, F₃ et F₄ est due à l'interaction génotype x années, puisque l'effet génération est confondu avec celui de l'année. Chaque année ou génération se distingue par l'expression des caractères qui lui sont spécifiques et qui ne sont ceux qui s'expriment au même niveau lors d'une autre année ou générations. Ceci rend difficile la prédiction des performances des générations avancées sur la base des performances des générations précoces. Pour des raisons pratiques d'amélioration, il est préférable de retarder la sélection pour les caractères complexes et/ou sélectionner indirectement sur la base des caractères hautement héritables et donc la corrélation avec le rendement change peu selon les générations (Bejiga *et al.*, 1991).

Les programmes d'amélioration exploitent ces relations entre les générations précoces pour sélectionner simultanément pour les caractères aussi bien qualitatifs que quantitatifs. Les individus F₂ sont sélectionnés, pour la résistance aux maladies et autres caractères à simple hérédité comme la hauteur, à l'intérieur des pépinières sous une forte pression de sélection. La F₃ est employée pour multiplier les semences pour une utilisation ultérieure pour la mise en place des essais comparatifs de rendement et les tests de maladies. Elle peut être utilisée également pour cribler le matériel végétal vis-à-vis des caractères simples. La F₄ peut être, par contre, conduite sur plusieurs sites d'expérimentation pour sélectionner pour la stabilité (répétabilité) des caractères complexes comme le rendement et la qualité finale du produit (De Pauw *et al.*, 2007).

6.2. HERITABILITE DES CARACTERES MESURES EN F₂, F₃ ET F₄

L'héritabilité exprime le mécanisme de transfert de l'information génétique des parents à la descendance. C'est un paramètre typique de prédiction, exprimant la fiabilité de la valeur phénotypique comme indicateur de la valeur génotypique des individus, de sorte que plus l'héritabilité est élevée, plus le gain génétique de la sélection est important (Falconer et MacKay, 1996). Les coefficients de détermination de l'héritabilité au sens étroit mesurés par la méthode

de régression parents-descendances entre les trois générations F₂, F₃ et F₄, exprimées en %, sont présentés au tableau 29. L'examen du tableau indique que les valeurs prises par ce paramètre génétique sont variables selon le caractère et la génération. Elles varient, entre F₂ et F₃, de 13.37% pour l'indice de récolte à 76.25% pour la teneur en chlorophylle ; entre F₃ et F₄, de 0.00% pour la biomasse et le nombre d'épis à 80.66% pour la durée de la phase végétative et de 14.29% à 79.06% pour les mêmes caractères entre F₂ et F₄ (Tableau 30).

De manière globale, la durée de la phase végétative suivie de la teneur en chlorophylle et à moindre degré la hauteur de la végétation et le nombre de grains par épi exhibent les valeurs les plus élevées entre F₂ et F₃, entre F₃ et F₄ et entre F₂ et F₄ (Tableau 30). Ces résultats confirment les valeurs élevées prises par les coefficients de corrélations génotypiques et phénotypiques de ces caractères entre les mêmes générations étudiées (Tableau 29). Ces caractères qui représentent la phénologie, la physiologie et la morphologie de la plante sont des caractères à hérédité simple. Des valeurs du coefficient de détermination génétique appréciable suggèrent la possibilité d'obtenir des gains génétiques importants en utilisant ces caractères comme critères de sélection directe ou indirecte (de Faria *et al.*, 2013).

Tableau 30. Valeurs de l'héritabilité au sens étroit des caractères mesurés chez les populations F₂, F₃ et F₄.

Caractère	$h^2_{ns}(FH) \%$		
	F ₂ -F _{2:3}	F ₃ -F _{3:4}	F ₂ -F _{2:4}
Chl	76.25	77.29	58.19
TCV	-	26.13	-
DPV	63.08	80.66	79.06
SF	-	-	61.22
HT	54.12	48.11	75.96
NE	56.60	0.00 [†]	14.29
PMG	54.31	35.33	57.16
PNE	17.21	6.38	20.50
NGE	63.05	49.37	69.70
BIO	37.77	0.00 [†]	33.07
RDT	30.60	16.97	26.12
HI	13.37	14.77	19.81

Chl: Teneur en chlorophylle, TCV : Température du couvert végétal, DPV: Durée de la phase végétative, SF : Surface de la feuille étendue, HT: Hauteur des plantes, NE: Nombre d'épis, PMG: Poids de 1000 grains, PNE: Poids des épis, NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne, RDT: Rendement en grains, HI: Indice de récolte. $h^2_{ns}(FH)$: héritabilité déduite selon Frey et Horner (1957), †: Valeurs négatives considérées comme étant égales à zéro.

Les autres caractères liés à la productivité de la plante, comme le rendement en grains, le poids des épis et l'indice de récolte, présentent des valeurs du degré de détermination génétique moyennes à faibles (Tableau 30). En théorie, plus cette part est faible plus il n'y a pas ou peu

de ressemblance entre apparentés. Ces résultats confirment la complexité du système génétique impliqué dans l'hérédité de ces variables. Des résultats similaires sont rapportés dans la littérature par Lungu *et al.* (1990). Benmahammed (2005) explique la faiblesse des valeurs de ce paramètre génétique par la prépondérance de l'effet environnement sur l'effet génétique dans l'expression de la performance de rendement. La présence de l'interaction génotype x environnement suggère que les populations évaluées répondent différemment aux conditions de croissances spécifiques à chaque campagne.

6.3. REPONSE A LA SELECTION ET GAIN REALISE EN F₄

6.3.1. REPONSE A LA SELECTION DIRECTE ET INDIRECTE

Les réponses à la sélection précoce pratiquée en F₂ sur la base des caractères mesurés sont estimées en F₄ et sont résumées au tableau 31. Les résultats indiquent des réponses directes dans le sens désiré pour l'ensemble des caractères, hormis le poids des épis et l'indice de récolte dont les valeurs de la différentielle de sélection sont négatives. Le nombre de grains par épi (15.86%) suivi de la biomasse aérienne (12.30%), la hauteur de la végétation (12.10%) et du nombre d'épis/m² (10.84%) enregistrent les meilleures réponses. Toutefois, ces réponses directes sont accompagnées par des réponses corrélatives variables selon le caractère.

Ainsi, la réponse à la sélection faite en F₂ sur la base de la teneur en chlorophylle est accompagnée par des réponses corrélatives négatives pour la majorité des caractères, à l'exception de la surface de la feuille étendard, la fertilité des épis et l'indice de récolte, qui exhibent des réponses corrélatives positives. La réponse à la sélection sur la base de la durée de la phase végétative s'est traduite également par des réponses corrélatives négatives pour l'ensemble des variables mesurées, hormis la teneur en chlorophylle de la feuille étendard, le nombre d'épis/m² et l'indice de récolte.

Pour la surface foliaire, les réponses corrélatives sont positives pour certains caractères dont le rendement en grains, et négatives pour d'autres comme la teneur en chlorophylle, la hauteur, le nombre d'épis et le poids de 1000 grains. La réponse à la sélection sur la base de la hauteur de la végétation est accompagnée par des réponses corrélatives positives de la durée de la phase végétative, le nombre d'épis/m², le poids de 1000 grains, celui des épis et de la plante. Les réponses à la sélection précoce monocaractère opérée en F₂ sur la base du rendement et de ces composantes sont accompagnées, globalement, par des réponses corrélatives négatives pour la teneur en chlorophylle, la surface foliaire et le nombre de grains par épi ; et des réponses

corrélatives positives pour la durée de la phase végétative, le poids de 1000 grains, des épis et le rendement en grains.

Globalement, les valeurs du gain réalisé en F₄ suite à la sélection précoce faite en F₂ sont variables selon le caractère utilisé comme critère de sélection. Elles varient de -36.11% pour la durée de la phase végétative à 34.75% pour la surface de la feuille étendard (Tableau 31). La sélection sur la base de la teneur en chlorophylle, la durée de la phase végétative, le poids des épis, le rendement en grains et l'indice de récolte a engendré des gains totaux négatifs. La surface foliaire, la hauteur de la végétation, le nombre d'épis, le poids de 1000 grains, le nombre de grains par épi et la biomasse ont par contre exhibés des gains totaux positifs.

Les meilleures valeurs du gain de rendement réalisé en F₄ sont générées par la sélection indirecte sur la base de la surface de la feuille étendard (8.04%, soit 33.87 g/m²), suivie de la fertilité des épis (3.65% soit 15.39 g/m²), du poids de 1000 grains (3.63% soit 15.31 g/m²) et de la biomasse aérienne (2.74, soit 11.54 g/m²). Ces résultats indiquent que la sélection indirecte sur la base de ces caractères s'est révélée plus efficace, dans l'amélioration du rendement en grains, que la sélection basée sur les autres caractères et/ou sur la base du rendement lui-même.

Plusieurs recherches apportent des résultats contradictoires en ce qui concerne l'efficacité de la sélection directe et indirecte. Les résultats de la présente étude rejoignent ceux de DePauw et Shebeski (1973) ainsi que Inagaki *et al.* (1998) qui mentionnent que la sélection en générations précoces, sur la base du rendement est inefficace. Les mêmes constatations sont notées par Benmahammed *et al.* (2004), chez l'orge. Ces auteurs rapportent que la sélection directe basée sur la biomasse apparaît plus discriminante que celle basée sur le rendement, en identifiant ainsi les lignées plus productives. Par contre Mitchell *et al.* (1982), Lungu *et al.* (1987) ainsi que Lalić *et al.* (2010) rapportent que la sélection indirecte n'est pas plus efficace que la sélection directe pour justifier les efforts nécessaires pour mesurer ces caractères sur de larges populations en sélection. El-Morshidy *et al.* (2010) mentionnent que la sélection directe est efficace pour améliorer le rendement dans un fond génétique tardif.

Tableau 31. Valeurs du gain génétique réalisé de la sélection directe (en gras) et indirecte pratiquée en F₂ sur la base des caractères mesurés.

Caractère	X ₀	X _s	GS (%)											Total
			Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI	
Chl	43.7	46.4	6.15 (2.69)	-0.07 (-0.09)	1.60 (0.30)	-3.25 (-2.11)	-4.06 (-18.62)	-0.49 (-0.19)	-4.12 (-28.31)	2.14 (0.52)	-7.14 (-83.30)	-1.10 (-4.63)	5.77 (2.09)	-4.58
DPV	126.5	125.0	1.43 (0.63)	-1.13 (-1.43)	-7.74 (-1.44)	-4.69 (-3.05)	1.76 (8.09)	-2.35 (-0.88)	-10.98 (-75.43)	-4.95 (-1.21)	-12.33 (-143.86)	-3.76 (-15.84)	8.63 (3.13)	-36.11
SF	18.6	19.4	-1.51 (-0.66)	0.54 (0.68)	4.30 (0.80)	-0.65 (-0.42)	-4.72 (-21.69)	-0.71 (-0.27)	8.76 (60.15)	14.00 (3.43)	6.40 (74.63)	8.04 (33.87)	0.31 (0.11)	34.75
HT	64.9	72.8	-1.30 (-0.57)	0.36 (0.45)	-4.57 (-0.85)	12.10 (7.86)	9.33 (42.85)	7.14 (2.68)	5.63 (38.69)	-15.79 (-3.86)	12.38 (144.36)	-1.23 (-5.17)	-11.08 (-4.01)	12.98
NE	459.2	508.9	-0.88 (-0.38)	0.10 (0.13)	-8.17 (-1.52)	4.58 (2.97)	10.84 (49.76)	4.22 (1.58)	5.52 (37.90)	-12.15 (-2.98)	8.15 (95.01)	1.14 (4.80)	-4.37 (1.58)	8.97
PMG	37.5	41.3	-0.70 (-0.30)	0.96 (1.22)	-4.77 (-0.89)	3.87 (2.52)	11.19 (51.38)	9.93 (3.73)	10.84 (74.42)	-14.46 (-3.54)	14.04 (163.76)	3.63 (15.31)	-7.41 (-2.68)	27.14
PNE	686.8	652.5	-1.26 (-0.55)	0.40 (0.50)	-3.36 (-0.62)	-0.17 (-0.11)	-7.18 (-32.95)	3.59 (1.35)	-4.99 (-34.25)	-0.13 (-0.03)	-4.07 (-47.44)	-5.05 (-21.27)	-1.50 (-0.54)	-23.71
NGE	24.5	28.4	2.05 (0.89)	0.53 (0.67)	3.85 (0.72)	-5.84 (-3.79)	-10.50 (-48.20)	-0.99 (-0.37)	0.70 (4.80)	15.86 (3.88)	-4.14 (-48.30)	3.65 (15.39)	6.87 (2.49)	12.04
BIO	1166.4	1309.9	-1.22 (-0.53)	0.63 (0.80)	-3.58 (-0.67)	7.93 (5.15)	7.44 (34.18)	6.15 (2.31)	7.36 (50.55)	-8.94 (-2.19)	12.30 (143.50)	2.74 (11.54)	-7.44 (-2.69)	23.39
RDT	421.4	422.2	-2.07 (-0.90)	0.69 (0.87)	-1.48 (-0.27)	-0.95 (-0.62)	-6.49 (-29.82)	3.40 (1.27)	-1.38 (-9.45)	4.37 (1.07)	-2.47 (-28.84)	0.20 (0.85)	2.10 (0.76)	-4.08
HI	36.2	34.8	-0.91 (-0.40)	0.45 (0.57)	0.30 (0.06)	-2.08 (-1.35)	-5.74 (-26.35)	2.72 (1.02)	0.60 (4.09)	-0.80 (-0.19)	0.14 (1.63)	-3.54 (-14.90)	-3.81 (-1.38)	-12.67

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), TCV : Température du couvert végétal (°C), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendue (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/m², PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis (g/m²), NGE: Nombre de grains par épi, BIO: Biomasse aérienne (g/m²), RDT: Rendement en grains (g/m²), HI: Indice de récolte (%). GS (%): Gain réalisé de la sélection en % de la moyenne de la population de base, X₀: Moyenne générale du caractère de la population de base, X_s: Moyenne du caractère des populations sélectionnées en F₂, Valeurs entre parenthèses correspondent aux valeurs propres des caractères.

La réponse à la sélection semble dépendante du critère utilisé et de l'environnement où s'exprime ce caractère. Plus l'environnement est changeant, et plus le caractère est sensible à ce changement, moins elle est efficace (Bouzerzour et Dekhili, 1995 ; Bouzerzour et Djekoune, 1998 ; Benmahammed *et al.*, 2008a).

6.3.2. REPOSE A LA SELECTION SUR INDICE

L'efficacité de la sélection précoce est fortement influencée par le choix de la méthode de sélection appropriée, du matériel végétal en question et de la disponibilité des critères de sélection fiables pour identifier des génotypes plus productifs, c'est donc une question cruciale pour les programmes d'amélioration (Borghini *et al.*, 1998). De plus, l'existence des relations indésirables entre les caractères complique l'effort du sélectionneur. Dans de telles situations limitantes, la sélection multi-caractères est fortement recommandée. Mahdy (1988) a montré que la sélection sur indice est plus efficace pour améliorer le rendement en grains de blé tendre par rapport à la méthode de sélection uni-caractère.

Les réponses de la sélection précoce sur indice, estimées en F₄, sont données au tableau 32. Les valeurs des gains réalisés de la sélection sur indice faite en F₂ varient de -9.37% pour l'indice de Subandi *et al.* (1973) à 42.86% pour l'indice de Williams (1962) (Tableau 31). Cinq indices, sur sept utilisés, exhibent des gains totaux positifs. La somme des gains sur la base de l'indice d'Elston (1963) engendre également une valeur négative de -4.08%.

L'indice de Williams (1962) a permis d'obtenir des réponses positives pour l'ensemble des caractères mesurés, hormis la teneur en chlorophylle, la surface de la feuille étendard et l'indice de récolte, qui exhibent des gains négatifs (Tableau 32). Cet indice réalise aussi la réponse en termes de rendement en grains la plus élevée (6.27%, soit 26.41 g/m²), comparativement aux autres indices employés dans cette étude.

Les autres indices sont classés dans l'ordre : Smith et Hazel (1943), Pesek et Baker (1969), Cruz (2006) et Mulamba et Mock (1978) avec des réponses de 36.93%, 27.46%, 22.07% et 3.74%, respectivement (Tableau 32). Les réponses par caractère sont variables d'un indice à l'autre avec une répartition plus ou moins équilibrée entre les caractères. Globalement, les gains de rendement réalisés par les indices sont plus importants, en valeurs, par rapport à ceux obtenus par la sélection mono-caractère directe et indirecte, surface foliaire exceptée (Tableau 32).

Tableau 32. Valeurs du gain génétique réalisé de la sélection sur indice pratiquée en F₂ sur la base des caractères mesurés.

Caractère	GS (%)											Total
	Chl	DPV	SF	HT	NE	PMG	PNE	NGE	BIO	RDT	HI	
Smith & Hazel (1943)	1.95 (0.85)	0.97 (1.23)	-0.93 (-0.17)	8.74 (5.68)	4.28 (19.65)	9.53 (3.57)	10.20 (70.02)	-8.04 (-1.97)	13.60 (158.63)	3.94 (16.59)	-7.30 (-2.64)	36.93
Mulamba & Mock (1978)	-2.71 (-1.18)	0.03 (0.04)	-0.02 (-0.00)	4.05 (2.63)	-1.60 (-7.35)	2.08 (0.78)	-2.35 (-16.11)	1.50 (0.37)	-0.58 (-6.77)	1.56 (6.57)	1.78 (0.65)	3.74
Williams (1962)	-0.43 (-0.19)	1.56 (1.98)	-0.37 (-0.07)	5.71 (3.71)	0.85 (3.91)	8.44 (3.17)	12.43 (85.35)	0.00 (0.00)	14.78 (172.43)	6.27 (26.41)	-6.40 (-2.32)	42.86
Subandi <i>et al.</i> (1973)	-1.37 (-0.60)	0.78 (0.99)	0.06 (0.01)	3.27 (2.12)	-9.31 (-42.75)	4.62 (1.73)	-3.18 (-21.85)	2.53 (0.62)	-1.10 (-12.84)	-3.08 (-12.99)	-2.58 (-0.93)	-9.37
Elston (1963)	-2.07 (-0.90)	0.69 (0.87)	-1.48 (-0.27)	-0.95 (-0.62)	-6.49 (-29.82)	3.40 (1.27)	-1.38 (-9.45)	4.37 (1.07)	-2.47 (-28.84)	0.20 (0.85)	2.10 (0.76)	-4.08
Pesek & Baker (1969)	2.23 (0.97)	0.78 (0.99)	4.38 (0.81)	-5.11 (-3.32)	0.33 (1.51)	5.88 (2.21)	8.72 (59.89)	-0.31 (-0.08)	7.91 (92.23)	5.42 (22.83)	-2.76 (-1.00)	27.46
Cruz (2006)	-1.46 (-0.64)	0.95 (1.20)	2.24 (0.42)	0.15 (0.10)	-7.99 (-36.69)	3.82 (1.43)	3.63 (24.95)	10.49 (2.57)	1.59 (18.50)	5.76 (24.27)	2.88 (1.04)	22.07

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), TCV : Température du couvert végétal (°C), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étandard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/m², PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis (g/m²), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne (g/m²), RDT: Rendement en grains (g/m²), HI: Indice de récolte (%). GS (%): Gain réalisé de la sélection en % de la moyenne de la population de base, X₀: Moyenne générale du caractère de la population de base, X_s: Moyenne du caractère des populations sélectionnées en F₂, Valeurs entre parenthèses correspondent aux valeurs propres des caractères.

La comparaison des méthodes de sélection employées est indiquée en figure 27. Cette figure indique que l'indice de Williams (1962), suivi de l'indice de Mulamba et Mock (1978) apportent les meilleurs gains par rapport aux autres critères utilisés. Les réponses des autres critères de sélection sont variables selon l'indice et le caractère. Certains indices/caractères répondent positivement, d'autres négativement (Figure 27).

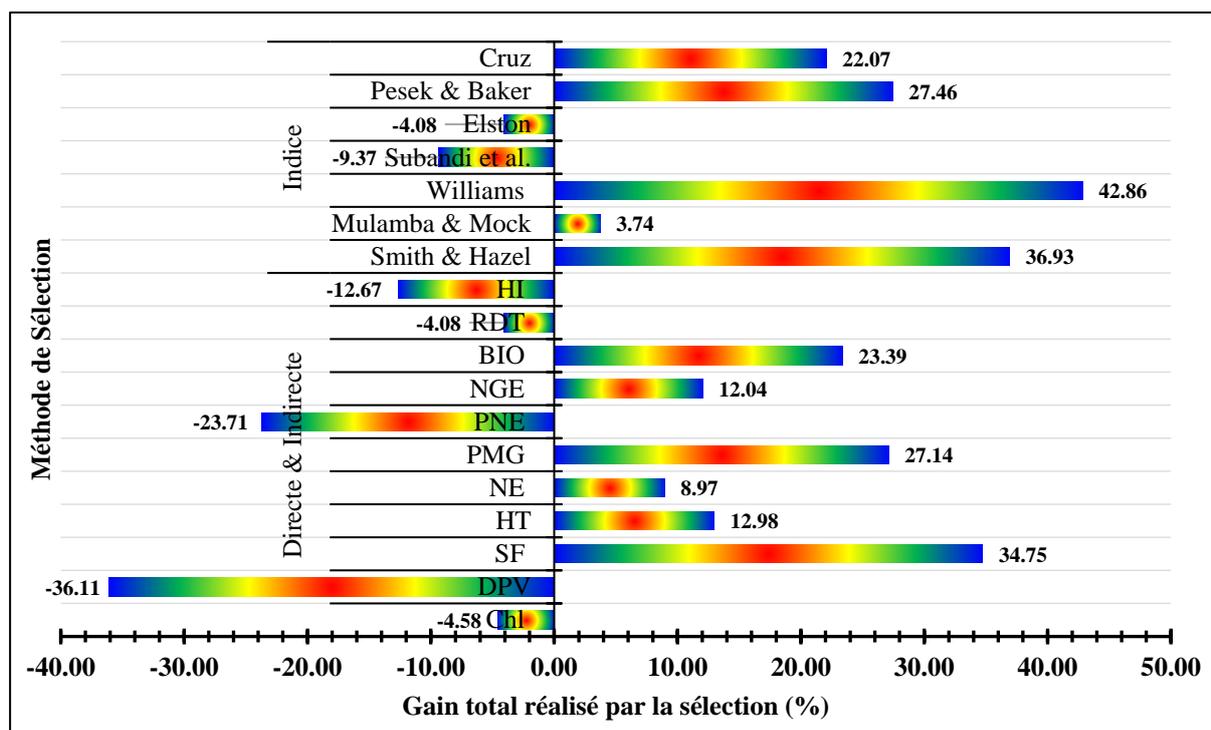


Figure 27. Gain total réalisé par la sélection directe, indirecte et sur indice pratiquée en F₂ sur la base des caractères mesurés.

La comparaison des gains réalisés à ceux attendus est montrée en figure 28. L'analyse de la figure indique que les réponses à la sélection sont variables selon le critère employé. La faisabilité et la fiabilité du critère est ainsi jugée relativement à l'écart observé entre la valeur attendue et la valeur obtenue. En effet, plus cet écart est important, plus le critère est moins efficace.

Parmi les critères, la teneur en chlorophylle, la surface foliaire, l'indice de Smith et Hazel (1943) et l'indice de Pesek et Baker (1969) présentent des écarts $[GS_{\text{réalisé}} - GS_{\text{attendu}}]$ positifs (Figure 28). Toutefois, la teneur en chlorophylle et l'indice de Pesek et Baker (1969) sont peu intéressants comme critères de sélection précoce vu le faible gain du premier et l'écart important entre les gains attendu et réalisé du second. Les autres critères présentent des réponses négatives et variables d'un critère à l'autre. Néanmoins, l'indice de Williams (1962) semble être un bon

prédicteur de rendement. Cet indice présente le meilleur gain réalisé en F₄, associé à un écart $[GS_{\text{Réalisé}} - GS_{\text{Attendu}}]$ réduit, mais de signe négatif (Figure 28). L'écart, négatif, observé pour le rendement en grains et les caractères qui lui sont liés, suggère leur inefficacité comme des critères de sélection directe ou indirecte chez le blé tendre.

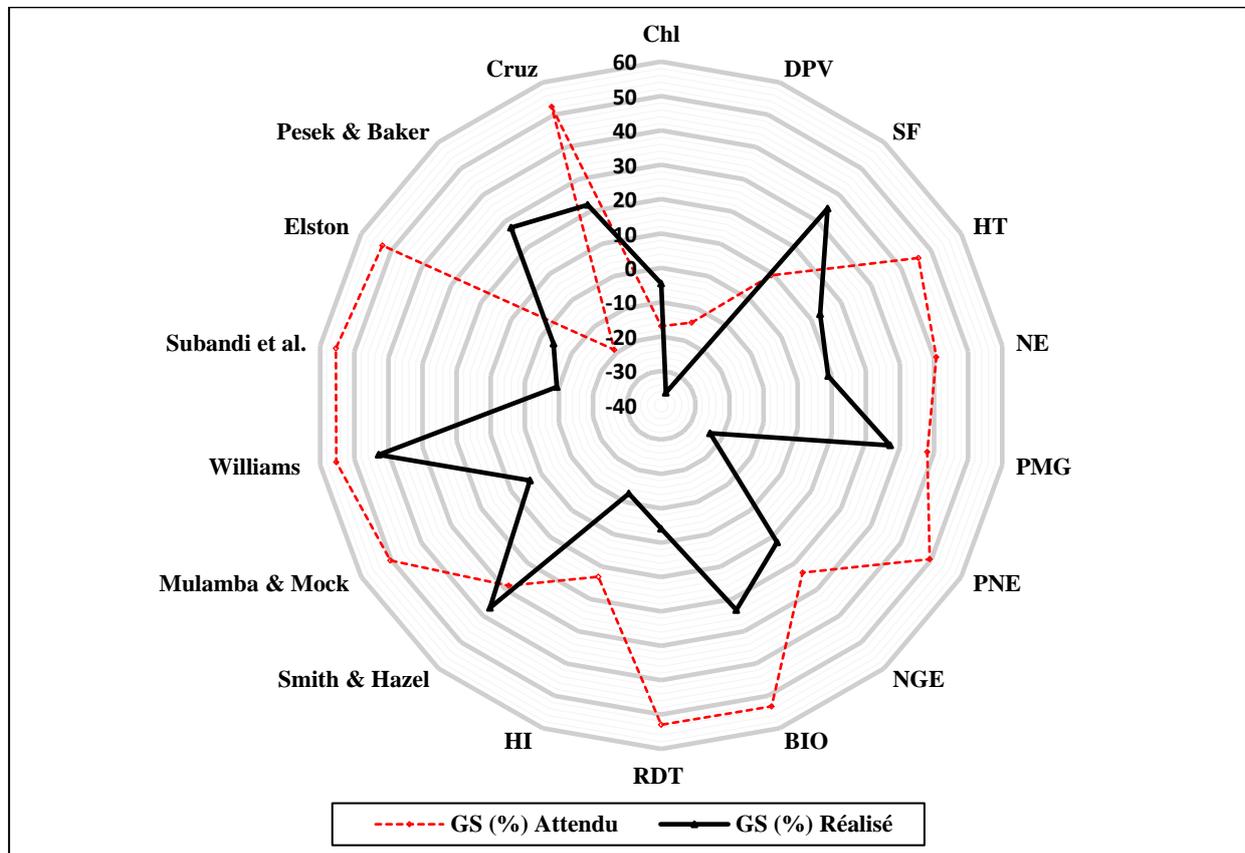


Figure 28. Gains totaux, attendus et réalisés, suite à la sélection directe, indirecte et sur indice pratiquée en F₂ sur la base des caractères mesurés.

Les trois premiers axes de l'analyse en composantes principales (ACP) expliquent 77.93% du total de la variation disponible dans les données soumises à l'analyse. Ainsi l'axe 1 explique 39.27%, l'axe 2 explique 24.29% et l'axe 3 explique 14.38%. A l'axe 1 sont corrélés la durée de la phase végétative (0.3863), la surface de la feuille étandard (0.3080), le poids des épis (0.9234), la biomasse (0.8533) et le rendement (0.8662). A l'axe 2 sont corrélés la teneur en chlorophylle (0.2758), le poids de 1000 grains (0.4403), le nombre de grains par épi (0.6552) et l'indice de récolte (0.5468). A l'axe 3 sont corrélés la température du couvert végétal (0.5599) et le nombre d'épis/m² (0.3337) (Figures 29 et 30).

Du point répartition et représentation des différentes populations F₄, on note que Acsad₈₉₉ x Hidhab (16), Acsad₈₉₉ x El-Wifak (17), Acsad₁₁₃₅ x Hidhab (20), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21),

Acsad₁₀₆₉ x Rmada (23), Ain Abid x Mahon-Démias (26), Ain Abid x Rmada (27) et Ain Abid x El-Wifak (29) sont bien représentées sur le plan formé par l'axe 1 (Figures 29 et 30).

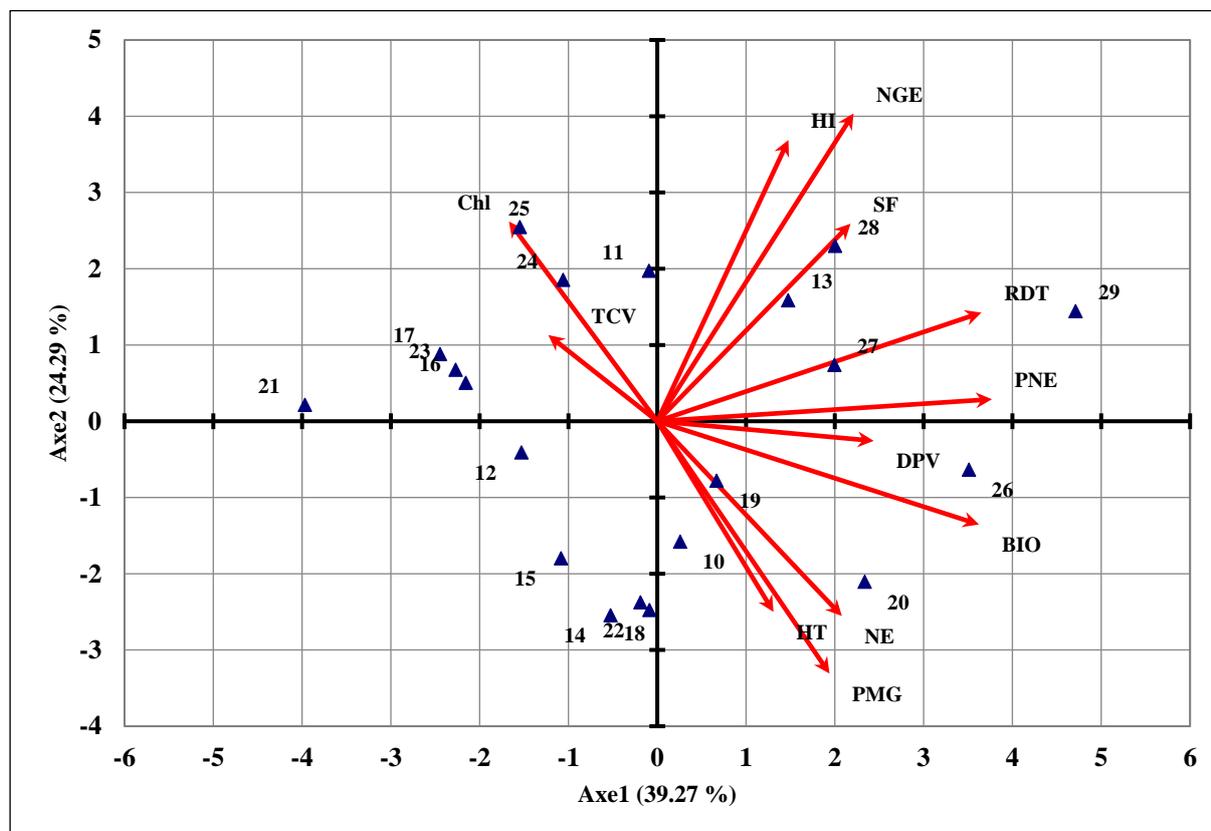


Figure 29. Représentation des variables mesurées, des populations F₄ sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse en composantes principales.

Les populations Acsad₈₉₉ x Hidhab (16), Acsad₈₉₉ x El-Wifak (17), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21) et Acsad₁₀₆₉ x Rmada (23) ont des coordonnées négatives avec cet axe, alors que les trois autres populations Ain Abid x Mahon-Démias (26), Ain Abid x Rmada (27) et Ain Abid x El-Wifak (29) ont des coordonnées positives. Ces dernières se caractérisent par des valeurs élevées de la biomasse, du poids des épis et du rendement en grains. Elles sont plus tardives à l'épiaison. Les populations Ain Abid x Rmada (27) et Ain Abid x El-Wifak (29) se distinguent également par de valeurs élevées de la teneur en chlorophylle, la surface foliaire, la fertilité des épis et la capacité de conversion de la biomasse en grains, relativement à l'axe 2 ; et associées à des valeurs élevées de la température du couvert végétal et des valeurs faibles du nombre d'épis, relativement à l'axe 3 (Figures 29 et 30).

La population Ain Abid x Mahon-Démias (26) se caractérise, relativement à l'axe 2, par de valeurs élevées du poids de 1000 grains et de la hauteur de la végétation ; associées à des valeurs élevées du nombre d'épis/m² et des valeurs faibles de la température du couvert végétal,

relativement à l'axe 3 (Figures 29 et 30). Cette population est la seule parmi les cinq populations identifiées en F₂, suite à la sélection conjointe basée sur l'ensemble des critères de sélection mono-caractère directe et indirecte et sur indice. La sélection des lignées à l'intérieur de cette population contribue, certes, à l'amélioration des déterminants du rendement en grains, dans un fond génétique semi tardif au stade épiaison et résilient au stress hydrique.

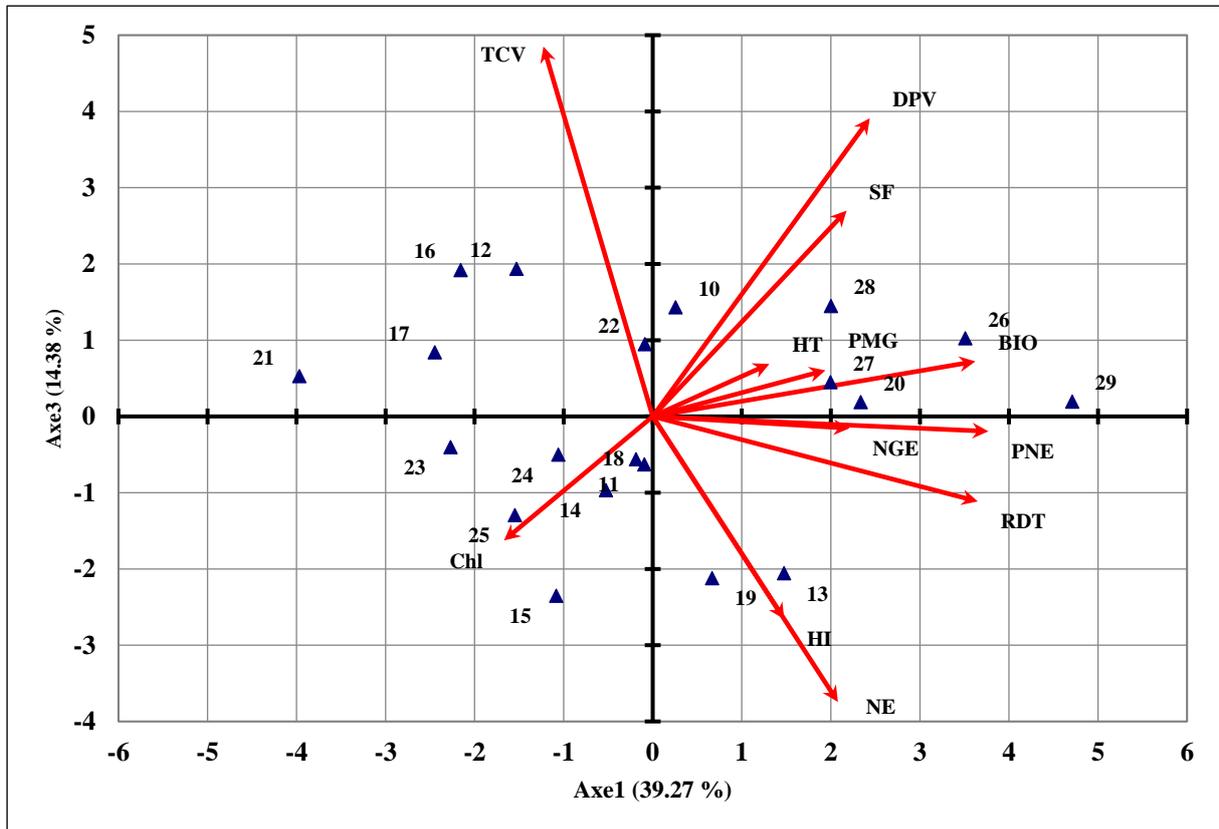


Figure 30. Représentation des variables mesurées, des populations F₄ sur le plan formé par les axes 1 et 3 de l'analyse en composantes principales.

7. ANALYSE INDIVIDUELLE DES LIGNEES F₄ ET VARIATIONS INTRA POPULATION

7.1. HERITABILITE AU SENS ETROIT

Le degré d'héritabilité au sens étroit donne une mesure de la part génétique additive qui est transmise des parents à la descendance. Les valeurs prises par le coefficient d'héritabilité au sens étroit, déduites par la méthode de régression parents-descendants pour les caractères mesurés chez les 600 lignées étudiées en F₃ et en F₄, sont mentionnées au tableau 33. L'analyse de ce tableau indique que l'ensemble des caractères affichent des valeurs moyennes à faibles, variant de 0.00% pour le nombre d'épis à 34.32% pour la durée de la phase végétative. La faiblesse des valeurs de ce paramètre s'explique par le changement du comportement des

lignées d'une génération à la suivante. Ce changement affecte le degré de ressemblance des lignées apparentées au cours des générations successives.

Ainsi, la durée de la phase végétative et la teneur en chlorophylle suivies de la hauteur de la végétation et le poids de 1000 grains enregistrent les valeurs les plus élevées (Tableau 33). Ce sont les caractères dont les lignées ont gardé plus de ressemblances de la F₃ à la F₄. Les autres caractères sont plus influencés par les interactions génotype x environnement.

7.2. IDENTIFICATION DES LIGNEES SUPERIEURES

La sélection, à une intensité de sélection de 5%, a permis d'identifier 30 lignées qui appartiennent à différentes population F₄. Cette sélection est faite par un classement des 600 lignées évaluée sur base du rendement en grains. Les lignées ainsi sélectionnées se répartissent en 15 populations sur 20 étudiées dans la présente étude. La moitié (15) de ces 30 lignées est issue équitablement des trois croisements Acsad₁₁₃₅ x Hidhab (20), Ain Abid x Hidhab (28) et Ain Abid x El-Wifak (29). La population Ain Abid x Mahon-Démias (26), identifiée précédemment parmi les populations prometteuses, contribue avec quatre lignées. Les deux populations Acsad₁₀₆₉ x Rmada (23) et Ain Abid x Rmada (27) participent avec deux lignées chacune. Sept populations participent avec une seule lignée chacune. Les sept populations restantes n'ont aucune contribution.

Les lignées identifiées se caractérisent, relativement au témoin Hidhab, par des réductions significatives de la température du couvert végétal de 2.81°C et de la durée de la phase végétative de 3.10 jours. Elles se distinguent également par des améliorations significatives des composantes de rendement, dont le nombre d'épis de 152.33 épis/m², le poids des épis de 324.33 g/m², la fertilité des épis de 6.75 grains/épi, la biomasse aérienne de 457.00 g/m² et le rendement en grains de 316.80 g/m², relativement aux valeurs moyennes du témoin Hidhab (Tableau 34).

Tableau 33. Valeurs du coefficient de détermination de l'héritabilité au sens étroit des caractères mesurés chez les 600 lignées des générations F₃ et F₄.

Caractère	Moyenne F ₃	Moyenne F ₄	σ^2_{F3}	σ^2_{F4}	Cov (F ₃ , F ₄)	$r_{F3, F4}$	$h^2_{ns}(SK)$	$h^2_{ns}(FH)$
Chl	45.87	43.75	14.81	13.30	4.23	0.30	28.55	30.13
TCV	27.14	29.37	1.68	1.98	0.05	0.03	3.07	2.82
DPV	125.70	125.92	9.20	2.17	1.53	0.34	16.69	34.32
HT	46.07	65.58	64.57	66.73	17.13	0.26	26.53	26.10
NE	499.77	442.50	43252.31	13569.97	-141.87	-0.01	0.00 [†]	0.00 [†]
PMG	31.61	36.44	15.19	22.50	4.80	0.26	31.64	25.99
PNE	478.91	647.01	79106.64	51795.57	6848.82	0.11	8.66	10.70
NGE	16.83	24.96	43.07	37.20	7.31	0.18	16.97	18.26
BIO	1075.20	1099.25	389912.33	126394.59	13156.45	0.06	3.37	5.93
RDT	277.53	404.81	35221.40	23842.58	3568.32	0.12	10.13	12.31
HI	25.22	36.56	54.65	48.49	7.70	0.15	14.10	14.97

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), TCV : Température du couvert végétal (°C), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/m², PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis (g/m²), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne (g/m²), RDT: Rendement en grains (g/m²), HI: Indice de récolte (%). σ^2_{F3} : Variance des lignées F₃, σ^2_{F4} : Variance des lignées F₄, Cov (F₃, F₄) : covariance entre lignées F₃ et F₄, $h^2_{ns}(SK)$: héritabilité au sens étroit déduite selon Smith et Kinman (1965), $h^2_{ns}(FH)$: héritabilité au sens étroit déduite selon Frey et Horner (1957), $r_{F3, F4}$: Coefficient de corrélation entre caractères des générations F₃ et F₄, †: Valeurs négatives considérées comme étant égales à zéro.

Tableau 34. Ecarts des lignées F₄ sélectionnées relativement aux valeurs du témoin Hidhab pour les variables mesurées.

Caractère	Moyenne lignées F₄ sélectionnées	Hidhab	Ecart	Ecart en % de Hidhab	Ppds_{5%}
Chl	42.26	43.30	-1.05	-2.41	4.80
TCV	29.03	31.83	-2.81*	-8.82	2.06
DPV	126.57	129.67	-3.10*	-2.39	1.40
SF	19.15	19.40	-0.24	-1.26	6.31
HT	68.67	62.33	6.33	10.16	6.67
NE	615.67	463.33	152.33*	32.88	119.67
PMG	39.97	38.33	1.63	4.26	4.53
PNE	1147.67	823.33	324.33*	39.39	235.17
NGE	31.57	24.83	6.75*	27.18	6.75
BIO	1833.67	1376.67	457.00*	33.20	353.15
RDT	758.13	441.33	316.80*	71.78	185.10
HI	41.78	32.23	9.55	29.63	9.94

Chl: Teneur en chlorophylle (Unité arbitraire Spad), TCV : Température du couvert végétal (°C), DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), SF : Surface de la feuille étendard (cm²), HT: Hauteur des plantes (cm), NE: Nombre d'épis/m², PMG: Poids de 1000 grains (g), PNE: Poids des épis (g/m²), NGE: Nombre de grains/épi, BIO: Biomasse aérienne (g/m²), RDT: Rendement en grains (g/m²), HI: Indice de récolte (%).

CONCLUSION

Pour réaliser un progrès maximum dans les programmes d'amélioration génétique, il serait intéressant de pratiquer la sélection précoce. Ce type de sélection nécessite l'utilisation de critère de sélection fortement héritable, moins soumis à la variation de l'environnement. Cette sélection, lorsqu'elle est efficace, permet d'identifier les populations en ségrégation qui contiennent le plus de géotypes favorables et d'éliminer les populations moins intéressantes. Les résultats de cette étude indiquent la présence d'une bonne variabilité à l'intérieur des populations F₂, F₃ et F₄ étudiées. Sur la base d'un seul caractère, différentes populations ont été identifiées comme étant intéressantes pour améliorer les variables mesurées séparément. Toutefois, parmi les vingt populations évaluées, Ain Abid x Mahon-Démias, Ain Abid x Hidhab, Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias, Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias, et Acsad₁₁₃₅ x Rmada ont été identifiées en F₂ sur la base des critères de sélection directe, indirecte et sur indice, comme les plus prometteuses. Ces populations se caractérisent par des valeurs élevées du rendement en grains et des caractères qui lui sont liés, relativement aux valeurs moyennes de la population de base, suggérant que pour améliorer simultanément ces caractères, ces populations sont les plus indiquées.

Les réponses en F₄, à la sélection opérée en F₂, suggèrent que la sélection mono-caractère directe et indirecte sur la base de ces caractères mesurés, séparément, s'est révélée peu efficace, dans l'amélioration du rendement en grains, comparativement à la sélection sur la base des indices. L'indice de Williams (1962), suivi de l'indice de Mulamba et Mock (1978) et la sélection sur la base de la surface foliaire apportent les meilleures réponses par rapport aux autres critères de sélection employés. La comparaison des valeurs du gain réalisé à celles du gain attendu indique que l'indice de Williams (1962) semble être un bon prédicteur de rendement car il présente le meilleur gain réalisé en F₄ accompagné d'un écart [$GS_{\text{Réalisé}} - GS_{\text{Attendu}}$] réduit. La population Ain Abid x Mahon-Démias est la plus prometteuse parmi les cinq populations identifiées en F₂. La sélection des lignées à l'intérieur de cette population contribue, à l'amélioration des déterminants du rendement en grains, dans un fond génétique qui est plus ou moins tardif au stade épiaison mais qui est plus résilient vis-à-vis du stress hydrique. L'application d'une intensité de sélection de 5% au matériel végétal évalué a permis d'identifier 30 lignées qui se caractérisent, relativement au témoin Hidhab, par des améliorations significatives dans le sens désiré pour l'ensemble des variables mesurées dont le rendement en grains.

CHAPITRE IV

***BASES GENETIQUES DE L'ADAPTATION DU BLE
TENDRE A L'ENVIRONNEMENT DE PRODUCTION***

ملخص

أجريت التجربة في مختبر التكنولوجيا الحيوية التابع للمركز الدولي لتحسين الذرة والقمح، CIMMYT (المكسيك) في سنة 2015 بهدف اجراء الوصف الجزيئي لـ 600 سلالة F₄ و 9 تراكيب وراثية أبوية من القمح اللين (*Triticum aestivum* L.) لجينات التقزم، *Rht*، الارتباع، *Vrn*، و الدورية الضوئية، *Ppd*. تشير نتائج التوصيف الجزيئي أن توزع الأليلات السائدة المستهدفة يتغير وفق الموضع والسلالة/العشيرة. ما عدا الصنف Mahon-Démias ذو النوع المرتفع، باقي الآباء فهي نصف قزمية وتحمل أليل سائد عند الموضعين *Rht-1* أو *Rht-2*. كل الآباء ذات نمو ربيعي وتمتلك أليل واحد سائد على الأقل عند المواضع *VRN-A1*، *Exon7_C/T_Vrn-A1*، *Vrn-B1*، *Vrn-D1*، *Ppd-B1* و *Ppd-D1*. وردت أليلات التقزم، *Rht-B1b* و *Rht-D1b*، في 66% و 8% من سلالات الـ F₄ التي تم تقييمها على التوالي. مقارنة بـ *Rht-D1b*، كان *Rht-B1b* ذو تأثير أكبر على ارتفاع النبات. أليلات عدم التأثر بالارتباع *Vrn-A1a*، نوع *Claire*، *Vrn-B1b* و *Vrn-D1a* كانت موجودة في 19%، 46%، 45% و 49% من السلالات المدروسة على التوالي. وبالمثل 87% من السلالات تحتوي على أليل عدم التأثر للتعرض للضوء *Ppd-D1a*، في حين و لا سلالة تحمل الأليل *Ppd-B1a*. كما أشارت النتائج إلى أن الجينات *Ppd-B1* و *Vrn-D1* ذوا تأثير أكبر على بدء الازهار مقارنة بباقي الجينات الأخرى المختبرة. أظهرت دراسة الارتباطات الأليلية وجود تنوع كبير في الأنماط الفردانية. 4 أنماط في ارتفاع النبات و 25 نمط مقسمة إلى 4 مجموعات في طول المرحلة الخضرية. يبدو أن سلالات الـ F₄ المدروسة تنتهج تقريبا نفس وتيرة نمو الأصناف المتأخرة في الظروف البيئية المواتية. في الواقع، السلالات متوسطة الارتفاع و المتأخرة عند الازهار كانت الأكثر إنتاجا.

كلمات مفتاحية: *Triticum aestivum*، *Rht*، *Vrn*، *Ppd*، نمط فردي، تأقلم.

RESUME

L'expérimentation a été conduite au sein du laboratoire de biotechnologie relevant du Centre International d'Amélioration du Maïs et du Blé, CIMMYT (Mexique) en 2015 avec pour objectif de faire la caractérisation moléculaire de 600 lignées F₄ et des 9 génotypes parentaux de blé tendre (*Triticum aestivum* L.), pour les gènes de nanisme, *Rht*, de la vernalisation, *Vrn*, et de la photopériode, *Ppd*. Les résultats de la caractérisation moléculaire indiquent que la répartition des allèles dominants ciblés est fonction du locus et de la lignée/population. Chez les parents, à l'exception du cultivar Mahon-Démias qui est de type haut, les autres géniteurs sont demi-nains et portent un allèle dominant au loci *Rht-1* ou *Rht-2*. Du point de vue type de croissance, tous les parents sont de type printemps et possèdent en moins un allèle dominant aux loci *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* et *Ppd-D1*. Chez les lignées F₄, les allèles de nanisme *Rht-B1b* et *Rht-D1b* sont contenu, respectivement, dans 66% et 8% des lignées évaluées. Comparativement à *Rht-D1b*, l'effet de *Rht-B1b* sur la hauteur des plantes est plus appréciable. Les allèles d'insensibilité à la vernalisation *Vrn-A1a*, type *Claire*, *Vrn-B1b* et *Vrn-D1a* sont présents, respectivement, dans 19%, 46%, 45% et 49% des lignées évaluées. De même, 87% des lignées contiennent l'allèle d'insensibilité à la photopériode *Ppd-D1a*, alors qu'aucune ne porte l'allèle *Ppd-B1a*. Les résultats indiquent aussi que les gènes *Ppd-B1* et *Vrn-D1* ont les effets les plus prononcés sur l'induction de la floraison relativement aux autres gènes examinés. L'étude des combinaisons alléliques aux loci testés indique une grande diversité des haplotypes. Ils sont au nombre de 4 pour la hauteur des plantes et de 25 répartis en 4 groupes selon la durée de la phase végétative. Les lignées F₄ évaluées suivent approximativement le même rythme de développement des génotypes tardifs en milieux favorables. En effet, ce sont les lignées de hauteur moyenne et tardives au stade épiaison qui sont les plus productives.

Mots clés: *Triticum aestivum*, *Rht*, *Vrn*, *Ppd*, haplotype, adaptation.

ABSTRACT

The experiment was carried out at the biotechnology laboratory of the International Maize and Wheat Improvement Center, CIMMYT (Mexico), in 2015 with the aim to characterize 600 F₄ lines and the 9 parental genotypes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) for reduced height, *Rht*, vernalization, *Vrn*, and photoperiod, *Ppd*, genes. The molecular characterization indicates that the distribution of the target dominant alleles is depending on the locus and the line/population. Among parents, except Mahon-Demias, a tall cultivar, the other parents are semi-dwarf and carry one dominant allele at *Rht-1* or *Rht-2* loci. Regarding the growth habit, all parents are of spring type and possess at least one dominant allele at *Vrn-A1*, *Exon7_C / T_Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* and *Ppd-D1* loci. Among the F₄ lines, the dwarfing alleles *Rht-B1b* and *Rht-D1b* are contained, respectively, in 66% and 8% of the lines evaluated. Compared to *Rht-D1b*, the effect of *Rht-B1b* on plant height is more pronounced. The vernalization insensitive alleles *Vrn-A1a*, *Claire-type*, *Vrn-B1b* and *Vrn-D1a* are present, respectively, in 19%, 46%, 45% and 49% of the lines tested. Similarly, 87% of the lines contain the photoperiod insensitive allele *Ppd-D1a*, whereas no line carries the *Ppd-B1a* allele. The results indicate also that the *Ppd-B1* and *Vrn-D1* genes have the most pronounced effects on the flowering initiation compared to the other genes tested. The study of the allelic combinations indicates a wide diversity of haplotypes. There are 4 for plant height and 25 divided into 4 groups for the duration of the vegetative growth phase. The F₄ evaluated lines follow approximately the same development patterns of late genotypes in favorable environments. Indeed, those with of medium stature and late flowering time are the most productive.

Key words: *Triticum aestivum*, *Rht*, *Vrn*, *Ppd*, haplotype, adaptation.

INTRODUCTION

Le blé constitue l'aliment de base dans de nombreux pays. Il est cultivé dans une large gamme de températures, d'humidités, de latitudes, d'altitudes et de sols (Curtis *et al.*, 2002). Cette capacité d'adaptation agronomique en plus des facilités de stockage et la gamme de produits alimentaires qui peuvent être fabriqués à partir de la farine font du blé une source importante de calories.

La production mondiale de blé a connu une augmentation spectaculaire au cours des 50 dernières années, principalement en raison d'une productivité accrue, et à l'expansion des superficies cultivées (Curtis, 2002). Le rendement moyen a augmenté d'1 t ha⁻¹ durant les années 1950 à 2.5 t ha⁻¹ à la fin du siècle dernier (Curtis, 2002). Avec une population mondiale qui avoisinerait les 9 milliards d'habitants, d'ici 2050 (Kruse, 2010), une augmentation significative de la production de blé doit être faite pour répondre aux besoins attendus. Le développement des outils moléculaires apporte aux sélectionneurs des avantages considérables en termes de temps, de coût, et d'efficacité de la sélection (Dreisigacker *et al.*, 2016a ; Sehgal *et al.*, 2016).

Les progrès de rendement, réalisés récemment, sont associés à des réductions de la hauteur de la plante et une augmentation significative de l'indice de récolte. Bien que les variétés hautes concurrencent les mauvaises herbes efficacement, les variétés naines sont plus efficaces dans la partition des assimilats entre le grain et la paille, et sont plus tolérantes à la verse. Plus de vingt gènes contrôlant la hauteur ont été décrites chez le blé (McIntosh *et al.*, 2014). Les deux gènes les plus importants sont *Rht-B1* et *Rht-D1* situés sur les chromosomes 4B et 4D, respectivement (McVittie *et al.*, 1978 ; Gale *et al.*, 1985). La plupart du germoplasme des blés demi-nains possède les allèles *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* qui sont insensibles à l'acide gibbérellique (Peng *et al.*, 1999). Ces deux gènes peuvent réduire la hauteur de la plante de 18 cm en moyenne, avec une augmentation significative de la fertilité des épillets, dans les environnements potentiels (Flintham *et al.*, 1997).

La phénologie de blé affecte l'ensemble des caractères clés, dont le rendement, la tolérance des stress hydrique et thermique, et la résistance aux maladies. L'optimisation des modèles phénologiques pour un environnement de croissance particulier permet une translocation maximale des assimilats disponibles vers les épis, en améliorant ainsi le rendement en grains (Reynolds *et al.*, 2009).

Le blé possède un énorme potentiel génétique pour synchroniser sa floraison dans des conditions environnementales favorables, en accélérant ou en retardant la date de floraison. Cette caractéristique est à l'origine de la grande capacité d'adaptation du blé à des conditions environnementales diverses. Cette capacité d'adaptation est due à trois groupes de gènes, les gènes *Vrn*, de la réponse de vernalisation, les gènes *Ppd*, de la réponse de la photopériode et les gènes *Eps*, de la précocité proprement dite (Snape *et al.*, 2001).

La réponse à la vernalisation chez le blé tendre est contrôlée par les gènes *Vrn-A1*, *Vrn-B1* et *Vrn-D1* situés, respectivement, sur les chromosomes 5A, 5B et 5D (Kamran *et al.*, 2014). Cette série de gènes orthologues est dans l'ensemble désignée par *Vrn-1* (Santra *et al.*, 2009). D'autres gènes de vernalisation ont été cartographiés sur les chromosomes 3B, 4B, 4D, 5D et 7B (Iwaki *et al.*, 2001). Ces gènes appartiennent de la série des gènes *Vrn-2*. Les gènes de vernalisation confèrent une puissance variable, allant de l'insensibilité totale à une sensibilité partielle en fonction de l'allèle *Vrn* contenu et la taille de délétion. Une plus grande délétion peut induire une floraison précoce par rapport aux petites délétions (Hemming *et al.*, 2009).

De nombreuses études sur blé tendre ont confirmé la présence de gènes de réponse à la photopériode sur le bras court du groupe 2 des chromosomes. Ces gènes sont *Ppd-A1* localisé sur le chromosome 2A, *Ppd-B1* sur le chromosome 2B, et *Ppd-D1* sur le chromosome 2D (Snape *et al.*, 2001). Divers degrés d'insensibilité à la photopériode ont été rapportés dans la littérature. L'allèle *Ppd-D1a* confère la plus forte insensibilité à la photopériode, suivie par *Ppd-B1a* et *Ppd-A1a* (Worland, 1996).

L'exploitation de la diversité génétique des gènes contrôlant le déclenchement de la floraison, par l'intermédiaire des voies de réponse à la photopériode et à la vernalisation, a permis aux sélectionneurs d'adapter le blé à un large éventail d'environnements. La sélection navette « Shuttle breeding » développée par Dr. Norman Borlaug du CIMMYT (Mexique), permet de cribler deux générations par an. L'une réalisée sur les hauts plateaux de Toluca, sous un été froid (2640 m) et l'autre sur les plaines d'Obregón, avec un hiver plus clément (39 m) (Braun *et al.*, 1996 ; Ortiz *et al.*, 2007). Ce criblage, outre la réduction de la longueur du cycle de sélection, permet de sélectionner pour l'insensibilité à la vernalisation et à la photopériode (Rajaram, 1995). C'est une approche très efficace pour améliorer l'adaptation et la performance de rendement. Cette sélection a été un facteur important dans le succès de la Révolution Verte. Elle a permis aux variétés demi-naines de blé mexicain de se propager sur des millions d'hectares à travers le monde entier (Borlaug, 1995).

L'optimisation de modèles phénologiques est devenue de plus en plus difficile face aux changements climatiques. La compréhension des bases génétiques du contrôle de la floraison, l'amplitude de variation et la diversité allélique des loci de la photopériode et de la vernalisation mettront à la disposition des sélectionneurs une plus large gamme d'adaptation à exploiter. L'objectif de la présente recherche est de : (i) cribler des lignées F₄ de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) vis-à-vis différents gènes *Rht*, *Vrn* et *Ppd*, (ii) quantifier l'effet de chaque gène sur la floraison et le rendement en grains, et (iii) étudier leurs effets pléiotropiques sur les caractères agronomiques en zone semi-aride.

MATERIEL ET METHODES

1. CONDITIONS EXPERIMENTALES

L'expérimentation a été conduite en 2015/16 dans le laboratoire de biotechnologie du Centre International pour l'Amélioration du Maïs et du Blé (CIMMYT) situé à El Batán (Mexique). Le matériel végétal est celui décrit au chapitre 3. Il est constitué de 609 génotypes dont 600 lignées F₄ et 9 parents de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) croisés en 2011, suivant un dispositif de croisement Lignées x Testeurs. Le matériel végétal a été semé dans des plateaux en polystyrène contenant des alvéoles remplis de sol à raison de quelques graines par lignée et par alvéole. Les plateaux sont placés dans une serre sous des conditions de température, photopériode et d'humidité contrôlables. Les plateaux sont arrosés périodiquement avec de l'eau courante pour éviter le dessèchement des plantules.

2. CARACTERISATION MOLECULAIRE

2.1. EXTRACTION DE L'ADN GENOMIQUE

L'extraction de l'ADN est faite suivant le protocole de Saghai-Marooif *et al.* (1984) modifié et adopté par le laboratoire de biotechnologie du CIMMYT (Dreisigacker *et al.*, 2016b). L'ADN est extrait à partir de feuilles vertes au stade végétatif de 4-6 feuilles afin d'assurer l'obtention d'une quantité suffisante d'ADN. Des fragments de petites tailles de feuilles de chaque lignée sont prélevés dans la serre et mis dans des tubes de 2 ml (3/4 du tube) qui sont placés sur support contenant de la glace. Les tubes sont transférés immédiatement dans un congélateur et conservés à -80°C pendant au moins 4 heures. Les tubes, sans couvercle, sont ensuite transférés dans un lyophilisateur modèle Labconco 7754041 pendant 24 à 72 heures. Le matériel végétal est broyé en utilisant un broyeur de tissus « Tissue Lyser » Retsch, modèle MM400 pendant 3 minutes à une fréquence d'agitation des tubes de 30 Hz/s. Le broyat ainsi obtenu est transféré et stocké dans d'autres tubes pour isoler l'ADN génomique.

L'extraction de l'ADN est faite selon le protocole du CTAB (*Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide*) qui permet d'obtenir une grande quantité d'ADN, de bonne qualité. Le protocole consiste à préchauffer la solution tampon d'extraction CTAB à 65°C. On ajoute 400 µl du CTAB à chaque tube contenant du broyat. On agite doucement le mélange pour homogénéiser la solution et on incube ensuite à 65°C pendant 60-90 min avec agitations légères continues. Les tubes sont ensuite retirés de l'incubateur et refroidis à température ambiante. Après 15 minutes,

on ajoute 300 µl de chloroforme:octanol (24:1) et on mélange le tout pendant 15 min à la température ambiante du laboratoire. On centrifuge ensuite pendant 30 min à 3750 t/min et à 4°C. 600 à 700 µl du surnageant sont ensuite retirés et placés dans un nouveau tube avec des enzymes ARNase à raison de 15 µl de 10 mg/ml d'ARNase A. On mélange par inversion douce et on laisse incuber pendant 30 min à 37°C, ou pendant 1 heure à la température ambiante du laboratoire. A chaque tube, on ajoute 280 µl d'isopropanol (2-propanol 18L Baker 9084-18), préalablement refroidi à -20°C et on mélange encore une fois par inversion. Les tubes sont ensuite incubés pendant 30 min ou 1 heure à -20°C. Une deuxième centrifugation pendant 30 min à 3750 t/min et à 4°C est réalisée pour précipiter l'ADN. Le surnageant est éliminé et l'ADN est lavé en ajoutant 1 ml d'éthanol (EtOH) à 70%. Une troisième centrifugation de 20 min à 3750 t/min à la température ambiante est réalisée. L'éthanol est ensuite retiré par décantation. L'ADN est lavé de nouveau avec de l'éthanol (EtOH, 1 ml à 70%) et séché pendant une nuit sous une hotte aspirante à la température ambiante. Après séchage, on remet les échantillons en suspension dans 150 à 200 µl de Tris-HCl (1 mM, pH = 8) et on les conserve à 4°C.

2.2. QUANTITE ET QUALITE DE L'ADN GENOMIQUE EXTRAIT

La qualité et la quantité d'ADN sont vérifiées à l'aide d'un spectrophotomètre (NanoDrop 8000, Thermo Scientific, USA) à une densité optique de 260 et 280 nm. Le ratio DO_{260}/DO_{280} donne une indication sur la qualité ou la pureté de l'ADN extrait de chaque échantillon. La qualité est bonne lorsque la valeur de ce ratio tend vers 2. Une valeur inférieure à 1.8 est indicatrice de la présence de protéines, phénol ou autres contaminants dans l'extrait.

2.3. MARQUEURS MOLECULAIRES

Les marqueurs utilisés dans la présente recherche décrivent la hauteur des plantes, la précocité à l'épiaison et le type d'adaptation saisonnière. Deux types de marqueurs sont utilisés : les SNPs (*Single Nucleotide Polymorphism*) qui appartiennent aux marqueurs moléculaires de la dernière génération et les marqueurs STS (*Sequence Tagged Site*). Sept KASP assays de gènes importants ont été extraits de la base de données Cerealsdb (www.cerealsdb.uk.net/cerealgenomics/CerealsDB/Excel/MAS_data_May_2013.xls) et sélectionnés des rapports publiés. Deux SNPs liés à la hauteur de la plante, deux liés à la photopériode et trois liés à la vernalisation sont utilisés (Tableau 35). Un marqueur STS lié à la croissance et au développement de blé est employé (Tableau 36). Ces marqueurs sont testés pour leur absence/présence chez les lignées parentales. Seul l'ADN des populations, dont l'un

des deux parents porte le gène d'intérêt, est amplifié par PCR et les lignées descendantes sont ensuite criblées pour détecter le polymorphisme.

2.3.1. VARIATIONS DUES AUX *RHT-1* ET *RHT-2*

Rht-B1b et *Rht-D1b* sont respectivement les formes dominantes des gènes de réduction de la hauteur *Rht-1* et *Rht-2* (chromosomes 4B et 4D, respectivement) (Ellis *et al.*, 2002). Un génotype de blé est de type demi-nain quand-t-il contient l'un de ces deux allèles. La présence simultanée de ces deux formes dans un même fond génétique induit le nanisme (forme mutante de l'haplotype sauvage). Les allèles récessifs *Rht-B1a* et *Rht-D1a* sont répandus chez les génotypes de blé à paille haute (forme sauvage).

Des marqueurs simples ont été utilisés pour détecter des mutations ponctuelles aux loci *Rht-B1* et *Rht-D1*. Les mutants (*Rht-B1a*) à *Rht-B1* ont été cartographiés en utilisant le marqueur *wMAS000001* qui détecte le SNP causal de la stature demi-naine. De même, un seul marqueur, *wMAS000002* a été utilisé pour détecter le polymorphisme *Rht-D1* qui est associé à la même stature (Tableau 35). Dans le cas de la présente recherche, les génotypes Krichauff et Pavon₇₆ sont utilisés comme des témoins. Krichauff porte les allèles *Rht-B1b* et *Rht-D1a*, alors que Pavon₇₆ porte les allèles *Rht-B1a* et *Rht-D1b*.

2.3.2. VARIATIONS DUES AUX *VRN-A1*, *VRN-B1* ET *VRN-D1*

Chez le blé hexaploïde, les besoins de vernalisation sont principalement contrôlés par des allèles à trois loci orthologues, *Vrn-A1*, *Vrn-B1* et *Vrn-D1* (chromosomes 5A, 5B et 5D, respectivement). Les allèles dominants du gène *Vrn-A1* sont désignés comme *Vrn-A1a*, *Vrn-A1b* et *Vrn-A1c*. La forme récessive de ce gène est indiquée par *vrn-A1* (Yan *et al.*, 2004b ; McIntosh *et al.*, 2014). De même, les allèles dominants aux loci *Vrn-B1* et *Vrn-D1*, sont désignés par *Vrn-B1a* et *Vrn-D1a* et les formes récessives par *vrn-B1* et *vrn-D1*, respectivement (Fu *et al.*, 2005 ; McIntosh *et al.*, 2014).

Tableau 35. Description des marqueurs SNP testés pour leur polymorphisme chez les lignées parentales et les populations F₄ étudiées (Dreisigacker *et al.*, 2016b).

Trait	SNP id	Gène	Marqueur	Amorce FAM	Amorce VIC	Amorce commune	Dominance	Allèle FAM	Allèle VIC	Référence
Hauteur	wMAS000001	<i>Rht-B1</i>	<i>Rht-B1_SNP</i>	CCCATGGCCATCT CSAGCTG	CCCATGGCCATCTC SAGCTA	TCGGGTACAAGGT GCGGGCG	Co-dominant	Sauvage (Haut)	Demi-nain	Ellis <i>et al.</i> (2002)
	wMAS000002	<i>Rht-D1</i>	<i>Rht-D1_SNP</i>	CATGGCCATCTCG AGCTRCTC	CATGGCCATCTCGA GCTRCTA	CGGGTACAAGGTG CGCGCC	Co-dominant	Sauvage (Haut)	Demi-nain	Ellis <i>et al.</i> (2002)
Vernalisation	wMAS000033	<i>Vrn-A1</i>	<i>Vrn-A1_9K0001</i>	AGAGTTTTCCAA AAAGATAGATCA ATGTAAAT	GAGTTTTCCAAAAA GATAGATCAATGTA AAC	GTTAGTAGTGATGG TCCAATAATGCCAA A	Co-dominant	Type hiver	Type printemps	Yan <i>et al.</i> (2004b)
	wMAS000039	<i>Vrn-D1</i>	<i>Vrn-D1-D1a_A</i>	ATCATTCGAATTG CTAGCTCCGG	ATCATTCGAATTGC TAGCTCCGC	GCCTGAACGCCTA GCCTGTGTA	Dominant	Type hiver	Type printemps	Yan <i>et al.</i> (2004b)
		<i>Vrn-A1</i>	<i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i>	gagtttgatctgctgcccG	ctgagttgatctgctgcccA	ctccccacagctctggagaa	Co-dominant	Floraison précoce		Díaz <i>et al.</i> (2012)
Photopériode	wMAS000024	<i>Ppd-D1</i>	<i>TaPpdDD001</i>	CAAGGAAGTATG AGCAGCGGTT	AAGAGGAAACATG TTGGGGTCC	GCCTCCCACTACAC TGGGC	Co-dominant	Sensible	Insensible	Beales <i>et al.</i> (2007)
	wMAS000028	<i>Ppd-B1</i>	<i>TaPpdBJ003</i>		CGTGAAGAGCTAG CGATGAACA	TGGGCACGTTAACA CACCTTT	Dominant		Insensible	Beales <i>et al.</i> (2007)

Tableau 36. Description du marqueur STS testés pour la présence de polymorphisme chez les lignées parentales et les populations F₄ étudiées (Dreisigacker *et al.*, 2016b).

Trait	Gène	Marqueur	Allèle	Taille du produit	Dominance	Forward	Reverse	Reference
Vernalisation	<i>Vrn-B1</i>	<i>Intro 1/B/F/R3/R4</i>	Printemps : <i>Vrn-B1</i> , Hiver : <i>vrn-B1</i>	<i>Vrn-B1</i> = 709 pb, <i>vrn-B1</i> = 1149 pb	Co-dominant	CAAGTGGAACGGTTAGGA CA	CTCATGCCAAAAATTGA AGATGA	Fu <i>et al.</i> (2005)

Les variétés de blé d'hiver ont besoin d'une exposition prolongée au froid pour induire la floraison, c'est le processus de la vernalisation. Ces variétés sont porteuses des allèles récessifs aux différents loci suscités. La présence de l'une des formes dominantes de ces allèles élimine l'effet des autres formes récessives et rend ainsi le cultivar insensible à la vernalisation, il est de type printemps. Ce type n'a pas d'exigence de traitement au froid ou vernalisation.

L'allèle *Vrn-A1b* a été différencié des allèles *Vrn-A1a* et *vrn-A1* en utilisant le marqueur co-dominant *wMAS000033* (Tableau 35). La présence de SNP pour *Vrn-A1* a été testée en utilisant Siete Cerros et Pavon₇₆ comme des témoins. Siete Cerros porte l'allèle dominant *Vrn-A1a*, tandis que Pavon₇₆ porte l'allèle récessif *vrn-A1*. Un marqueur SNP supplémentaire nommé *Exon7_C/T_Vrn-A1* est évalué pour déterminer le polymorphisme dans une autre position de l'allèle *Vrn-A1* (Tableau 35). Les génotypes Bagula et Tonichi sont les témoins utilisés pour tester la présence d'un SNP à ce locus. Bagula est de type 'Claire' à floraison précoce, alors que Tonichi est de type 'Hereward' à floraison tardive.

Les allèles dominants au loci *Vrn-B1*, sont désignés comme *Vrn-B1a*, *Vrn-B1b* et *Vrn-B1c* alors que la forme récessive est indiquée par *vrn-B1* (Fu *et al.*, 2005). Un marqueur STS co-dominant spécifique *Intro 1/B/F/R3/R4* est utilisé pour déterminer le type d'allèles présent dans les lignées étudiées (Tableau 36). Les témoins porteurs de ces allèles et utilisés dans la présente étude sont, respectivement, Siete Cerros (1235/709 pb), Bagula (1199 pb et 673 pb), Paragon (849 pb) et Anza (1149 pb).

Les allèles de printemps (*Vrn-D1a*) et d'hiver (*vrn-D1*) au loci *Vrn-D1* sont différenciés en utilisant un marqueur dominant unique *wMAS000039* (Tableau 35). Par ailleurs, les cultivars Pastor, porteur de l'allèle dominant du type printemps et Yipti, porteur de l'allèle récessif du type hiver, sont les témoins employés pour détecter la variation au niveau de cet allèle.

2.3.3. VARIATIONS DUES AUX PPD-B1 ET PPD-D1

Beales *et al.* (2007) ont spécifié les principaux loci de la réponse à la photopériode. Les allèles dominants *Ppd-B1a* et *Ppd-D1a* provoquent une insensibilité à la photopériode et les allèles récessifs *Ppd-B1b* et *Ppd-D1b* entraînent la sensibilité à ce phénomène. Pour cela, nous avons utilisé deux marqueurs SNP : *wMAS000028* et *wMAS000024* aux loci *Ppd-B1* et *Ppd-D1*, respectivement (Tableau 35). Le premier est dominant alors que le second est co-dominant. Sonora₆₄ et Pavon₇₆ sont les témoins porteurs d'allèles dominants d'insensibilité à la

photopériode, respectivement au *Ppd-B1* et *Ppd-D1*. Par contre, Pavon⁷⁶ et Chinese Spring sont les témoins porteurs d'allèles récessifs dans le même ordre.

2.4. AMPLIFICATION DE L'ADN GENOMIQUE : PCR

Le mélange réactionnel, les volumes ainsi que les programmes utilisés pour amplifier l'ADN par PCR (*Polymerase Chain Reaction*) sont fonction du type de marqueur employé.

2.4.1. MARQUEURS SNP

Le polymorphisme des marqueurs SNP a été révélé en utilisant le protocole KASP (*Kompetitive Allele Specific PCR*) (<http://www.lgcgenomics.com>). Des amorces KASP « KASP assays » développées à partir des séquences publiées sur gènes causals ont été utilisées pour distinguer les allèles dominants et récessifs aux loci *Rht-B1*, *Rht-D1*, *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* et *Ppd-D1* (Dreisigacker *et al.*, 2016b). La PCR a été conduite en utilisant un volume réactionnel total de 5 µl contenant 2.5 µl d'eau, 2.5 µl 2 x KASPar Reaction mix, 0.07 µl Assay mix et 30 ng d'ADN séché (Tableau 37). Les calculs des volumes de Master Mix et Assay Mix nécessaires pour effectuer la réaction de l'ensemble des échantillons pour chaque marqueur sont effectués en utilisant l'application “*Customer KASP reaction volume calculator*” (Figure 31). L'ADN des échantillons étudiés, des témoins positifs et négatifs, de l'eau (contrôles) en plus du mélange réactionnel sont placés dans des puits des plaques PCR (384 puits/plaque) à l'aide de micropipette Multi Channel modèle Eppendorf. Les contrôles positifs, négatifs et neutres sont répétés deux fois.

Tableau 37. Composition du mélange réactionnel pour constituer le KASP mix à 96 puits (5 ul de volume final, méthode d'ADN sec) de *Rht-B1*, *Rht-D1*, *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1*[†] et *Ppd-D1* (Dreisigacker *et al.*, 2016b).

Réactif	5 µl	<i>Rht-B1</i>	<i>Rht-D1</i>	<i>Vrn-A1</i>	<i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-D1</i>
ADN	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
2X KASP reaction Mix	2.5	740	400	880	1200	1000	600
Assay Mix	0.07	20.4	20.4	24.2	33	27.5	16.5
H ₂ O	2.5	793.6	429	943.8	1287	1072.5	643.5

[†] : Marqueur écarté lors du criblage des populations F₄ vue l'absence d'allèle dominant au locus *Ppd-B1* chez les parents.

KASP Reaction Setup

Total Reaction Volume	5.0	ul	✓
DNA Volume	2.2	ul	✓
Number of Samples to be Genotyped	400		✓
Final Magnesium Chloride Conc. Required (2xKASP reaction mix provided at Excess Volume Required)	1.8	mM	✓
	0.0	ul	
2x KASP Reaction Mix	1000.0	ul	
ddH ₂ O	92.5	ul	
Assay Mix	27.5	ul	
Magnesium Chloride (50mM)		ul	
Total Reaction Volume	2000.0	ul	
Total Reaction Mix to add to each well	2.8	ul	

Figure 31. L'application "Customer KASP reaction volume calculator" utilisée pour calculer les volumes réactionnels nécessaires pour PCR/SNP (Dreisigacker *et al.*, 2016b).

L'amplification par PCR est lancée dans le Gene Amp PCR System 9700 (Applied Biosystems) par un démarrage à chaud à 94°C pour 15 min suivi de 11 cycles de 20 s à 94°C, 60 s à 65°C et 30 s à 72°C, suivis de 26 cycles de 20 s à 94°C, 60 s à 57°C et 30 s à 72°C. La fluorescence a été lue à un point de lecture final à 20 °C après une phase d'élongation de 2 min à 72°C (Tableau 38). Après amplification par PCR, les plaques de 384 puits contenant les échantillons sont ensuite lues à la température ambiante sur un lecteur de fluorescence spécifique, le Pherastar Plus (BMG Labtech). Les résultats ainsi obtenus servent pour générer des graphiques spécifiques aux SNPs. Le système KASP adopté utilise les fluorophores FAM et VIC pour distinguer les génotypes à des longueurs d'onde d'excitation de 485 nm et 534 nm, et d'émission de 520 nm et 560 nm, respectivement. Les génotypes hétérozygotes sont indiqués par HET. Les génotypes sont ensuite déterminés après avoir représenté graphiquement les données des FAM et VIC, respectivement sur les axes x et y. Le logiciel Klustercaller, version 2.21 (LGC Genomics, Hoddeson, UK) est utilisé à cet effet. Dans le cas de la présente étude, tous les allèles dominants aux loci *Rht-B1*, *Rht-D1*, *Vrn-A1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* et *Ppd-D1* sont

de type VIC, alors que les allèles récessifs sont de type FAM. La base azotée C au locus *Exon7_C/T_Vrn-A1* est associé à l'allèle FAM alors que la base T est liée au fluorophore VIC (Dreisigacker *et al.*, 2016b).

Tableau 38. Profil d'amplification par PCR aux loci *Rht-B1*, *Rht-D1*, *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1*[†] et *Ppd-D1* (Dreisigacker *et al.*, 2016b).

94°C	pour	15 minutes	Démarrage à chaud : activation de l'enzyme
94°C	pour	20 secondes	
65°C	pour	60 secondes	11 cycles
72°C	pour	30 secondes	
94°C	pour	20 secondes	
57°C	pour	60 secondes	26 cycles
72°C	pour	30 secondes	
72°C	pour	2 minutes	
20°C		Température finale	

[†] : Marqueur écarté lors du criblage des populations F₄ vue l'absence d'allèle dominant au locus *Ppd-B1* chez les parents.

2.4.2. MARQUEURS STS

Les STS sont des marqueurs PCR. Ils sont relativement courts et utilisent des séquences spécifiques facilement amplifiables par PCR (200 à 500 pb) et détectables en présence de toutes les autres séquences génomiques cartographiées dans le génome. Ils produisent un motif simple et reproductible sur gel d'agarose ou de polyacrylamide. Dans la plupart des cas, les STS sont co-dominants, c'est-à-dire permettent de distinguer les individus homozygotes et hétérozygotes (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/probe/docs/techsts/>). L'ADN génomique est amplifié en utilisant des amorces spécifiques (Tableau 36) suivant le protocole développé pour l'amplification des marqueurs STS et adopté par le CIMMYT (Dreisigacker *et al.*, 2016b). Le mélange réactionnel nécessaire pour l'amplification de toutes les amorces par PCR contient dans les 10 µl par réaction individuelle les concentrations finales suivantes : 1X Buffer avec colorant vert (Promega Corp., USA), 200 µM deoxynucléotide triphosphates, 1.5 mM de chlorure de magnésium, 0.25 µM de chaque amorce, 1U de l'ADN polymérase (GoTaq®Flexi, Promega Corp., Cat. # M8295) et 50 ng de l'ADN (Tableau 39). Ce mélange réactionnel est donc fonction du nombre d'échantillons qui seraient amplifiés par PCR. Le profil d'amplification optimisé pour le marqueur STS *Vrn-B1* utilisé dans cette étude est : 94°C pour 2 min suivi de 30 cycles of 94 °C pour 1 min, 50-68°C pour 2 min et 72°C pour 2 min (Tableau 40). La PCR est lancée dans l'appareil Gene Amp PCR System 9700 (Applied Biosystems).

Tableau 39. Composition du mélange réactionnel pour PCR/STS du marqueur *Vrn-B1* (Dreisigacker *et al.*, 2016b).

Réactif	[Finale]	10 µl RXN	<i>Vrn-B1</i>
H ₂ O	-----	0.05 µl	210 µl
5X Green ou Colorless GoTaq®Flexi	1X	2.0 µl	1200 µl
25 mM MgCl ₂	1.5 mM	0.6 µl	360 µl
dNTP Mix (2.5 mM chacune)	200 µM	0.8 µl	480 µl
Amorces F + R (1.0 µM chacune)	0.25µM chacune	2.5 µl	1500 µl
Go taq(® DNA Polymerase (5U/µl)	0.25 U	0.05 µl	30 µl
ADN (10-50 ng/µl)	50-100 ng	4.0 µl	4 µl

Tableau 40. Profil d'amplification par PCR au loci *Vrn-B1* (Dreisigacker *et al.*, 2016b).

94°C	pour	2 minutes	
94°C	pour	1 minute	
50-68°C	pour	2 minutes	30 cycles
72°C	pour	2 minutes	
72°C	pour	5 minutes	1 cycle
15°C		Température finale	

Les produits amplifiés ont été séparés et mis en évidence sur un gel d'agarose à 1.5%. Le produit de la PCR est coloré avec du bromure d'éthidium dans 1X TBE buffer, visualisé et photographié sous la lumière ultraviolette par le FirstLight UV transilluminator (UVP BioDoc-It 220 Imaging System). Les images ainsi obtenues sont traitées par le logiciel Picasa, version 3.9.141.259. Les génotypes porteurs d'allèles dominants et récessifs sont ensuite différenciés après le score des bandes.

3. CARACTERISATION PHENOTYPIQUE

Les données phénotypiques de la durée de la phase végétative, la hauteur des plantes et du rendement en grains des parents et des populations F₄ (Chapitre 3) sont celles qui sont discutées dans ce chapitre.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. ETUDE DU POLYMORPHISME CHEZ LES PARENTS CROISES

1.1. QUANTITE ET QUALITE DE L'ADN GENOMIQUE EXTRAIT

Les résultats des quantités et de la qualité d'ADN extrait des parents indiquent l'efficacité de l'extraction (concentration en ng/ul et qualité donnée par le ratio DO₂₆₀/DO₂₈₀) des diverses réactions de la PCR (Tableau 41).

Tableau 41. Quantité et qualité de l'ADN génomique extrait des 9 parents.

Parent	Concentration (ng/ul)	DO ₂₆₀ /DO ₂₈₀
Lignées (G₁)		
Acsad ₉₀₁	261.1	1.8
Acsad ₈₉₉	327.1	1.8
Acsad ₁₁₃₅	324.1	1.8
Acsad ₁₀₆₉	422.3	1.8
Ain Abid	504.6	1.8
Testeurs (G₂)		
Mahon-Démias	648.8	1.9
Rmada	370.7	1.8
Hidhab	321.6	1.8
EL-Wifak	315.1	1.8

1.2. VARIATIONS DUES AUX *RHT-1* ET *RHT-2*

Sous conditions arides et semi-arides, la hauteur de la végétation est une importante caractéristique. Elle est souvent liée positivement à la capacité de production de la biomasse aérienne et donc de la paille. Sous conditions semi-arides, la paille est une importante source d'énergie utilisable dans l'alimentation des cheptels (Abbas et Abdelguerfi, 2005). De plus la hauteur est un caractère de la plante qui se matérialise bien avant le grain. De ce fait, il est souvent plus facile de produire de la paille, parce qu'elle est moins soumise aux contraintes climatiques, que de produire du grain sous les conditions climatiques contraignantes des hauts plateaux.

Les allèles du gène *Rht-1* codent pour des protéines DELLA (Peng *et al.*, 1999), qui répriment l'acide gibbérellique responsable de la réponse à la croissance (Achard et Genschik, 2009). Les deux allèles *Rht-B1b* et *Rht-D1b* sont issus de la variété du blé japonais 'Norin 10'. Ils réduisent la sensibilité aux gibbérellines endogènes. Selon Gooding *et al.* (2012), ces deux formes sont efficaces dans la réduction de la hauteur finale de la plante, d'environ 15%. Ils sont

largement adoptés dans les programmes d'amélioration de blé depuis leur introduction au cours des années 1960, et sont à l'origine de la révolution verte (Gale *et al.*, 1985 ; Flintham *et al.*, 1997). Leur utilisation a été associée à des augmentations spectaculaires des rendements de blé notamment lorsque les conditions de croissance sont favorables (Chapman *et al.*, 2007).

Les résultats du gène *Rht-1* indiquent que tous les parents, hormis la lignée Acsad₁₁₃₅ et le testeur Mahon-Démias sont porteurs de l'allèle récessif *Rht-B1b*. Ils sont identiques au témoin Krichauff. De même, pour *Rht-2* tous les parents, Acsad₁₁₃₅ exceptée, portent l'allèle récessif *Rht-B1a*, porté également par le témoin de référence Pavon₇₆. Aucun des neuf parents étudiés ne porte les deux allèles dominants à la fois (Tableau 42, Figure 32). Ces résultats indiquent que toutes les lignées et les testeurs Rmada, Hidhab et El-Wifak sont de type deminain. Mahon-Démias est par contre de type haut. Il porte les deux formes alléliques récessives à *Rht-1* et *Rht-2*.

Les parents porteurs de l'allèle *Rht-B1b* se caractérisent par une hauteur moyenne de 62.2 cm. Elle est inférieure de 11% relativement à celle notée chez les deux autres parents porteurs de l'allèle récessif *Rht-B1a*, estimée à 69.8 cm (Tableau 43). Cette réduction est concomitante à une réduction du rendement en grains de 18.7 g/m² (4%). Comparativement *Rht-B1b*, l'effet du deuxième allèle *Rht-D1b* sur la hauteur des plantes est moins appréciable (Tableau 43). Elle s'est traduite également, relativement aux moyennes des parents porteurs de l'allèle récessif *Rht-D1a*, par une réduction du rendement en grains de 93.3 g/m² (19%).

L'effet combiné des allèles récessifs, révélé chez le testeur Mahon-Démias, s'est traduit par une augmentation de la hauteur de 12.1 cm (17%) par rapport à la moyenne générale du caractère (Tableau 43). Cependant, cette augmentation est accompagnée, par une amélioration du rendement en grains de 112.1 g/m² (23%). Les écarts de rendement causés par l'effet des allèles récessifs *Rht-B1b* et *Rht-D1b* en termes de pourcentage relativement aux valeurs de Mahon-Démias, le cultivar le plus haut, sont estimés de -20% et -34%, respectivement.

Tableau 42. Polymorphisme révélé chez les parents pour les marqueurs SNP et STS relatifs aux gènes de la réduction de la hauteur *Rht-1* et *Rht-2*, de la vernalisation *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-B1*, et *Vrn-D1*, et de la photopériode *Ppd-B1* et *Ppd-D1*.

Parent	Gène							
	<i>Rht-1</i>	<i>Rht-2</i>	<i>Vrn-A1</i>	<i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-B1</i>	<i>Ppd-D1</i>
Lignées								
Acsad ₉₀₁	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>vrn-A1</i>	<i>Claire</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>
Acsad ₈₉₉	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>vrn-A1</i>	<i>Claire</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>
Acsad ₁₁₃₅	<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1b</i>	<i>Vrn-A1a</i>	<i>Hereward</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>
Acsad ₁₀₆₉	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>vrn-A1</i>	<i>Claire</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>
Ain Abid	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>vrn-A1</i>	<i>Claire</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>
Testeurs								
Mahon-Démias	<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>vrn-A1</i>	<i>Hereward</i>	<i>Vrn-B1b</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1b</i>
Rmada	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>vrn-A1</i>	<i>Claire</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>
Hidhab	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Vrn-A1a</i>	<i>Hereward</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>
El-Wifak	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>vrn-A1</i>	<i>Claire</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>

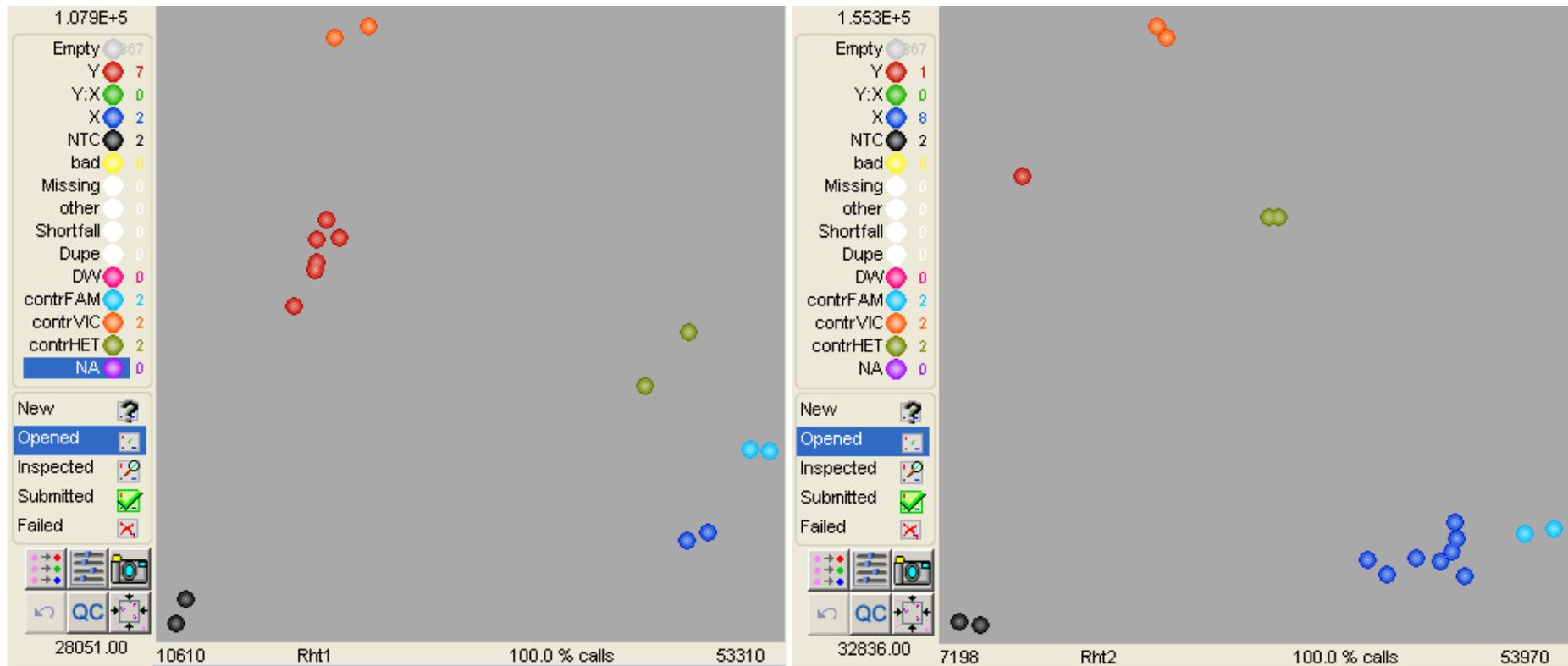


Figure 32. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, *Rht-B1_SNP* (à gauche) et *Rht-D1_SNP* (à droite) de la réduction de la hauteur aux loci *Rht-1* et *Rht-2* chez les parents étudiés.

Tableau 43. Valeurs moyennes des variables mesurées chez les parents porteurs d'allèles dominants et récessifs aux loci *Rht-1* et *Rht-2*.

Allèle	DPV	HT	RDT
<i>Rht-B1a</i>	128.5±2.50	69.8±16.16	482.8±97.50
<i>Rht-B1b</i>	127.5±0.88	62.2±1.68	464.1±34.59
<i>Rht-D1a</i>	128.0±0.88	64.0±2.25	478.6±33.29
<i>Rht-D1b</i>	126.0±0.00	63.7±0.00	385.3±0.00
Combinaison d'allèles <i>Rht</i>			
<i>Rht-B1b, Rht-D1b</i>	-	-	-
<i>Rht-B1b, Rht-D1a</i>	127.5±0.88	62.2±1.68	464.1±34.59
<i>Rht-B1a, Rht-B1b</i>	126.0±0.00	63.7±0.00	385.3±0.00
<i>Rht-B1a, Rht-D1a</i>	131.0±0.00	76.0±0.00	580.3±0.00
<i>Moyenne Parents</i>	127.7±0.80	63.9±1.99	468.3±31.13

DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), HT: Hauteur des plantes (cm), RDT: Rendement en grains (g/m²).

1.3. VARIATIONS DUES AUX *VRN-A1*, *EXON7_C/T_VRN-A1*, *VRN-B1* ET *VRN-D1*

Le blé hexaploïde porte trois copies homéologues du gène *Vrn-1*, désignées *Vrn-A1*, *Vrn-B1* et *Vrn-D1* (Fu *et al.*, 2005 ; Santra *et al.*, 2009). Les différences dans les gènes *Vrn* répartissent le blé en trois groupes : le blé de type printemps, d'hiver et facultatif. Un seul allèle dominant à l'un de ces loci est suffisant pour conférer le type printemps (Stelmakh, 1987). Selon Santra *et al.* (2009), *Vrn-A1* est l'allèle qui fournit l'insensibilité complète à la vernalisation. Son effet est épistatique avec les gènes *Vrn-B1* et *Vrn-D1* qui sont légèrement sensibles à ce phénomène (vernalisation résiduelle).

Parmi les neuf parents étudiés, la lignée Acsad₁₁₃₅ et le testeur Hidhab sont les seuls parents qui portent l'allèle dominant *Vrn-A1a*. Cet allèle a été décrit comme une grande insertion (222 pb) et un petit fragment de repliement (131 pb) sur la même position dans la région de promoteur (Yan *et al.*, 2004b). Ces parents sont identiques au témoin Siete Cerros. Pour le polymorphisme SNP C/T dans l'exon 7 (*Exon7_C/T_Vrn-A1*), les lignées Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉, Acsad₁₁₃₅ et Ain Abid, et les testeurs Rmada et El-Wifak sont de type *Claire*. Ils sont similaires au témoin Bagula. Acsad₁₀₆₉, Mahon-Démias et Hidhab sont, par contre, de type *Hereward* et contiennent l'allèle récessif au locus *Exon7_C/T_Vrn-A1* (Tableau 42, Figure 33).

Pour le gène *Vrn-B1*, cinq parents dont trois lignées (Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉ et Acsad₁₀₆₉) et deux testeurs (Hidhab et El-Wifak) portent la forme allélique dominante *Vrn-B1a*, porté également par le témoin de référence Siete Cerros et précédemment caractérisé comme étant le résultat d'une délétion de 440 pb dans l'intron 1 de l'allèle d'hiver *vrn-B1* (Tableau 42, Figure

34). Mahon-Démias contient la forme dominante *Vrn-B1b*, portée aussi par le témoin Bagula. Cet allèle est caractérisé chez la variété 'Alpowa' et a émergé en raison d'une délétion de 36 pb et un polymorphisme de nucléotidique simple (SNP) (G-C) dans le premier intron *Vrn-B1a* (Santra *et al.*, 2009). La mutation ponctuelle dans *Vrn-B1b* est signalée comme une mutation silencieuse. Elle ne semble pas avoir un rôle direct dans la modification de la réponse à la vernalisation (Kamran *et al.*, 2014). Néanmoins, des recherches récentes montrent qu'il induit un retard de l'initiation florale. Trois parents (Acsad₁₁₃₅, Ain Abid et Rmada) contiennent la forme récessive *vrn-B1*. Ils sont similaires au témoin Anza (Tableau 42, Figure 34). Aucun parent ne se distingue par la présence de l'allèle *Vrn-B1c*, porté par le témoin Paragon.

Pour *Vrn-D1*, les lignées Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉ et Acsad₁₀₆₉ et les testeurs Rmada et El-Wifak portent l'allèle dominant *Vrn-D1a* (Tableau 42, Figure 34). Zhang *et al.* (2012) ont caractérisé *Vrn-D1a* et *Vrn-D1b* dans un germoplasme de blé Chinois et ont trouvé qu'un SNP dans le CArG box a modifié le site de liaison pour le facteur de transcription MADS box, ce qui entraîne un retard de floraison de 32 jours. Acsad₁₁₃₅, Ain Abid, Mahon-Démias et Hidhab contiennent, par contre, l'allèle récessif *vrn-D1*. Cet allèle, en dehors de la délétion qui s'est produite dans l'intron 1, un polymorphisme nucléotidique simple (SNP) (C-A) a été récemment caractérisé pour méditer les habitudes de croissance de printemps et facultatif conférés, respectivement, par *Vrn-D1a* et *Vrn-D1b* (Zhang *et al.*, 2012). Ces résultats suggèrent que l'ensemble des parents sont porteurs d'en moins un allèle de printemps aux différents loci examinés.

La durée de la phase végétative des parents porteurs de l'allèle de vernalisation est variable d'un locus à un autre et d'un allèle à un autre sur le même gène (Tableau 44). Ainsi, pour *Vrn-A1a* (127.7 jours) et *Vrn-A1b* (127.7 jours), les valeurs prise par la durée de la phase végétative ne montrent pas de différence pour ce caractère. Le rendement en grains est en faveur des parents porteurs de l'allèle récessif avec une différence estimée de l'ordre de 70.6 g/m². Au niveau du locus *Exon7_C/T_Vrn-A1*, la différence est de deux jours environs. Les parents de type *Claire* sont plus précoces mais l'écart de rendement n'est pas important (1.1 g/m²).



Figure 33. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, *Vrn-A1_9K0001* (à gauche) et *Exon7_C/T_Vrn-A1* (à droite) de la vernalisation sur le gène *Vrn-A1* chez les parents étudiés.

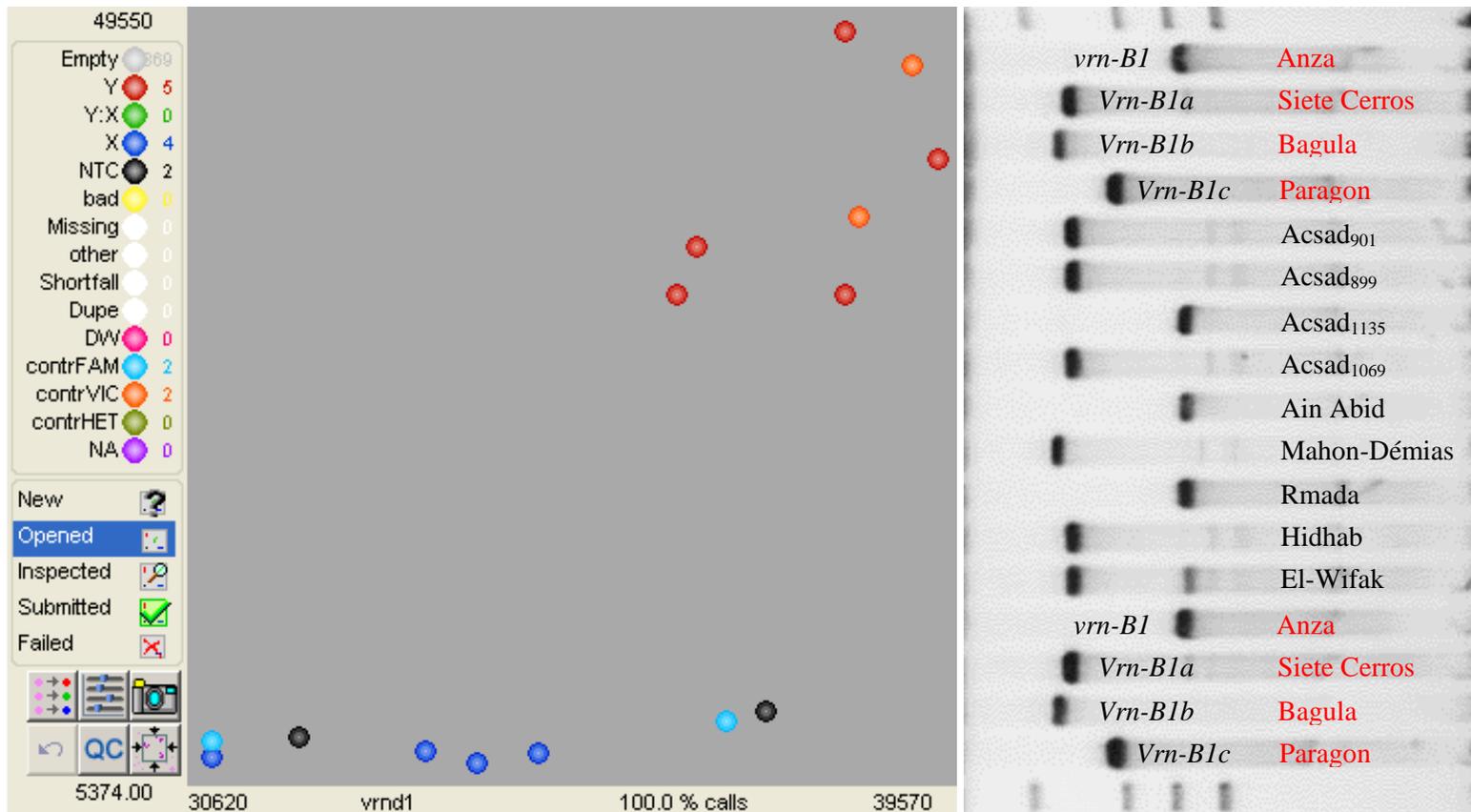


Figure 34. Polymorphisme généré par le marqueur KASP SNP, *Vrn-D1-D1a_A* (à gauche) et le marqueur STS, *Intro 1/B/F/R3/R4* (à droite) de la vernalisation aux loci *Vrn-D1* et *Vrn-B1* chez les parents étudiés.

Tableau 44. Valeurs moyennes des variables mesurées chez les parents porteurs d'allèles dominants et récessifs aux loci *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-B1* et *Vrn-D1*.

Allèle	DPV	HT	RDT
<i>Vrn-A1a</i>	127.8±1.83	63.0±0.67	413.3±28.00
<i>Vrn-A1b</i>	127.7±0.98	64.2±2.59	484.0±37.95
<i>Claire</i>	127.2±0.96	62.2±1.99	467.9±40.68
<i>Hereward</i>	128.9±1.49	67.3±4.35	469.0±57.97
<i>Vrn-B1a</i>	127.3±1.12	62.9±2.30	502.6±33.94
<i>Vrn-B1b</i>	131.0±0.00	76.0±0.00	580.3±0.00
<i>vrn-B1</i>	127.4±1.28	61.6±1.36	373.7±15.65
<i>Vrn-D1a</i>	126.6±0.95	62.9±2.30	492.9±39.26
<i>vrn-D1</i>	129.2±1.09	65.3±3.71	437.4±51.74
Combinaison d'allèles <i>Vrn</i>			
<i>Vrn-A1a, Hereward, Vrn-B1a, vrn-D1</i>	129.7±0.00	62.3±0.00	441.3±0.00
<i>Vrn-A1a, Hereward, vrn-B1, vrn-D1</i>	126.0±0.00	63.7±0.00	385.3±0.00
<i>vrn-A1, Claire, Vrn-B1a, Vrn-D1a</i>	126.7±1.22	63.1±2.96	517.9±39.10
<i>vrn-A1, Claire, vrn-B1, Vrn-D1a</i>	126.3±0.00	62.0±0.00	393.0±0.00
<i>vrn-A1, Claire, vrn-B1, vrn-D1</i>	130.0±0.00	59.0±0.00	342.7±0.00
<i>vrn-A1, Hereward, Vrn-B1b, vrn-D1</i>	131.0±0.00	76.0±0.00	580.3±0.00
<i>Moyenne Parents</i>	127.7±0.80	63.9±1.99	468.3±31.13

DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), HT: Hauteur des plantes (cm), RDT: Rendement en grains (g/m²).

Pour *Vrn-B1*, la différence de précocité entre l'allèle dominant *Vrn-B1a* (127.3 jours) et l'allèle récessif *vrn-B1* (127.4 jours) n'est pas appréciable. Toutefois, l'écart de rendement est important, il est estimé à 128.9 g/m², et en faveur du premier allèle. Par contre, une différence nette de précocité de trois jours entre ces deux formes alléliques et la troisième forme dominante *Vrn-B1b* (131 jours) est observée. Le seul parent, Mahon-Démias, porteur de la forme *Vrn-B1b*, est plus productif. De même, l'allèle récessif *vrn-D1* au locus *Vrn-D1* a entraîné une tardivité à l'épiaison de 2.5 jours, comparativement à l'allèle dominant *Vrn-D1a*. Ce retard d'épiaison a causé une réduction de rendement en grains de 55.5 g/m². Ces résultats suggèrent que l'effet de l'allèle *Vrn-B1b* est plus prononcé comparativement aux autres formes alléliques aux différents loci examinés.

L'étude des différentes combinaisons d'allèles possibles montre que la différence entre l'enchaînement [*Vrn-A1a, Hereward, vrn-B1, vrn-D1*], le plus précoce (126 jours), et celui [*vrn-A1, Hereward, Vrn-B1b, vrn-D1*], le plus tardif (131 jours) est de 5 jours (Tableau 44). Ces deux combinaisons alléliques sont représentées, respectivement par les deux parents Acsad₁₁₃₅ (lignée) et Mahon-Démias (testeur). Cette différence est concomitante à une différence de rendement de l'ordre de 195 g/m² en faveur de la deuxième combinaison. Ces

deux types se classent, en troisième et première position en termes de production de biomasse aérienne, avec de faibles valeurs de l'indice de récolte (28.7% et 29.4%, respectivement).

La combinaison [*vrn-A1*, *Claire*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1a*], représentée par les lignées Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉, Acsad₁₀₆₉ et le testeur El-Wifak, se classe en deuxième rang du point de vue précocité à l'épiaison, avec 126.7 jours, et un rendement en grains de 517.9 g/m². Elle se caractérise par des valeurs, inférieures à la moyenne de parents pour la DPV (1 jour) et supérieure pour le RDT (49.7 g/m²). Elle se caractérise également par la valeur de l'indice de récolte la plus élevée (40.8%). Les génotypes constitutifs de cette combinaison résultent d'une forte pression de sélection, aussi bien pour la précocité à l'épiaison que pour le rendement en grains, pratiquée par les centres internationaux l'ACSAD et CIMMYT d'où ces génotypes sont issus.

Dans ce contexte, Iqbal *et al.* (2007b) ont évalué une population F₂ de blé tendre issue d'un croisement en demi-diallèle 5 x 5, leurs analyses moléculaires ont révélé la présence des gènes *Vrn-A1* et *Vrn-B1* chez les parents croisés. Ils ont conclu que l'incorporation du gène de réponse à la vernalisation *Vrn-B1* en combinaison avec le gène d'insensibilité à ce phénomène, *Vrn-A1*, chez les blés de printemps faciliterait la sélection de cultivars à floraison / maturité précoces ayant un rendement en grains élevé, dans les régions de haute latitude.

1.4. VARIATIONS DUES AUX PPD-B1 ET PPD-D1

Les variétés de blé sont classées comme sensibles et insensibles à la photopériode. Les premières nécessitent de longues journées pour initier la floraison, alors que les secondes fleurissent dans des environnements de longues ou courtes journées (Dyck *et al.*, 2004). Scarth et Law (1985) ont rapporté que trois gènes contrôlent la réponse de la photopériode chez le blé, y compris *Ppd-D1*, *Ppd-B1* et *Ppd-A1*. L'insensibilité de blé à la longueur du jour est conférée par les allèles dominants *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a* et *Ppd-A1a*, tandis que les formes récessives de *Ppd-D1b*, *Ppd-B1b* et *Ppd-A1b* provoquent la sensibilité à ce phénomène. Ces gènes sont des membres de la famille des pseudo-régulateurs « Pseudo-Response Regulator » (PRR), orthologues au gène *Ppd-H1* chez l'orge. Les trois gènes sont classés par ordre de puissance comme *Ppd-D1* > *Ppd-B1* > *Ppd-A1* (Worland, 1998). Beales *et al.* (2007) ont développé des marqueurs de diagnostic qui permettent de détecter la variation allélique aux loci *Ppd-D1* et *Ppd-B1*. En utilisant ces marqueurs, les résultats de la caractérisation pour *Ppd-B1* indiquent que tous les parents étudiés sont monomorphes et portent l'allèle récessif *Ppd-B1b* avec une

précocité de 127.7 jours et un rendement en grains de 468.3 g/m². Ils sont identiques au témoin Pavon⁷⁶. Pour *Ppd-D1*, les tous les parents, hormis le testeur Mahon-Démias, portent la forme allélique dominante à ce locus (Tableau 42, Figure 35). Ces résultats indiquent que ces génotypes sont insensibles à la photopériode. Mahon-Démias répond, par contre, positivement à la longueur du jour. Dans leur étude de la variation génétique pour la floraison de blé de printemps, Chen *et al.* (2014) ont récemment rapporté l'absence de polymorphisme pour *Ppd-B1*, *Ppd-D1* chez 82 cultivars Canadiens.

Les parents porteurs des allèles de réponse à la photopériode se caractérisent par des valeurs de la durée de la phase végétative variables en fonction du locus et de la forme allélique qu'ils contiennent (Tableau 45). Ainsi, pour *Ppd-B1*, la valeur prise par le caractère DPV est de 127.7 jours, la même valeur moyenne des parents vu l'absence de polymorphisme à ce locus. Pour *Ppd-D1*, elle est de l'ordre de 127.3 jours et 131.0 jours, respectivement pour *Ppd-D1a* et *Ppd-D1b*. Cette différence observée de 3.7 jours s'est accompagnée par un écart de rendement en grains de 126 g/m² en faveur de l'allèle dominant *Ppd-D1a*.

Tableau 45. Valeurs moyennes des variables mesurées chez les parents porteurs d'allèles dominants et récessifs aux loci *Ppd-B1* et *Ppd-D1*.

Allèle	DPV	HT	RDT
<i>Ppd-B1a</i>	-	-	-
<i>Ppd-B1b</i>	127.7±0.80	63.9±1.99	468.3±31.13
<i>Ppd-D1a</i>	127.3±0.76	62.4±1.47	454.3±31.53
<i>Ppd-D1b</i>	131.0±0.00	76.0±0.00	580.3±0.00
Combinaison d'allèles <i>Ppd</i>			
<i>Ppd-B1a, Ppd-D1a</i>	-	-	-
<i>Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	127.3±0.76	62.4±1.47	454.3±31.53
<i>Ppd-B1a, Ppd-D1b</i>	-	-	-
<i>Ppd-B1b, Ppd-D1b</i>	131.0±0.00	76.0±0.00	580.3±0.00
<i>Moyenne Parents</i>	127.7±0.80	63.9±1.99	468.3±31.13

DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), HT: Hauteur des plantes (cm), RDT: Rendement en grains (g/m²).

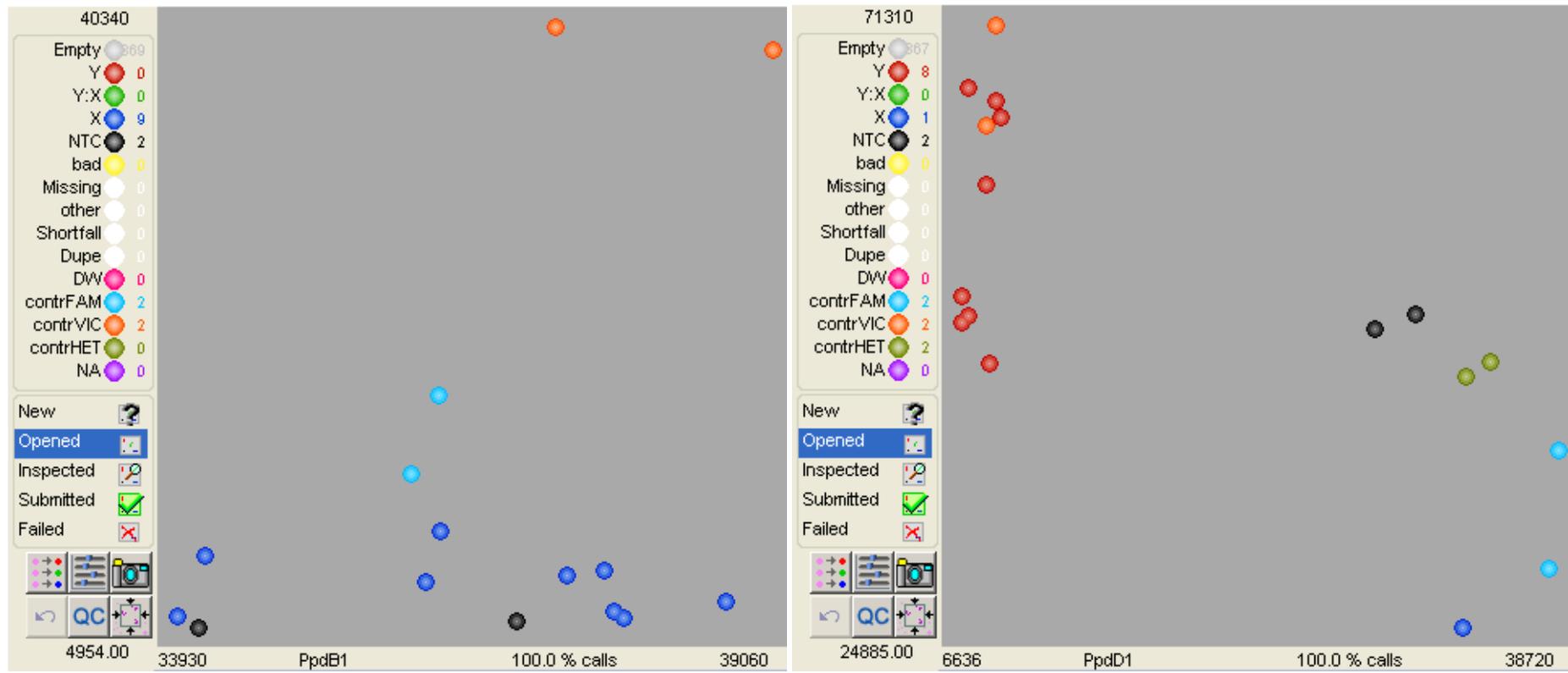


Figure 35. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, *TaPpdBJ003* (à gauche) et *TaPpdDD001* (à droite) de la photopériode aux loci *Ppd-B1* et *Ppd-D1* chez les parents étudiés.

1.5. INTERACTIONS VRN X PPD ET DIVERSITE DES PARENTS

L'étude des gènes et allèles par gène pour les marqueurs de vernalisation et de photopériode séparément peut être utile pour décrire les parents. Toutefois, les effets individuels de ces gènes ne reflètent pas le comportement du génotype vu que leurs effets épistatiques ne sont pas explorés. Il est alors plus judicieux d'étudier toutes les combinaisons possibles des gènes de vernalisation et de photopériode afin de mieux décrire les effets combinés de ces gènes sur la précocité et leurs répercussions sur le rendement en grains chez les parents étudiés. Cette approche sera plus adéquate sur les populations F₄ vu le nombre réduit des parents.

Les résultats permettent de distinguer six haplotypes dont cinq sont représentés par un seul génotype (Tableau 46). L'haplotype formé par la combinaison [*vrn-A1*, *Claire*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1a*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*] est, par contre, exprimé par les lignées Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉ et Acsad₁₀₆₉ et le testeur El-Wifak. Sa composition allélique indique qu'il contient quatre allèles dominants ciblés sur un total des six testés. Cette composition s'est traduite par une durée de la phase végétative de 127 jours, soit une avance de l'épiaison d'un jour relativement à la valeur moyenne des parents et de 4 jours par rapport à l'haplotype le plus tardif [*vrn-A1*, *Hereward*, *Vrn-B1b*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1b*], représenté par le testeur Mahon-Démias (131 jours). Ce dernier est constitué essentiellement par les allèles récessifs d'hiver et d'un allèle dominant *Vrn-B1b*. Les deux haplotypes montrent des valeurs moyennes du rendement en grains les plus élevées (518 g/m² et 580 g/m², respectivement). Ce résultat peut être expliqué par l'absence de corrélation entre ces deux caractères chez les parents étudiés. Les autres haplotypes sont intermédiaires et portent entre deux et trois allèles du type printemps.

Sur la base des résultats de génotypage obtenus sur les parents, seules les populations dont les deux parents croisés sont polymorphes pour de tel marqueur sont cartographiées au locus ciblé (Tableau 42). Les populations restantes sont automatiquement constituées de lignées monomorphes en portant soit les allèles dominants (si les deux parents en question sont monomorphes pour les allèles dominants), soit les allèles récessifs (si les deux parents en question sont monomorphes pour les allèles récessifs). Pour *Rht-1*, les populations concernées sont Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x Hidhab (20), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22) et Ain Abid x Mahon-Démias (26). Pour *Rht-2*, les populations concernées sont Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x Hidhab (20) et Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21).

Tableau 46. Diversité des parents aux loci *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* et *Ppd-D1* et valeurs moyennes des variables mesurées chez les parents porteurs d'allèles dominants et récessifs.

Haplotype	No Parents	DPV	HT	RDT
<i>Vrn-A1a</i> , <i>Hereward</i> , <i>Vrn-B1a</i> , <i>vrn-D1</i> , <i>Ppd-B1b</i> , <i>Ppd-D1a</i>	1	130	62	441
<i>Vrn-A1a</i> , <i>Hereward</i> , <i>vrn-B1</i> , <i>vrn-D1</i> , <i>Ppd-B1b</i> , <i>Ppd-D1a</i>	1	126	64	385
<i>vrn-A1</i> , <i>Claire</i> , <i>Vrn-B1a</i> , <i>Vrn-D1a</i> , <i>Ppd-B1b</i> , <i>Ppd-D1a</i>	4	127	63	518
<i>vrn-A1</i> , <i>Claire</i> , <i>vrn-B1</i> , <i>Vrn-D1a</i> , <i>Ppd-B1b</i> , <i>Ppd-D1a</i>	1	126	62	393
<i>vrn-A1</i> , <i>Claire</i> , <i>vrn-B1</i> , <i>vrn-D1</i> , <i>Ppd-B1b</i> , <i>Ppd-D1a</i>	1	130	59	342
<i>vrn-A1</i> , <i>Hereward</i> , <i>Vrn-B1b</i> , <i>vrn-D1</i> , <i>Ppd-B1b</i> , <i>Ppd-D1b</i>	1	131	76	580
<i>Moyenne Parents</i>	9	127	64	468

DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), HT: Hauteur des plantes (cm), RDT: Rendement en grains (g/m²).

Les populations Acsad₉₀₁ x Hidhab (12), Acsad₈₉₉ x Hidhab (16), Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Hidhab (24) et Ain Abid x Hidhab (28) sont criblées au locus *Vrn-A1*. Pour *Exon7_C/T_Vrn-A1*, les populations concernées par le criblage sont Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₉₀₁ x Hidhab (12), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₈₉₉ x Hidhab (16), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22), Acsad₁₀₆₉ x Hidhab (24), Ain Abid x Mahon-Démias (26) et Ain Abid x Hidhab (28). Pour *Vrn-B1*, les populations concernées sont Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₉₀₁ x Rmada (11), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₈₉₉ x Rmada (15), Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₁₃₅ x Hidhab (20), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22), Acsad₁₀₆₉ x Rmada (23), Ain Abid x Mahon-Démias (26), Ain Abid x Hidhab (28) et Ain Abid x El-Wifak (29).

Pour *Vrn-D1*, les populations concernées sont Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₉₀₁ x Hidhab (12), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₈₉₉ x Hidhab (16), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22), Acsad₁₀₆₉ x Hidhab (24), Ain Abid x Rmada (27) et Ain Abid x El-Wifak (29).

Pour *Ppd-B1*, aucune population n'est concernée par le criblage vu l'absence de polymorphisme chez les parents croisés. Pour *Ppd-D1*, les lignées des populations Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22) et Ain Abid x Mahon-Démias (26) sont criblées pour détecter le polymorphisme à ce locus.

2. ETUDE DES VARIATIONS CHEZ LA PROGENITURE

2.1. VARIATIONS DES FREQUENCES ALLELIQUES AUX LOCI *RHT-1* ET *RHT-2*

Sur 210 lignées appartenant aux populations Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x Hidhab (20), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22) et Ain Abid x Mahon-Démias (26) cartographiées pour *Rht-1*, les résultats indiquent que 39 lignées (19%) portent l'allèle dominant *Rht-B1b*. Elles sont identiques au témoin de référence Krichauff et prennent la fluorescence typique VIC indiquée en figure 36 par la coloration rouge. 157 lignées (75%) contiennent par contre la forme récessive *Rht-B1a*, portée également par le témoin Pavon₇₆ et indiquée par la coloration bleue typique au fluorophore FAM. 9 lignées (4%), signalées en vert, sont hétérozygotes. Les 5 lignées restantes (2%) dont la coloration est mauve ou jaune ne sont pas identifiées (Figure 36), leurs ADN n'a pas été amplifié ou sa qualité est médiocre ($DO_{260}/DO_{280} < 1.8$). Les 360 lignées, appartenant aux populations 11-13, 15-17, 23-25 et 27-29 sont considérées toutes comme porteuses de la forme allélique *Rht-B1b*, alors que les 30 lignées, appartenant à la population 18 contiennent l'allèle *Rht-B1a* vu que les géniteurs de ces populations sont monomorphes, respectivement pour les deux formes alléliques *Rht-B1b* et *Rht-B1a*, au locus *Rht-1* (Tableau 42). D'une manière globale, l'allèle dominant *Rht-B1b* est présent dans 66% des lignées F₄ évaluées. Les 399 lignées porteuses de cet allèle, seul ou en combinaison avec les autres formes alléliques de *Rht-2*, se caractérisent par une hauteur moyenne de 63.3 cm, alors que les 187 lignées porteuses de l'allèle *Rht-B1a* ont une hauteur moyenne de 70.5 cm, soit une différence de 7.2 cm (10%) (Tableau 47). Cette différence est statistiquement significative ($p < 0.05$).

De même, pour *Rht-2*, sur un nombre total de 210 lignées, appartenant à 4 populations Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x Hidhab (20) et Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21) issues de croisement entre la lignée Acsad₁₁₃₅ et les 4 testeurs utilisés dans la présente étude, 46 lignées (22%) portent l'allèle dominant *Rht-D1b*, contenu aussi dans le témoin Pavon₇₆, 55 lignées (26%) contiennent l'allèle récessif *Rht-D1a*, porté également par Krichauff et 12 (6%) lignées hétérozygotes (Figure 36). Les 480 lignées, appartenant aux autres populations 10-17, 22-29 sont toutes monomorphes pour la forme allélique *Rht-D1a* suite à l'absence de polymorphisme chez les géniteurs de ces populations au locus *Rht-2* (Tableau 42).

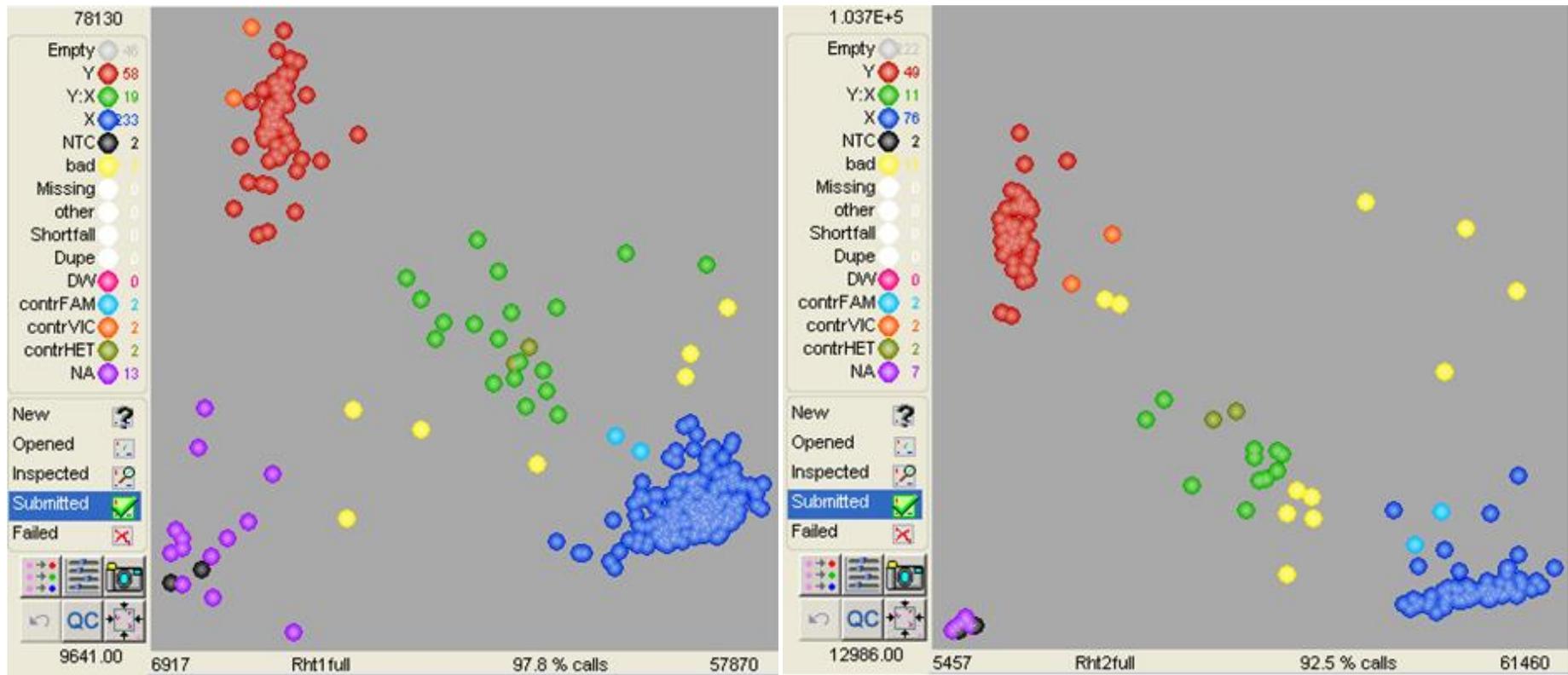


Figure 36. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, *Rht-B1_SNP* (à gauche) et *Rht-D1_SNP* (à droite) de la réduction de la hauteur aux loci *Rht-1* et *Rht-2* chez les populations F₄ étudiées.

Comparativement à *Rht-B1b* qui est contenu dans plus de la moitié du matériel végétal étudié, *Rht-D1b* n'est présent que dans 8% des lignées de ce matériel (Tableau 47). Cho *et al.* (2016) ont étudié les effets des gènes de nanisme sur les caractères agronomiques des cultivars de blé Coréen, ils ont conclu que 70.4% de ces cultivars portent l'allèle *Rht-B1b* et 51.9% contiennent l'allèle *Rht-D1b*. Dans une autre étude, Tošović-marić *et al.* (2008) ont observé, en analysant un jeu composé de 172 génotypes de blé hexaploïde provenant de plus de 20 pays, que *Rht-B1b* et *Rht-D1b* sont trouvés dans 40% et 22% de ce matériel. Seulement 4% de ces blés portent à la fois les deux d'allèles de réduction de la hauteur. Heisey *et al.* (1999) ont rapporté, dans une enquête, que 95% des cultivars améliorés dans les pays en développement, y compris les environnements favorables et défavorables, contiennent l'une de ces formes alléliques.

Les 46 lignées qui portent l'allèle *Rht-D1b* se caractérisent par une hauteur moyenne de 62.2 cm (étendu de 42 cm – 85 cm), alors que les 534 lignées porteuses de l'allèle *Rht-D1a* ont une hauteur moyenne de 65.9 cm (étendu de 48 cm – 100 cm), soit une différence estimée de 3.7 cm (6%) (Tableau 46). Cette différence est considérée statistiquement significative ($p < 0.05$) par le test *t* de Student. Comparativement à *Rht-B1b*, l'effet du deuxième allèle *Rht-D1b* sur la hauteur des plantes est moins appréciable (Tableau 47).

Tableau 47. Répartition des allèles aux loci *Rht-1* et *Rht-2*, diversité des haplotypes et valeurs moyennes des variables mesurées par classe chez les lignées F₄.

Locus	Allèle	No lignées	Fréquence (%)	DPV	HT	RDT
<i>Rht-1</i>	<i>Rht-B1a</i>	187	31	126.0±0.12	70.5±0.60	398.7±10.63
	<i>Rht-B1b</i>	399	66	125.9±0.07	63.3±0.35	406.1±13.84
<i>Rht-2</i>	<i>Rht-D1a</i>	534	89	126.0±0.06	65.9±0.36	405.0±6.67
	<i>Rht-D1b</i>	46	8	125.6±0.16	62.2±0.96	421.5±24.24
Haplotype						
<i>Rht-B1a, Rht-D1a</i>		132	22	126.2±0.17	73.4±0.63	392.4±12.47
<i>Rht-B1b, Rht-D1a</i>		394	66	125.9±0.07	63.3±0.35	408.0±7.89
<i>Rht-B1a, Rht-D1b</i>		39	7	125.6±0.15	63.1±0.93	430.6±25.11
<i>Rht-B1b, Rht-D1b</i>		3	1	126.3±0.67	52.7±6.06	241.0±62.00
<i>Moyenne F₄</i>		600	100	125.7±0.21	68.5±1.33	394.3±17.40

DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), HT: Hauteur des plantes (cm), RDT: Rendement en grains (g/m²).

L'étude des effets combinés des gènes de réduction de la hauteur chez les populations étudiées indique qu'il existe quatre haplotypes distincts [*Rht-B1a, Rht-D1a*], [*Rht-B1b, Rht-D1a*], [*Rht-B1a, Rht-D1b*] et [*Rht-B1b, Rht-D1b*] (Tableau 47). Le premier type est représenté par 132 lignées (22%), elles sont identiques au parent Mahon-Démias ; le deuxième type par 394 lignées (66%), elles sont similaires aux parents Acsad₉₀₁, Acsad₈₉₉, Acsad₁₀₆₉, Ain Abid,

Rmada, Hidhab et El-Wifak et également au témoin Krichauff ; le troisième type par 39 lignées (7%), elles sont identiques au parent Acsad₁₁₃₅ ; le dernier type participe avec 3 lignées (1%) seulement. Ces quatre haplotypes se caractérisent par des hauteurs moyennes de 73.4 cm (étendu de 58 cm – 100 cm), 63.3 cm (étendu de 42 cm – 85 cm), 63.1 cm (étendu de 48 cm – 76 cm) et 52.7 cm (étendu de 42 cm – 63 cm), respectivement (Tableau 47). Le premier haplotype diffère significativement des autres types ($p > 0.05$), le deuxième et le troisième haplotypes ne diffèrent pas significativement entre eux ($p < 0.05$), mais diffèrent sensiblement du dernier type ($p < 0.05$) par le test t (Figure 37).

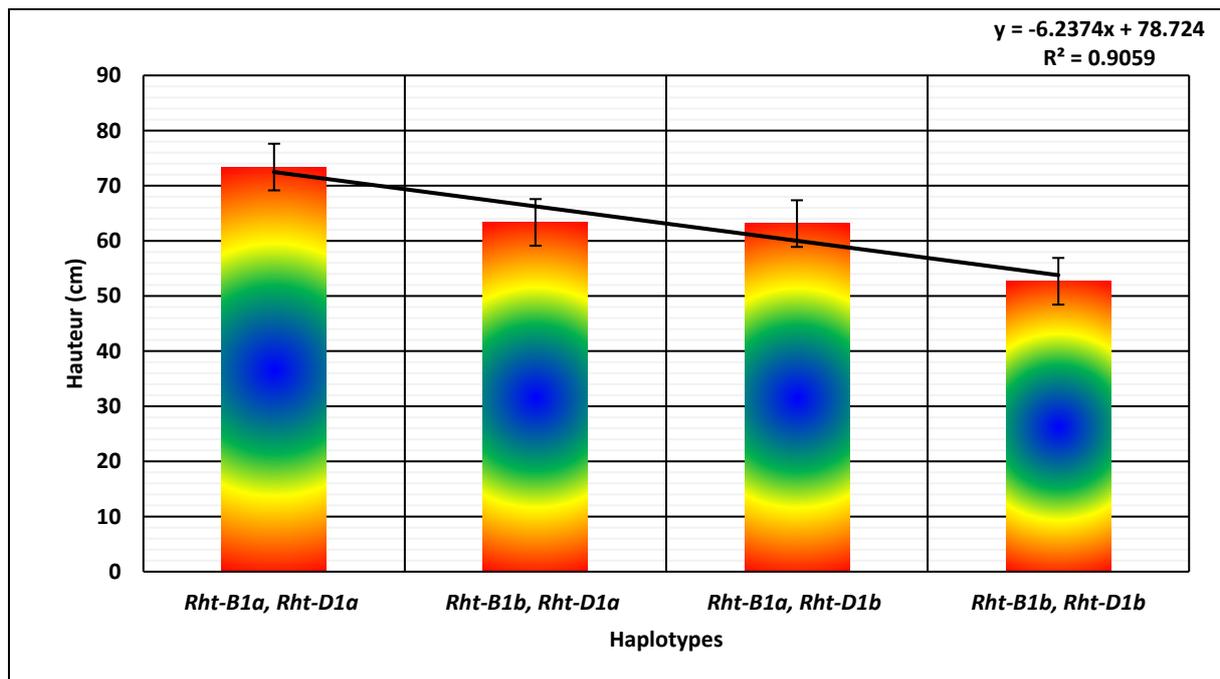


Figure 37. Variation de la hauteur des plantes des haplotypes identifiés chez les lignées F₄ évaluées.

Le premier haplotype est caractéristique des cultivars hauts, le deuxième et le troisième sont caractéristiques des génotypes demi-nains, alors que le dernier haplotype est descriptif des cultivars nains. Les combinaisons [*Rht-B1b, Rht-D1a*] et [*Rht-B1a, Rht-D1b*] ont réduit la hauteur de la végétation d'environ 10 cm, soit 14% relativement au premier haplotype. Ce résultat suggère que les deux allèles dominants *Rht-B1b* et *Rht-D1b* aux loci *Rht-1* et *Rht-2* possèdent des effets égaux sur la hauteur. Le dernier haplotype [*Rht-B1b, Rht-D1b*] a, par contre, diminué cette variable de 20.7 cm (28%) (Tableau 47).

L'influence de *Rht-B1b* et *Rht-D1b* varie en fonction du fond génétique employé. Butler *et al.* (2005) ont mis en évidence les effets des gènes de nanisme *Rht-1* et *Rht-2* sur une population composée de 140 lignées RILs (*Recombinant Inbred Lines*) évaluées dans plusieurs environnements. Ils ont observé que les lignées qui contiennent les deux allèles à la fois sont

significativement plus courtes, tardives et moins productives que les lignées demi-naines ou hautes. Ils ont observé aussi que les lignées hautes présentent des valeurs égales ou supérieures pour le rendement en grains, le poids spécifique et le poids moyen du grain dans tous les environnements. Flintham *et al.* (1997) ont rapporté sur des lignées NILs (*Near Isogenic Lines*) que la présence de *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* seul réduit la hauteur des plantes d'une moyenne de 15.5%, alors que leur combinaison entraîne une diminution de 42%.

Dans une autre étude, Richards (1992) rapporte des réductions plus importantes de 23% et 47% dans le même ordre, ce qui indique que l'ampleur des effets géniques sont variables selon le matériel génétique étudié et l'environnement test. Par ailleurs, Pinthus (1987) a souligné l'importance du fond génétique sur la relation entre hauteur et le rendement. Il a trouvé des corrélations positives entre ces deux caractères mais elles sont plus ou moins prononcées selon les croisements observés. Sous les conditions de la présente étude, il est évident que les lignées demi-naines ont les moyennes de rendement les plus élevées (Tableau 47, Figure 38).

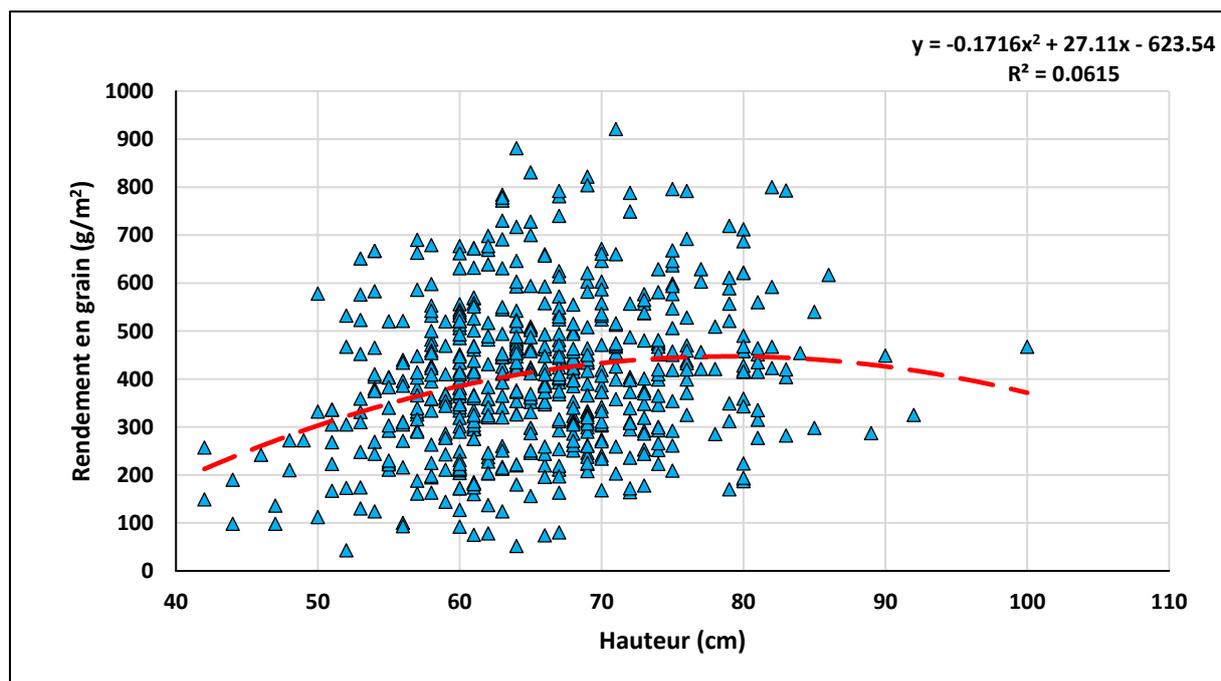


Figure 38. Régression de la hauteur des plantes sur le rendement en grains chez les lignées F4 étudiées.

Relativement à l'haplotype haut, les allèles *Rht-B1b* et *Rht-D1b* ont, séparément, augmenté le rendement en grains de 15.6 g/m² (4%) et 38.2 g/m² (9%), respectivement. L'effet combiné des deux allèles de nanisme (haplotype nain) a, par contre, réduit cette variable de 151.4 g/m² (39%). Chapman *et al.* (2007) ont comparé le rendement en grains de six paires

de lignées NILs de printemps demi-naines et hautes et ont signalé un avantage de 6% en faveur des premières.

L'avantage des gènes de nanisme s'exprime plus dans les milieux favorables. Cependant, cet avantage de rendement devient moins prononcé dans des environnements difficiles, en particulier lorsque la productivité est moins de 3 t ha⁻¹, sous stress des hautes températures et hydrique (Richards, 1992 ; Butler *et al.*, 2005 ; Chapman *et al.*, 2007). Ces conditions peuvent affecter la vigueur des plantules notamment avec un coléoptile court contribuant ainsi à une mauvaise installation et utilisation de l'eau (Richards, 1992 ; Rebetzke *et al.*, 2004 ; Botwright *et al.*, 2005).

Un certain nombre de gènes de nanisme alternatives (*Rht-3* à *Rht-23*) à grande sensibilité à l'acide gibbérellique exogène ont été rapportés dans la littérature (Gale et Youssefian, 1985 ; Ellis *et al.*, 2004, 2005). Certains sélectionneurs (Rebetzke *et al.*, 2004, 2007) ont intentionnellement substitué *Rht-B1b* et *Rht-D1b* par d'autres allèles comme *Rht-8* dont l'objectif est d'augmenter la longueur du coléoptile et permettre une meilleure mise en place de la culture. La plupart des programmes d'amélioration de blé utilisent les allèles *Rht-B1b* et *Rht-D1b*. Les variétés ainsi sélectionnées peuvent cumuler également d'autres allèles mineurs de réduction de la hauteur (encore sans nom), bien qu'il soit difficile de conserver de façon fiable ces combinaisons d'allèles lors de la sélection pour d'autres traits.

La plupart des expériences identifient le nombre d'épis, le nombre de grains par épi et le poids de 1000 grains comme les principales composantes du rendement (Fellahi *et al.*, 2013b ; Hannachi *et al.*, 2013b). Dans ce contexte, Li *et al.* (2006) ont montré que les gènes de nanisme *Rht-B1b* et *Rht-D1b* ont des effets positifs significatifs sur le nombre de grains et le poids des grains par épi, et des effets négatifs très appréciables sur le poids de 1000 grains.

Zhang *et al.* (2013) ont récemment identifié un QTL majeur associé au poids de 1000 grains et lié à l'allèle récessif *Rht-B1a* sur le chromosome 4B ainsi qu'un QTL majeur pour le nombre de grains au locus *Rht-D1a* sur le chromosome 4D. Ils ont conclu que les deux formes sauvages *Rht-B1a* et *Rht-D1a* sont associés à ces deux composantes de rendement. Ces auteurs recommandent d'inclure l'un de ces allèles lors de la sélection des variétés tolérantes à la sécheresse compte tenu de l'inconvénient de la présence des allèles de nanisme *Rht-B1b* et *Rht-D1b* sous stress.

2.2. VARIATIONS DES FREQUENCES ALLELIQUES AUX LOCI *VRN-A1*, *EXON7_C/T_VRN-A1*, *VRN-B1* ET *VRN-D1*

Le génotypage des populations Acsad₉₀₁ x Hidhab (12), Acsad₈₉₉ x Hidhab (16), Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Hidhab (24) et Ain Abid x Hidhab (28) au locus *Vrn-A1* indique que 83 lignées (40%) sur 210 lignées portent l'allèle dominant *Vrn-A1a*. Elles sont identiques au témoin Siete Cerros. Les autres 108 lignées (51%) contiennent, par contre, la forme récessive *vrn-A1*, portée également par le témoin Pavon₇₆. 16 lignées (8%) sont hétérozygotes et 3 autres (1%) ne sont pas définies (Figure 39).

Les 360 lignées, appartenant aux populations 10, 11, 13-15, 17, 22, 23, 25-27 et 29 sont considérées toutes comme porteuses de l'allèle du type hiver *vrn-A1*, alors que les 30 lignées, appartenant à la population 20 contiennent la forme allélique du type printemps *Vrn-A1a* vu que les géniteurs de ces populations sont monomorphes, respectivement pour *vrn-A1* et *Vrn-A1a*, au locus *Vrn-A1* (Tableau 42). D'une manière générale, *Vrn-A1a* est porté, seul ou en combinaison avec les autres formes alléliques, par 113 lignées, soit 19% du matériel végétal évalué.

En étudiant la variation allélique des gènes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* and *Ppd-D1a* chez 59 cultivars de blé tendre de printemps Pakistanais, Iqbal *et al.* (2011), ont trouvé que *Vrn-A1a* allèle est porté par 36% des cultivars, seul ou en combinaison avec les allèles *Vrn-B1* et *Vrn-D1*. Dans la présente étude, les lignées porteuses de *Vrn-A1a* se caractérisent par une phase végétative de 126.4 jours (étendu de 125 jours – 129 jours). Les 467 lignées restantes et porteuses de l'allèle récessif *vrn-A1* se distinguent par une précocité au stade épiaison de 125.8 jours (étendu de 124 jours – 136 jours). La différence entre les deux classes est non significative et de 0.6 jours (Tableau 48).

Ces résultats corroborent ceux de Miller (2015) qui n'a pas trouvé des différences entre les deux formes alléliques des types hivers et printemps. Ils suggèrent l'existence d'un polymorphisme dans la séquence génomique du gène *Vrn-A1* associée à la différence de la date d'épiaison qui n'a pas été détectée dans cette étude. Dans ce cas, il serait utile de faire un séquençage complet de ce gène chez les parents pour détecter le polymorphisme et développer un marqueur de diagnostic qui pourrait être utilisés pour tester les lignées F₄.

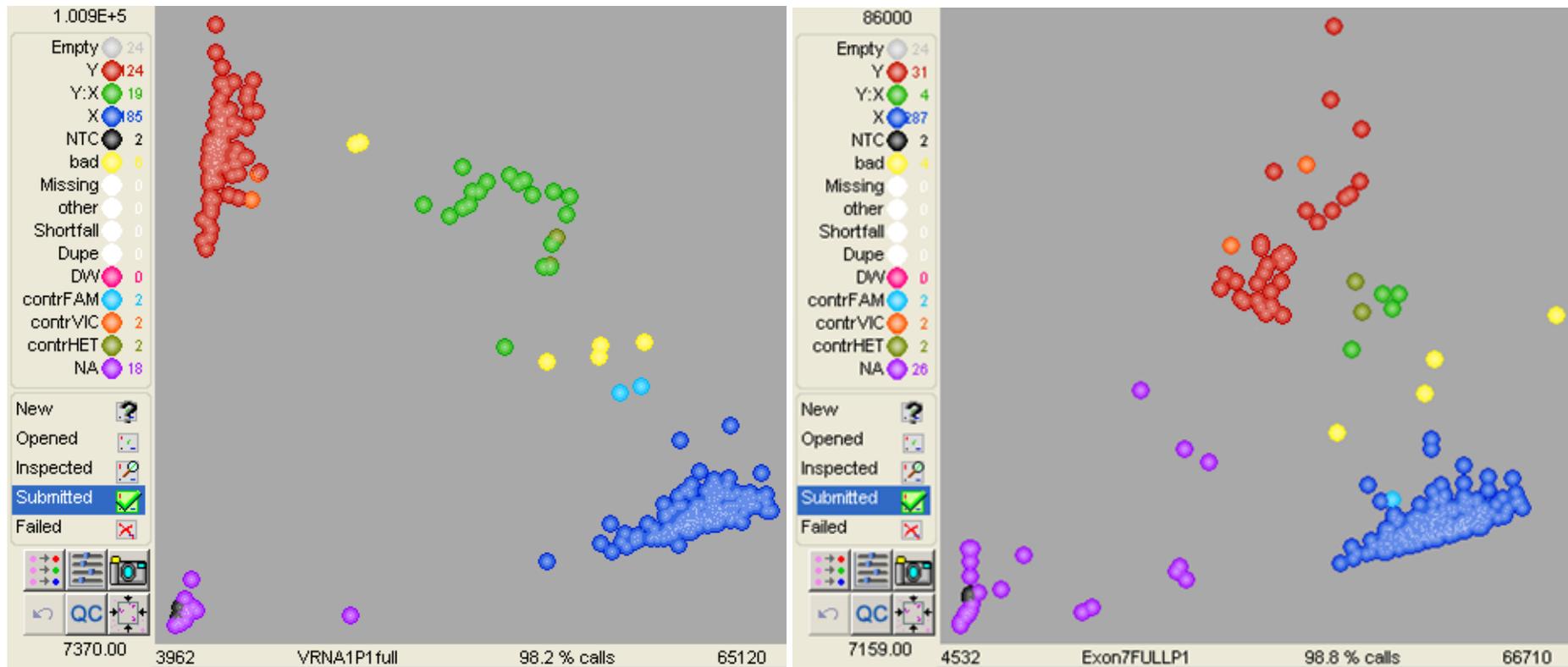


Figure 39. Polymorphisme généré par les marqueurs KASP SNP, *Vrn-A1_9K0001* (à gauche) et *Exon7_C/T_Vrn-A1* (à droite) de la vernalisation sur le gène *Vrn-A1* chez les populations F₄ étudiées.

Tableau 48. Répartition des allèles aux loci *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* et *Ppd-D1* et valeurs moyennes des variables mesurées par classe chez les lignées F₄.

Locus	Allèle	No lignées	Fréq (%)	DPV	HT	RDT
<i>Vrn-A1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	113	19	126.4±0.12	63.3±0.69	393.1±15.41
	<i>vrn-A1</i>	467	83	125.8±0.07	66.3±0.38	408.0±7.05
<i>Exon7_C/T_Vrn-A1</i>	<i>Claire</i>	276	46	125.5±0.06	64.3±0.42	413.7±9.40
	<i>Hereward</i>	302	50	126.3±0.09	66.8±0.51	400.7±8.76
<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-B1a</i>	272	45	125.8±0.08	64.7±0.47	392.8±9.40
	<i>Vrn-B1b</i>	100	17	126.2±0.18	68.1±0.90	382.6±15.46
	<i>vrn-B1</i>	125	21	126.2±0.14	64.2±0.64	469.8±13.04
<i>Vrn-D1</i>	<i>Vrn-D1a</i>	291	49	125.4±0.06	64.3±0.43	392.1±8.60
	<i>vrn-D1</i>	303	51	126.4±0.09	67.0±0.49	416.7±9.20
<i>Ppd-B1</i>	<i>Ppd-B1a</i>	0	0	-	-	-
	<i>Ppd-B1b</i>	600	100	125.7±0.21	68.5±1.33	394.3±17.40
<i>Ppd-D1</i>	<i>Ppd-D1a</i>	521	87	125.8±0.05	64.5±0.39	407.3±9.62
	<i>Ppd-D1b</i>	65	11	126.9±0.31	72.1±0.97	389.4±16.68
<i>Moyenne F₄</i>		600	100	125.7±0.21	68.5±1.33	394.3±17.40

DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), HT: Hauteur des plantes (cm), RDT: Rendement en grains (g/m²).

De même, pour *Exon7_C/T_Vrn-A1*, sur un nombre total de 300 lignées, appartenant à 10 populations Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₉₀₁ x Hidhab (12), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₈₉₉ x Hidhab (16), Acsad₁₁₃₅ x Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22), Acsad₁₀₆₉ x Hidhab (24), Ain Abid x Mahon-Démias (26) et Ain Abid x Hidhab (28) concernées par le criblage, 37 lignées (12%) sont de type *Claire* à floraison précoce et identique au témoin Tonichi. 242 lignées (81%) sont de type *Hereward* à floraison tardive et identique au témoin de référence Bagula. 10 lignées (3%) sont hétérozygotes et 11 lignées (4%) ne sont pas identifiées (Figure 39).

Les 240 lignées, appartenant aux populations 11, 13, 15, 17, 23, 25, 27 et 29 sont identiques à Tonichi de type *Claire* vu l'absence de polymorphisme chez les géniteurs de ces populations au locus *Exon7_C/T_Vrn-A1*. Sur cette position, les 60 lignées des populations 18 et 20 sont de type *Hereward* comme le témoin Bagula, vu que les parents géniteurs de ces populations sont tous monomorphes (Tableau 42). Globalement, 277 lignées (46%) sont de type *Claire* et 302 lignées (50%) sont de type *Hereward*.

Les deux groupes de lignées se caractérisent par des valeurs moyennes de la précocité à l'épiaison de 125.5 jours (étendu de 124 jours – 129 jours) et 126.3 jours (étendu de 124 jours – 136 jours), respectivement. La différence entre les deux groupes est significative ($p < 0.05$)

(Tableau 48). En utilisant le marqueur *Exon7_C/T_Vrn-A1*, Rasheed *et al.* (2016) ont trouvé une différence de 6.5 jours entre les génotypes *Claire* et *Hereward*.

La caractérisation des 360 lignées appartenant aux populations Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₉₀₁ x Rmada (11), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₈₉₉ x Rmada (15), Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₁₃₅ x Hidhab (20), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22), Acsad₁₀₆₉ x Rmada (23), Ain Abid x Mahon-Démias (26), Ain Abid x Hidhab (28) et Ain Abid x El-Wifak (29) au locus *Vrn-B1* montre que 92 lignées (26%) portent l'allèle dominant *Vrn-B1a*, elles sont identiques à Siete Cerros ; 99 lignées (28%) portent l'allèle dominant *Vrn-B1b*, elles sont identiques à Bagula ; et 65 lignées (18%) portent l'allèle récessif d'hiver *vrn-B1* porté aussi par le témoin, elles sont identiques à Anza.

Les lignées restantes ne sont pas identifiées sur le gel d'agarose. Les 180 lignées, appartenant aux populations 12, 13, 16, 17, 24 et 25 sont considérées toutes comme porteuses de la forme allélique du type printemps *Vrn-B1a*. Elles dérivent d'hybridation entre parents monomorphes pour cet allèle. Les 60 lignées, appartenant aux deux populations 19 et 27 contiennent l'allèle d'hiver *vrn-B1*. Elles dérivent, par contre, de croisements entre des géniteurs porteurs de cet allèle (Tableau 42). D'une manière générale, l'allèle *Vrn-B1a* est présent dans 272 lignées (45%) parmi les 600 évaluées. 100 lignées (17%) portent l'autre forme allélique dominante *Vrn-B1b* et 125 lignées (21%) contiennent l'allèle récessif *vrn-B1*. Les résultats de Milec *et al.* (2013) montrent que l'allèle *Vrn-B1a* est le plus répandu, étant présent dans 55.3% des 2495 accessions examinées, suivies par l'allèle récessif *vrn-B1*, avec 31.5%. Les allèles *Vrn-B1b* et *Vrn-B1c* ont été trouvés dans 5.3% et 7.9%, respectivement.

La durée de la phase végétative du premier groupe de lignées est de 125.8 jours (étendu de 124 jours – 130 jours), celle du deuxième est 126.2 jours (étendu de 124 jours – 133 jours) et du troisième groupe est 126.2 jours (étendu de 124 jours – 136 jours). La différence entre les deux groupes est d'un jour. Elle est significative au seuil de 5% de probabilité (Tableau 48). Dans leur recherche, Rasheed *et al.* (2016) rapportent que 89.6% des cultivars testés avaient l'allèle *vrn-B1* avec une durée moyenne de la phase végétative de 108 jours, comparativement aux autres cultivars porteurs des formes alléliques dominantes *Vrn-B1a* (6.3%) et *Vrn-B1b* (4.1%) dont les durées étaient de 104 jours et 101 jours, respectivement.

Pour *Vrn-D1*, le criblage des populations concernées Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₉₀₁ x Hidhab (12), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₈₉₉ x Hidhab (16), Acsad₁₁₃₅ x

Rmada (19), Acsad₁₁₃₅ x El-Wifak (21), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22), Acsad₁₀₆₉ x Hidhab (24), Ain Abid x Rmada (27) et Ain Abid x El-Wifak (29) montre qu'un nombre de 112 (37%) sur un total de 300 lignées F₄ portent l'allèle de printemps *Vrn-D1a*, porté aussi par le témoin Pastor ; et 183 lignées (61%) portent l'allèle d'hiver *vrn-D1*, contenu dans Yipti. 5 autres lignées (2%) ne sont pas identifiées (Figure 40). La caractérisation des 180 lignées appartenant aux populations 11, 13, 15, 17, 23 et 25 sont considérées toutes comme porteuses de l'allèle de printemps *Vrn-D1a*, alors que les 120 lignées, appartenant aux populations 18, 20, 26 et 28 contiennent la forme allélique d'hiver *vrn-D1* vu que les géniteurs de ces populations sont monomorphes, respectivement pour *Vrn-D1a* et *vrn-D1* (Tableau 42).

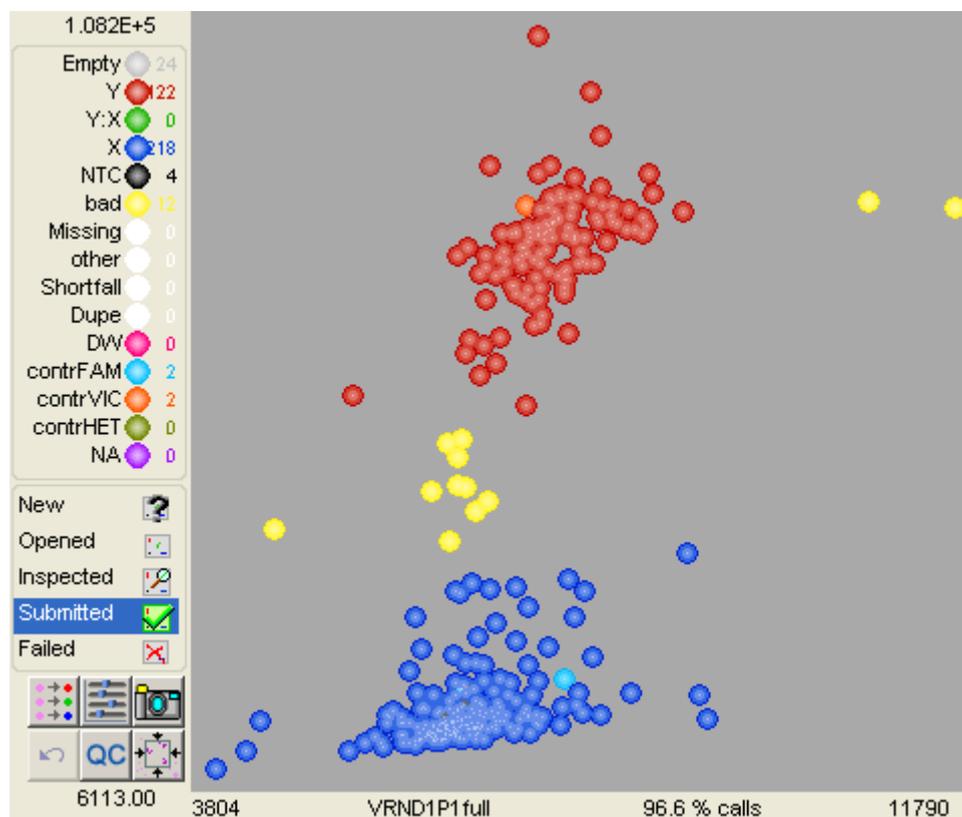


Figure 40. Polymorphisme généré par le marqueur KASP SNP, *Vrn-D1-D1a_A* de la vernalisation au locus *Vrn-D1* chez les populations F₄ étudiées.

D'après ces résultats, l'allèle dominant *Vrn-D1a* est présent dans 49% des lignées évaluées. Les résultats de Guo *et al.* (2015) ont montré que *Vrn-D1a*, *Vrn-D1b* et *vrn-D1* étaient présents dans 27.3%, 20.6% et 52.1% des accessions évaluées. Les 292 lignées porteuses de *Vrn-D1a*, seul ou en combinaison avec les autres formes alléliques des gènes de vernalisation, se caractérisent par une phase végétative de 125.5 jours (étendu de 124 jours – 132 jours), alors que les 303 lignées porteuses de l'allèle récessif *vrn-D1* se distingue par une durée moyenne de 126.4 jours, soit une différence d'un jour (étendu de 124 jours – 136 jours) (Tableau 13). Cette

différence est statistiquement significative ($p < 0.05$) par le test t de Student. Dans ce contexte, Wang *et al.* (2015) ainsi que Zhang *et al.* (2015) ont révélé que les cultivars qui portent l'allèle *Vrn-D1* épient 3 jours en moyenne avant les cultivars porteurs de l'allèle récessif *vrn-D1*.

Iqbal *et al.* (2007a) ont identifié l'allèle *Vrn-A1a* dans 85% des génotypes canadiens de blé de printemps, alors que *Vrn-A1b* à son tour, n'a été trouvé que dans un seul génotype. Ces auteurs ont également rapporté que 50% de leurs lignées portent le gène *Vrn-B1*. Zhang *et al.* (2008) ont constatés que *Vrn-A1a* n'est présent que chez les variétés locales de blé hexaploïde de type printemps en provenance d'Afghanistan. Yan *et al.* (2004b) ont rapporté que plus de la moitié des cultivars de blé de printemps améliorés entre 1970 à 2004 aux Etats-Unis et en Argentine porte cette forme allélique. L'augmentation de la fréquence allélique de *Vrn-A1a* pourrait être liée à l'introduction de matériel génétique semi-nain de CIMMYT.

De même, Iwaki *et al.* (2001) ont signalé que *Vrn-D1* est un allèle commun dans les variétés locales de blé tendre Indien. Eagles *et al.* (2009) ont conclu que *Vrn-D1* est le gène le plus fréquent chez les cultivars de blé Australiens développés à partir du matériel en provenance du CIMMYT. Les mêmes constatations sont également rapportées par Zhang *et al.* (2008) en Chine.

Andeden *et al.* (2011) ont caractérisé 63 cultivars et 7 variétés locales de blé tendre en provenance de Turquie pour les gènes de vernalisation *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* et *Vrn-B3*. Ils ont trouvé que 24 cultivars et 2 variétés locales contiennent les allèles récessifs dans tous les loci *Vrn* ciblés, et 39 cultivars et 6 variétés locales portent un ou plusieurs allèles dominants. *Vrn-B1* a été le plus abondant dans ce matériel suivi par *Vrn-D1* et en fin *Vrn-A1*. En utilisant des marqueurs SSR pour cribler une population F₂ de blé tendre, van Beem *et al.* (2005) ont montré que *Vrn-D1* était présent dans 66% des cultivars, tandis que *Vrn-A1*, *Vrn-B1* et *Vrn4* ont été trouvés dans 41%, 39%, et 8% des lignées, respectivement, seul ou en combinaison avec d'autres gènes *Vrn*.

2.3. VARIATIONS DES FREQUENCES ALLELIQUES AUX LOCI PPD-B1 ET PPD-D1

Les résultats du génotypage indiquent que les parents sont monomorphes au locus *Ppd-B1* et sont tous porteurs de l'allèle récessif *Ppd-B1b* (Tableau 42). Ceci suggère que toutes les lignées F₄ appartenant aux 20 populations dérivées des croisements entre ces parents portent la même forme allélique. 71 lignées (47%), similaires au témoin de référence Pavon₇₆ et 65 lignées

(43%), similaires à Chinese Spring, portent respectivement les allèles dominant et récessif au sein des populations Acsad₉₀₁ x Mahon-Démias (10), Acsad₈₉₉ x Mahon-Démias (14), Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias (18), Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias (22) et Ain Abid x Mahon-Démias (26) concernées par le criblage au locus *Ppd-D1* (Figure 41). Vu que les géniteurs des populations 11-13, 15-17, 19-21, 23-25 et 27-29 sont monomorphes pour *Ppd-D1a*, toutes les lignées qui font parties à ces populations sont aussi monomorphes et contiennent cette forme allélique (Tableau 42).

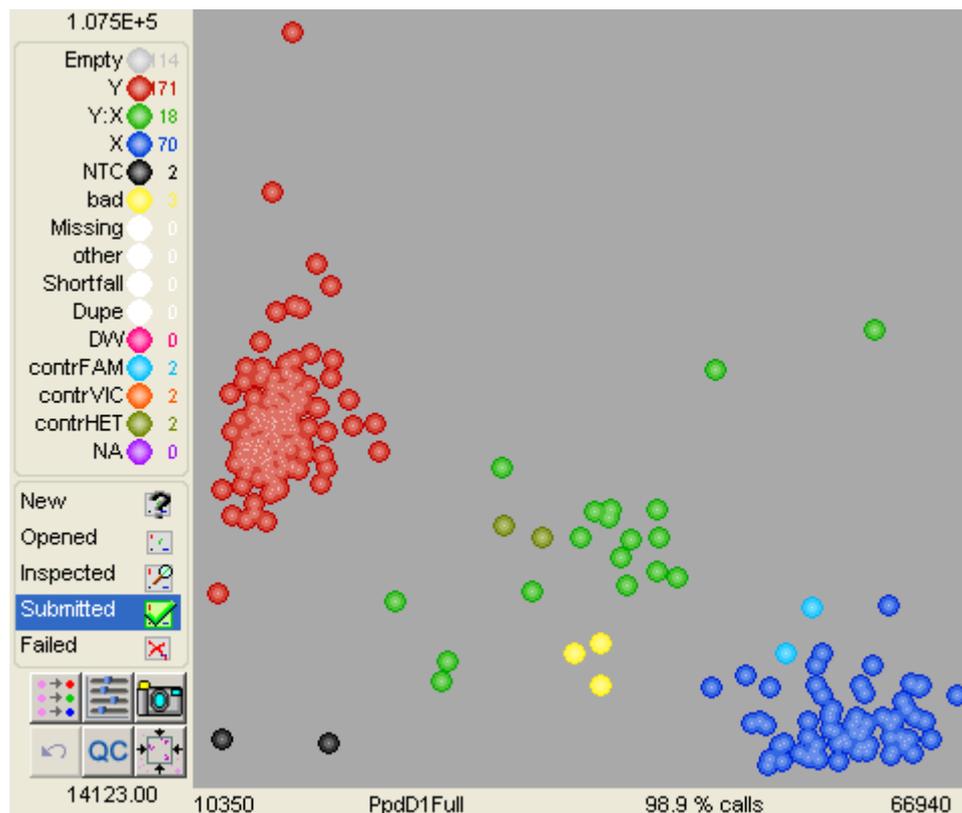


Figure 41. Polymorphisme généré par le marqueur KASP SNP, *TaPpdBJ003* de la photopériode au locus *Ppd-D1* chez les populations F₄ étudiées.

D'une manière générale, l'allèle dominant *Ppd-D1a* est présent dans 66% des lignées évaluées, alors que l'allèle récessif l'est dans 87% seulement. Les premières (521 lignées) se caractérisent par une précocité à l'épiaison de 125.8 jours (étendu de 124 jours – 131 jours), alors que les secondes (65 lignées) se distinguent par une précocité moyenne de 126.9 jours, soit une différence de 1.1 jours (Tableau 48). Cette différence est statistiquement significative ($p < 0.05$) par le test *t* de Student.

Kiss *et al.* (2014) ont étudié, avec des marqueurs moléculaires, la variation due aux loci *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* et le *Ppd-D1* dans une collection de 683 génotypes de blé à

travers le monde entier. Leurs résultats suggèrent que les allèles dominants de vernalisation sont présents à des fréquences faibles. Par contre, l'allèle d'insensibilité à la photopériode *Ppd-D1a* a été porté par 57% des cultivars et était plus fréquent chez les cultivars asiatiques et européens. L'autre allèle *Ppd-B1a* est présent dans 22% des génotypes principalement d'Asie, de l'Amérique et de l'Europe. En Turquie, Andeden *et al.* (2011) rapportent que 60% des cultivars et 42% des variétés locales portent l'allèle *Ppd-D1a*, alors que, tous les autres génotypes contiennent l'allèle récessif de sensibilité à la photopériode *Ppd-D1b*.

2.4. INTERACTION VRN X PPD ET DIVERSITE DES HAPLOTYPES

Chez le blé tendre, le phénomène d'induction florale permettant le passage de la phase végétative à la phase reproductive est contrôlé par plusieurs gènes qui interagissent ensemble pour faire le lien entre les réponses au froid et à la longueur du jour et réguler le développement des plantes (Trevaskis *et al.*, 2007). Les résultats de la présente étude suggèrent que l'effet des gènes examinés sur la précocité au stade épiaison, dans un ordre décroissant, est *Vrn-D1* > *Ppd-D1* > *Exon7_C/T_Vrn-A1* > *Vrn-B1* > *Vrn-A1* > *Ppd-B1* (Tableau 48). Par comparaison avec d'autres recherches, Kiss *et al.* (2014) ont conduit une expérience en Hongrie pour déterminer les effets des compositions alléliques des gènes *Vrn-1* et *Ppd-1* sur l'épiaison à travers deux essais de plein champ. Pour *Vrn-A1* et *Vrn-B1*, ils ont constaté que les allèles d'hiver et de printemps n'avaient pas d'effets significatifs. Cependant, les allèles de *Vrn-D1*, *Ppd-B1* et *Ppd-D1* ont influencé sur cette caractéristique de façon appréciable. La différence entre les moyennes des deux types d'allèles d'hiver et de printemps varie de 0.8 jours pour *Vrn-A1*, 0.3 jours pour *Vrn-B1* et 2.6 jours pour *Vrn-D1*. Eagles *et al.* (2010) ont souligné que la variation allélique pour les quatre gènes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* et *Ppd-D1*, représentent environ 45% de la variance génotypique de la date d'épiaison. Ils considèrent que l'inclusion d'autres gènes majeurs dans le modèle pourrait améliorer cette proportion.

Vingt-cinq haplotypes ont été identifiés sur la base des combinaisons faites entre les différents allèles dominants et récessifs de la réponse à la vernalisation et à la photopériode (Tableau 49). Sur la base de la caractérisation moléculaire de notre échantillon, il s'avère que la majorité des lignées présentent le type printemps dont au moins un allèle dominant aux différents loci examinés est présent. Par contre, un nombre limité de trois lignées (0.5%), qui appartiennent à la même population Ain Abid x Mahon-Démias (26), semble être de type hiver (Tableau 49).

Le nombre d'allèles dominants est variable d'un haplotype à un autre, et il est de deux à quatre allèles. Parmi ces combinaisons, [*vrn-A1*, *Claire*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1a*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*] est répandu chez 129 lignées (21.5%). Il est suivi de [*Vrn-A1a*, *Hereward*, *Vrn-B1a*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*], [*vrn-A1*, *Claire*, *vrn-B1*, *Vrn-D1a*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*], [*vrn-A1*, *Claire*, *vrn-B1*, *Vrn-D1a*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*] et [*vrn-A1*, *Hereward*, *Vrn-B1a*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*] avec 48 lignées (8.0%), 41 lignées (6.8%), 31 lignées (5.2%) et 30 lignées (5.0%), respectivement. Les autres lignées se répartissent sur les haplotypes restants dont les fréquences sont inférieures à 5% dans le matériel testé (Tableau 49).

La différence entre les valeurs moyennes de la précocité au stade épiaison est minime. Ceci est dû à la grande variation (étendu) intra-haplotype qui a rendu les moyennes d'épiaison trop étroites (Tableau 49). Les valeurs moyennes prises par le rendement en grains sont aussi variables selon l'haplotype. Santra *et al.* (2009) ont conclu que le meilleur rendement en grains, sous stress hydrique et thermique, est noté chez les génotypes de blé porteurs d'allèle d'insensibilité à la photopériode en combinaison avec l'allèle dominant du gène *Vrn-D1*, et en combinaison avec soit *Vrn-A1* ou *Vrn-B1*.

Le groupage des haplotypes, sur la base des valeurs prises par la durée de la phase végétative (Tableau 49), permet de distinguer quatre groupes A, B, C et D dont les moyennes sont 125, 126, 127 et 133 jours, respectivement. Le premier groupe comporte 158 lignées réparties en 7 haplotypes. [*vrn-A1*, *Claire*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1a*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*] est celui qui contribue à plus de 82% des lignées. Il comporte 4 allèles dominants aux loci examinés *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* et *Ppd-D1*. Le deuxième groupe contient 163 lignées dispersées sur 5 haplotypes et représenté par [*vrn-A1*, *Claire*, *vrn-B1*, *Vrn-D1a*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*] qui contribue à plus de 25% des lignées. Ce haplotype contient 3 allèles dominants aux loci testés *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-D1* et *Ppd-D1*. Le troisième groupe comporte 128 lignées distribuées en 7 haplotypes. [*Vrn-A1a*, *Hereward*, *Vrn-B1a*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*] est celui qui contribue à plus de 38% des lignées. Il comporte aussi 3 formes alléliques dominantes mais avec une composition allélique différent aux loci *Vrn-A1*, *Vrn-B1* et *Ppd-D1*. Le dernier groupe contient un seul haplotype [*vrn-A1*, *Hereward*, *vrn-B1*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1b*] et contribue avec seulement trois lignées d'une habitude de croissance d'hivers en l'absence de toutes les formes alléliques dominantes aux différent loci examinés (Tableau 49).

Tableau 49. Diversité des haplotypes aux loci *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* et *Ppd-D1* et valeurs moyennes des variables mesurées chez les lignées F₄ porteuses d'allèles dominants et récessifs.

Haplotype	No lignées	Fréq (%)	DPV	HT	RDT
<i>Vrn-A1a, Hereward, Vrn-B1a, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	16	2.7	126	58	381
<i>Vrn-A1a, Hereward, Vrn-B1a, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	48	8.0	125	48	272
<i>Vrn-A1a, Hereward, Vrn-B1b, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	1	0.2	126	59	463
<i>Vrn-A1a, Hereward, Vrn-B1b, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	16	2.7	127	64	383
<i>Vrn-A1a, Hereward, Vrn-B1b, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1b</i>	5	0.8	126	67	436
<i>Vrn-A1a, Hereward, vrn-B1, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	6	1.0	125	62	429
<i>Vrn-A1a, Hereward, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	8	1.3	126	65	332
<i>vrn-A1, Claire, Vrn-B1a, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	129	21.5	125	65	402
<i>vrn-A1, Claire, Vrn-B1a, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1b</i>	1	0.2	125	64	355
<i>vrn-A1, Claire, Vrn-B1a, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	12	2.0	126	64	432
<i>vrn-A1, Claire, Vrn-B1b, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	14	2.3	126	80	415
<i>vrn-A1, Claire, Vrn-B1b, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	2	0.3	126	65	393
<i>vrn-A1, Claire, vrn-B1, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	41	6.8	125	68	383
<i>vrn-A1, Claire, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	31	5.2	127	66	509
<i>vrn-A1, Hereward, Vrn-B1a, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	7	1.2	126	71	339
<i>vrn-A1, Hereward, Vrn-B1a, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1b</i>	1	0.2	126	69	367
<i>vrn-A1, Hereward, Vrn-B1a, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	30	5.0	125	63	411
<i>vrn-A1, Hereward, Vrn-B1a, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1b</i>	5	0.8	125	70	342
<i>vrn-A1, Hereward, Vrn-B1b, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	7	1.2	126	71	428
<i>vrn-A1, Hereward, Vrn-B1b, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1b</i>	4	0.7	126	64	433
<i>vrn-A1, Hereward, Vrn-B1b, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	18	3.0	126	67	354
<i>vrn-A1, Hereward, Vrn-B1b, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1b</i>	18	3.0	127	65	477
<i>vrn-A1, Hereward, vrn-B1, Vrn-D1a, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	3	0.5	127	78	425
<i>vrn-A1, Hereward, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a</i>	26	4.3	127	70	431
<i>vrn-A1, Hereward, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1b</i>	3	0.5	131	77	521
<i>Moyenne F₄</i>	600	100	126	68	394

DPV: Durée de la phase végétative (Jours après le 1^{er} janvier), HT: Hauteur des plantes (cm), RDT: Rendement en grains (g/m²).

Les valeurs moyennes prises par le rendement en grains des quatre groupes d'haplotypes sont 371, 398, 445 et 521 g/m², respectivement (Figure 42). D'une manière générale, le rendement en grains augmente en allant vers la tardivité. Plusieurs explications peuvent être attribuées à ce comportement des haplotypes. La faible corrélation entre la précocité à l'épiaison et le rendement en grains ($r = 0.071^{ns}$) aboutit souvent à ce type de résultats, qui répondent fréquemment à la variation environnementale. Le peu de variation pour la durée de la phase végétative observée chez les populations F₄ générées peut s'expliquer par le fait que les parents croisés (hormis Mahon-Démias) ne divergent pas d'une façon très appréciable. Les lignées F₄ ont été évaluées dans un environnement pluvial.

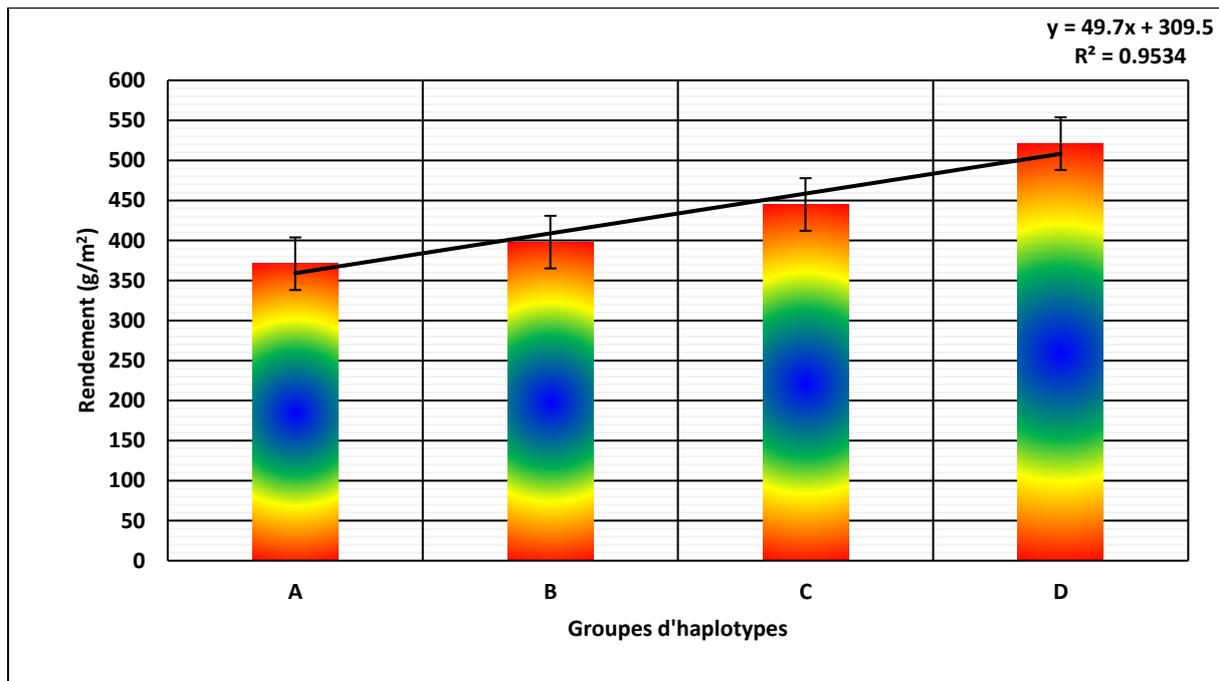


Figure 42. Variation du rendement en grains des quatre groupes d'haplotypes identifiés chez les lignées F₄ évaluées.

L'objectif principal en amélioration du blé tendre est l'augmentation du rendement en grains. Cet objectif peut être atteint de plusieurs manières, soit directement en sélectionnant pour le rendement en grains sur la base du rendement lui-même ou bien sur la base de ses composantes ; soit indirectement en sélection pour la tolérance voire la résistance aux stress biotiques et abiotiques (Fellahi, 2013). Comme la sélection est pratiquée en milieu naturel, le degré d'expression des stress n'est pas toujours maîtrisé, de ce fait la sélection est surtout pratiquée sur la base des caractères agronomiques, notamment sur la base du rendement, des composantes du rendement, de la hauteur de la végétation et de la durée du cycle, ciblée par la précocité au stade épiaison, et sur la base des caractères liés au rendement en grains (Abbassenne *et al.*, 1997 ; Bouzerzour *et al.*, 1998 ; Bensemane *et al.*, 2006 ; Mekhlouf *et al.*, 2006b ; Benmahammed *et al.*, 2010). L'amélioration de l'adaptation à la variation des milieux est timidement approchée mais les progrès en la matière sont plus difficiles à réaliser (Bahlouli *et al.*, 2005 ; Annichiarico *et al.*, 2006 ; Adjabi *et al.*, 2007 ; Benmahammed *et al.*, 2010 ; Kadi *et al.*, 2010 ; Meziani *et al.*, 2011) notamment avec l'existence d'interactions génotype x environnement qui compliquent les efforts de la sélection (Bouzerzour *et al.*, 1998 ; Nouar *et al.*, 2012 ; Adjabi *et al.*, 2014 ; Haddad *et al.*, 2016). Ceci fait que le processus de sélection doit être différent, selon que l'on cherche l'adaptation spécifique ou l'adaptation générale (Annichiarico *et al.*, 2006).

La durée semis-épiaison qui découpe le cycle de la plante dépend presque exclusivement de la température et de la luminosité (Fischer, 1985). Les différences d'épiaison relative, d'année en année, sont plus courtes lorsque hiver est rigoureux et deviennent plus importantes lorsque hiver est doux (Bouzerzour *et al.*, 1998). Elles sont plus grandes chez les variétés insensibles à la photopériode et à la vernalisation et plus faibles pour les variétés sensibles à la photopériode qui tendent à épier à plus ou moins une date fixe (Worland *et al.*, 1994). En conditions méditerranéennes, la sélection vers une plus grande précocité aux stades épiaison et à maturité, a été la stratégie la plus utilisée pour minimiser les effets du stress sur le déroulement de la phase de remplissage du grain. Cette stratégie s'est révélée peu payante dans les zones où le gel tardif limite l'utilisation de génotypes précoces (Mekhlouf *et al.*, 2006b).

Par comparaison avec d'autres travaux (Li *et al.*, 2012 ; Wu *et al.*, 2012 ; Zhang *et al.*, 2013 ; Li *et al.*, 2015 ; Mondal *et al.*, 2015 ; Ramya *et al.*, 2016) en milieux de stress hydrique plus sévère (cumul pluviométrique du semis à la récolte < 200 mm), l'environnement / campagne dans lequel a été évalué le matériel végétal de la présente recherche s'est avéré comme étant peu stressant (343.6 mm). Dans ce contexte, Mondal *et al.* (2015) ont constaté que les entrées qui ont eu les meilleurs rendements dans des environnements à stress hydrique et thermique ont été les plus précoces en moyenne, ce qui suggère qu'il y a un avantage de l'épiaison précoce dans ces environnements contraignants. Nos résultats suggèrent que les lignées testées se comportent comme si elles sont évaluées dans un environnement non stressant qui favorise les génotypes tardifs en leur conférant un plus de temps pour assurer un meilleur remplissage de grain à travers une translocation intense des assimilats stockées dans la tige (Abbassenne *et al.*, 1997). Sofield *et al.* (1977) affirment qu'une longue durée de remplissage est souvent indicatrice d'une activité photosynthétique optimale, par contre une vitesse de remplissage élevée est indicatrice des effets des stress hydriques et thermiques. Dans ce contexte, Bahlouli *et al.* (2008) rapportent que la participation des assimilats venant de la tige diminue lorsque le milieu permet l'expression d'un meilleur rendement en grains. L'essentiel du rendement vient surtout de l'activité photosynthétique qui a eu lieu au cours de la pré-anthèse (Belkharouché *et al.*, 2009). Selon Bensemmane *et al.* (2006), sous les conditions des hauts plateaux, la croissance du grain débute 4 à 5 jours après l'épiaison. Cette croissance est concomitante à la partie de la paille représentée par l'extrusion. Plus l'extrusion est importante, plus elle entre en compétition, avec le grain dont le développement débute, pour les assimilats produits.

L'hypothèse de la présence de variations dues à d'autres allèles non testés dans la présente étude, soit déjà identifiés comme *Vrn-A1c*, *Vrn-A1d*, *Vrn-A1h*, *Vrn-A1f*, *Vrn-B2b*, *Vrn-B3a*, *Vrn-B3b*, *Vrn-B3c*, *Vrn-D1s*, *Ppd-A1a*, *Ppd-A1b*, *Ppd-B1c*, *Ppd-B1d*, *Ppd-B1e* (Yan *et al.*, 2004a ; Yan *et al.*, 2006 ; Yoshida *et al.*, 2010 ; Díaz *et al.*, 2012 ; Trevaskis *et al.*, 2007 ; Milec *et al.*, 2012 ; Kamran *et al.*, 2014 ; McIntosh *et al.*, 2014 ; Chen *et al.*, 2013 ; Zhang *et al.*, 2015 ; Kippes *et al.*, 2016 ; Rasheed *et al.*, 2016 ; Royo *et al.*, 2016 ; Tan et Yan, 2016) ou inconnues à l'heure actuelle, s'impose.

CONCLUSION

Les résultats de la caractérisation moléculaire du matériel génétique évalué aux loci *Rht-1*, *Rht-2*, *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* et *Ppd-D1* indiquent que la répartition des allèles dominants ciblés est fonction du locus et de la lignée/population. Chez les géniteurs, hormis le testeur Mahon-Démias qui est de type haut, les autres géniteurs sont demi-nains et portent en moins un allèle dominant au loci *Rht-1* ou *Rht-2*. Aucun parent ne porte les deux formes alléliques à la fois. Tous les parents possèdent une croissance de type printemps. Chez les lignées F₄, les gènes de nanisme liés à l'insensibilité à la gibbérelline *Rht-B1b* et *Rht-D1b* sont contenu, respectivement, dans 66% et 8% des lignées évaluées. Pour les allèles de réponse à la vernalisation, 19% des lignées contiennent la forme allélique *Vrn-A1a*, 46% sont de type *Claire*, 45% portent l'allèle *Vrn-B1b* et 49% possèdent *Vrn-D1a*. 87% des lignées testées contiennent la forme allélique *Ppd-D1a*, alors qu'aucune ne porte l'allèle dominant de la réponse à la photopériode *Ppd-B1a* au locus *Ppd-D1*. Les gènes *Ppd-B1* et *Vrn-D1* ont les effets les plus prononcés sur l'induction de la floraison relativement aux autres examinés. *Vrn-D1a* ne semble pas avoir un effet notable sur cette caractéristique chez le fond génétique étudié.

L'étude des combinaisons alléliques aux loci *Rht* indique la présence de 4 haplotypes distincts. Un haplotype est caractéristique des cultivars hauts, deux autres décrivent ceux demi-nains et un dernier qui représente ceux qui sont nains. Pour les gènes *Vrn* et *Ppd*, les résultats indiquent une grande diversité des haplotypes répartis selon la durée de la phase végétative en 4 groupes dont le nombre d'allèles insensibles à la vernalisation et à la photopériode varie de nul à quatre sur six testés.

Les résultats indiquent aussi que les génotypes évalués semblent suivre approximativement le même rythme de développement des génotypes tardifs en milieux favorables. Les lignées de hauteur moyenne ont tendance à être plus tardives jusqu'à l'anthèse et peuvent profiter de cette longue période pour assurer un meilleur remplissage du grain. A priori l'idéotype imaginé (hauteur moyenne, demi-précoce et maturité précoce avec une vitesse de remplissage des grains élevée) pour les milieux semi-arides, cas des hautes plaines Sétifiennes est proche de celui souhaité pour l'haplotype [*vrn-A1*, *Claire*, *vrn-B1*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*].

Nos résultats ont mis en évidence les bases génétiques des caractères affectant la croissance, le développement et l'adaptation du matériel végétal évalué. Bien que la variation de la précocité à l'épiaison a été expliquée par des combinaisons alléliques des gènes *Vrn-1* et *Ppd-1*, l'influence pléiotropique des gènes ciblés complique davantage la meilleure compréhension de ces mécanismes. En outre, certains cultivars sont classés moléculairement comme insensibles à ces loci, ce qui suggère que d'autres gènes *Vrn-1* et *Ppd-1* supplémentaires pourraient avoir une incidence sur la réponse à la vernalisation et à la photopériode.

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Produire plus de céréales est une préoccupation majeure pour le secteur agricole Algérien qui doit nourrir une population de plus en plus croissante. Les alternatives offertes pour produire plus sur une assiette de 3 millions d'hectares sont peu nombreuses. L'extension des superficies n'étant plus possible, il reste l'introduction de l'irrigation pour minimiser les effets des stress abiotiques qui caractérisent l'environnement de production et/ou l'utilisation de cultivars plus productifs et plus résilients vis-à-vis des contraintes du milieu de production. En effet, la majeure partie des emblavures se trouve sur les hauts plateaux caractérisés par l'altitude, des hivers relativement froids, un régime pluviométrique insuffisant et irrégulier, des gelées printanières fréquentes, et l'apparition du sirocco en fin de cycle. A ces contraintes climatiques, s'ajoutent les contraintes d'ordre technique qui relèvent de l'utilisation de variétés peu productives et des conduites souvent peu ambitieuses. Une issue plus prometteuse repose sur l'amélioration génétique des plantes pour une meilleure adaptation aux contraintes environnementales.

Le travail qui vient d'être présenté, réalisé en zone semi-aride d'altitude, comporte quatre grands chapitres. Le 1^{er} chapitre concerne une revue bibliographique sur la situation actuelle de la culture de blé tendre dans le monde et en Algérie, les contraintes de la production et les possibilités d'amélioration par voie génétique. Le 2^{ème} chapitre a consisté en l'étude des effets des aptitudes à la combinaison, le mode d'action des gènes et l'héritabilité du rendement et de ses composantes sur 20 populations F₂ par le biais de deux approches d'analyses génétiques. Le 3^{ème} chapitre a traité l'analyse de la variabilité phénotypique entre et à l'intérieur des populations F₂, F₃ et F₄, le gain génétique attendu de la sélection précoce opérée en F₂ et la réponse à la sélection mono et multi-caractères, et sur la base des indices faite en F₄. Quant au 4^{ème} chapitre, mené au laboratoire de biotechnologie du CIMMYT au Mexique, il s'est attaché à la détermination des bases génétiques de l'adaptation du blé tendre à l'environnement de production en utilisant des marqueurs moléculaires SNP et STS associés aux gènes de réduction de la hauteur (*Rht*), la réponse à la vernalisation (*Vrn*) et à la photopériode (*Ppd*).

Les conclusions auxquelles débouche cette recherche concernent la présence d'une variabilité appréciable en F₂, comme indiquée par le carré moyen génotypique de l'analyse de la variance au seuil de 5%. Les valeurs prises par les coefficients de variation phénotypiques et génotypiques sont variables selon le caractère et la population. La présence de la variabilité entre les lignées parentales et les populations F₂ justifie l'analyse génétique de ces caractères.

L'analyse des aptitudes à la combinaison montre que plusieurs parents/croisements sont de bons combineurs/comбинаisons pour améliorer les caractères de la performance de rendement. Toutefois, aucun parent/croisement ne présente des effets significatifs pour améliorer plusieurs caractères à la fois. Les corrélations AGC-performance des parents et ASC-performances des hybrides indiquent que le nombre d'épis, le poids des épis et la biomasse aérienne sont de bons indicateurs d'un bon rendement en grains et que l'expression de la performance des hybrides est associée à des valeurs d'ASC significatives pour l'ensemble des caractères mesurés à l'exception de la hauteur des plantes, le nombre d'épis et le poids de 1000 grains. L'analyse graphique révèle la prépondérance de l'action génique de dominance impliquée dans l'expression de la majorité des caractères mesurés et soumis à l'analyse avec une distribution asymétrique des gènes dominants et récessifs chez les parents, à l'exception pour le nombre d'épis par plante chez les deux groupes de parents, la durée de la phase végétative et la surface de la feuille étendard chez les testeurs ; et le nombre de grains par épis chez les lignées pour lesquels la distribution est symétrique. Ainsi, les gènes de dominance, hormis pour la teneur en chlorophylle, la surface de la feuille étendard et le nombre de grains par épi pour lesquels la dominance est bidirectionnelle, semblent avoir plus de circonstances sur l'amélioration des autres caractères analysés.

L'étude des corrélations indique beaucoup de ressemblances génotypiques, dues aux effets des gènes majeurs, entre les caractères mesurés en F₂, F₃ et F₄ suite aux valeurs positives et significatives estimées pour la majorité des caractères mesurés, à l'exception du poids des épis entre F₂ et F₄ et le nombre d'épis et l'indice de récolte entre F₃ et F₄ dont les liaisons sont négatives et/ou non significatives. Les meilleures valeurs du gain génétique attendu de la sélection en F₂ sont notées, par ordre d'importance, par la sélection sur indice suivie de la sélection indirecte sur la base de la biomasse et sur la sélection directe sur le rendement en grains. Les réponses à la sélection déterminées en F₄ indiquent la sélection sur indice est plus efficiente relativement aux autres méthodes de sélection. L'indice de Williams (1962) semble être un bon indicateur de rendement en grains. Il apporte les meilleures gains, attendu et réalisé, avec un écart [$GS_{\text{Réalisé}} - GS_{\text{Attendu}}$] réduit relativement aux autres critères/indices de sélection. Plusieurs populations dont Ain Abid x Mahon-Démias, Ain Abid x Hidhab, Acsad₁₁₃₅ x Mahon-Démias, Acsad₁₀₆₉ x Mahon-Démias, et Acsad₁₁₃₅ x Rmada ont été identifiées en F₂ comme prometteuses. En F₄, Ain Abid x Mahon-Démias est pratiquement la seule population qui a gardé sa supériorité par rapport aux autres populations émergées en F₂. Cette population porte des gènes favorables à l'expression des variables qui déterminent le rendement en grains dont

le nombre d'épis/m², le poids de 1000 grains et de la hauteur de la végétation. Elle est résiliente et apte à éviter les stress abiotiques de fin de cycle suite aux valeurs faibles de la température du couvert végétal. Les meilleures 30 lignées sélectionnées en F₄, sous une pression de sélection de 5%, se caractérisent, relativement au témoin Hidhab, par des réductions significatives de la température du couvert végétal de 2.81°C et de la durée de la phase végétative de 3.10 jours ; et par des améliorations appréciables du rendement en grains (316.80 g/m²) et de ses composantes dont le nombre d'épis (152.33 épis/m²), le poids des épis (324.33 g/m²), le nombre de grain/épi (6.75 grains/épi) et la biomasse aérienne (457.00 g/m²).

Le criblage des 9 parent et des 600 lignées F₄ évaluées par les marqueurs moléculaires associés aux caractères de l'adaptation *Rht*, *Vrn*, et *Ppd* indique que la répartition des allèles ciblés est fonction du locus, de la lignée et de la population testée. Mahon-Démias est le seul parent qui ne porte pas d'allèle de nanisme. Les autres géniteurs sont, par contre, de type semi-nains et portent une seule forme dominante *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* aux loci *Rht-1* et *Rht-2*, respectivement. Du point de vue habitude de croissance, tous les géniteurs sont de printemps. Ils contiennent en moins un allèle dominant aux loci *Vrn-A1*, *Exon7_C/T_Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* et *Ppd-D1*. Chez les lignées F₄, les résultats indiquent une grande diversité des haplotypes. Pour la hauteur des plantes, quatre haplotypes ont été identifiés. Les haplotypes demi-nains [*Rht-B1b*, *Rht-D1a*] et [*Rht-B1a*, *Rht-D1b*] sont ont réduit la hauteur de la végétation d'environ 10 cm et ont augmenté le rendement en grains de 15.6 g/m² et 38.2 g/m² relativement à l'haplotype haut [*Rht-B1a*, *Rht-D1a*]. Pour le type de croissance, 99.5% des lignées ont une habitude saisonnière de printemps. Vingt-cinq haplotypes appartenant à quatre groupes ont été distingués. Ces quatre groupes sont représentés par les haplotypes [*vrn-A1*, *Claire*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1a*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*], [*vrn-A1*, *Claire*, *vrn-B1*, *Vrn-D1a*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*], [*Vrn-A1a*, *Hereward*, *Vrn-B1a*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1a*] et [*vrn-A1*, *Hereward*, *vrn-B1*, *vrn-D1*, *Ppd-B1b*, *Ppd-D1b*]. Le premier haplotype est le plus répandu (21%), alors que le dernier ne s'est exprimé que chez trois lignées (0.5%), appartiennent à la même population Ain Abid x Mahon-Démias et semblent avoir une habitude de croissance d'hivers. Les quatre groupes d'haplotypes ont des moyennes de la durée de la phase végétative de 125, 126, 127 et 133 jours, respectivement. Ils se caractérisent aussi par des moyennes de rendement de 371, 398, 445 et 521 g/m², respectivement. Ces résultats suggèrent que les haplotypes tardifs ont tendance à avoir un rendement meilleur par rapport à ceux précoces ou demi-précoces.

Des études plus approfondies sont nécessaires pour étudier le rôle des autres systèmes génétiques comme les *Eps* dans le contrôle du temps de l'induction florale et l'adaptation de blé à l'environnement semi-aride caractérisé par l'occurrence des stress hydrique et thermique de fin de cycle. La sélection assistée par marqueurs moléculaire permet de trier précocement les individus porteurs des gènes d'intérêt et donc d'augmenter l'efficacité de la sélection. Elle est désormais utilisée pour améliorer les caractères à hérédité simple qui impliquent un faible nombre de gènes. Toutefois, son application reste limitée pour des caractères polygéniques comme le rendement et la tolérance à la sécheresse. Il est alors plus difficile de trouver l'association « marqueur-caractère ». Dans ce contexte, de nouvelles méthodes de génotypage à haute densité comme la sélection génomique (*Genomic Selection*) et l'association pangénomique (*Genome-Wide Association Study*) permettent d'établir une formule de prédiction pour faire un pronostic sur la performance d'individus candidats à la sélection sur la seule base de leur génotype aux marqueurs, sans avoir besoin de les évaluer. L'établissement donc des modèles écophysiologiques pour simuler le temps de floraison et les autres caractères adaptatifs et de production dans les différentes zones agro-climatiques peut aider à déterminer la plus appropriée pour identifier l'idéotype recherché. L'étude de l'expression des différents gènes, leurs interactions ainsi que les variations génétiques par séquençage doivent faire l'objet de futures recherches pour mieux cerner et comprendre les bases génétiques de l'adaptation de blé tendre à l'environnement de production et faciliter aux sélectionneurs de développer des cultivars performants et capables d'éviter les contraintes biotiques et abiotiques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbas, K. et Abdelguerfi, A. 2005. Perspectives d'avenir de la jachère pâturée dans les zones céréalières semi-arides. *Fourrages*, 184: 533-546.
- Abbasi, S., Baghizadeh, A., Mohammadi-Nejad, G. and Nakhoda, B. 2014. Genetic Analysis of Grain Yield and Its Components in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annual Research & Review in Biology*, 4(24): 3636-3644.
- Abbassenne, F., Bouzerzour, H. et Hachemi, L. 1997. Phénologie et production du blé dur (*Triticum durum* Desf.) en zone semi-aride. *Annales Agronomiques. INA*, 18(1-2): 24-36.
- Abd El-Shafi, M. A. 2014. Estimates of Genetic Variability and Efficiency of Selection for Grain Yield and Its Components in Two Wheat Crosses (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, 7(2): 83-90.
- Abrol, Y. P., and Ingram, K. T. 1996. Effects of higher day and night temperatures on the growth and yield of some crop plants, In: Bazzaz, F. A. and Sombroek, W. (Eds.), *Global Climate Change and Agricultural Production: Direct and Indirect Effects of Changing Hydrological, Pedological, and Plant Physiological Processes*, FAO, Rome, pp: 123-140.
- Acevedo, E., Silva, P., Silva, H., and Solar, B. 1999. Wheat production in Mediterranean environments. In: Satorre, E. H. and Slafer, G. A. (Eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. Food Product Press, New York, pp: 295-331.
- Achard, P. and Genschik, P. 2009. Releasing the brakes of plant growth: how GAs shutdown DELLA proteins. *Journal of experimental botany*, 60(4): 1085-1092.
- Acquaah, G. 2009. *Principles of plant genetics and breeding*. John Wiley & Sons.
- Acuña-Galindo, M. A., Mason, R. E., Subramanian, N. K. and Hays, D. B. 2015. Meta-analysis of wheat QTL regions associated with adaptation to drought and heat stress. *Crop Science*, 55(2): 477-492.
- Adams, J., P., Rousseau, R. J. and Adams, J. C. 2007. Genetic performance and maximizing genetic gain through direct and indirect selection in cherrybark oak, *Silvae Genetica*, 56(2): 80-87.
- Adjabi, A., Bouzerzour, H., Lelarge, H. B. C., Benmahammed, A., Mekhlouf, A. and Hanachi, A. 2007. Relationships between grain yield performance, temporal stability and carbon isotope discrimination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) under Mediterranean conditions. *Journal of Agronomy*, 6(2): 294-301.
- Adjabi, A., Bouzerzour, H. and Benmahammed, A. 2014. Stability Analysis of Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Grain Yield. *Journal of Agronomy*, 13(3): 131-139.
- Afiah, S. A. N., Mohamed, N. A. and Salem, M. M. 2000. Statistical genetic parameters, heritability and graphical analysis in 8 × 8 wheat diallel crosses under saline conditions. *Annals of Agricultural Science*, 45(1): 257-280.
- Ahmad, F., Khan, S., Ahmad, S. Q., Khan, H., Khan, A. and Muhammad, F. 2011. Genetic analysis of some quantitative traits in bread wheat across environments. *African Journal of Agricultural Research*, 6(3): 686-692.

- Ahmadi, A. and Baker, D. A. 2001. The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth Regulation*, 35(1): 81-91.
- Ahn, S., Anderson, J. A., Sorrells, M. E. and Tanksley, S. D. 1993. Homoeologous relationships of rice, wheat and maize chromosomes. *Molecular and General Genetics MGG*, 241(5-6): 483-490.
- Akkaya, M. S., Bhagwat, A. A. and Cregan, P. B. 1992. Length polymorphisms of simple sequence repeat DNA in soybean. *Genetics*, 132(4): 1131-1139.
- Akram, Z., Ajmal, S. U., Munir, M. and Shabir, G. 2008. Genetic determination of yield related attributes in bread wheat. *Sarhad Journal of Agriculture*, 24(3): 431-438.
- Aksel, R. and Johnson, L. P. V. 1963. Analysis of a diallel cross: A worked example. *Advancing Frontiers in Plant Sciences*, 2: 37-53.
- Alghabari, F., Lukac, M., Jones, H. E. and Gooding, M. J. 2014. Effect of *Rht* alleles on the tolerance of wheat grain set to high temperature and drought stress during booting and anthesis. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200(1): 36-45.
- Ali, M. A., Khan, I. A., Awan, S. I., Ali, S. and Niaz, S. 2008. Genetics of fibre quality traits in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Australian Journal of Crop Science*, 2(1): 10-17.
- Ali, M. A. and Awan, S. I. 2009. Inheritance pattern of seed and lint traits in cotton (*Gossypium hirsutum*). *International Journal of Agriculture and Biology*, 11(1): 44-48.
- Al-Issawi, M., Rihan, H., El-Sarkassy, N. and Fuller, M., 2012. Frost hardiness expression and characterisation in wheat at ear emergence. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 199(1): 66-74.
- Al-Khatib, K. and Paulsen, G. M. 1984. Mode of high temperature injury to wheat during grain development. *Physiologia Plantarum*, 61(3): 363-368.
- Allard, R. W. 1960. *Principles of Plant Breeding*. 2nd ed., John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Allard, V., Veisz, O., Kőszegi, B., Rousset, M., Le Gouis, J. and Martre, P. 2012. The quantitative response of wheat vernalization to environmental variables indicates that vernalization is not a response to cold temperature. *Journal of Experimental Botany*, 63(2): 847-857.
- Al-Naggar, A. M. M., Shabana, R., El-Aleem, M. A. and El-Rashidy, Z. A. 2015. Genetics of grain yield and quality characteristics of wheat parents and their F₂ progenies as affected by low level of N fertilization. *Scientia*, 12(2): 109-121.
- Amokrane, A. 2001. Evaluation et utilisation de trois sources de germoplasme de blé dur (*Triticum durum* Desf.). *Thèse de Magister*, Institut d'Agronomie, Université El Hadj Lakhdar, Batna, 80 p.
- Andeden, E., Yediay, F., Baloch, F., Shaaf, S., Kilian, B., Nachit, M. and Özkan, H. 2011. Distribution of vernalization and photoperiod genes (*Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3*, *Ppd-D1*) in Turkish bread wheat cultivars and landraces. *Cereal Research Communications*, 39(3): 352-364.
- Angaji, S. 2009. Review: Single nucleotide polymorphism genotyping and its application on mapping and marker-assisted plant breeding. *African Journal of Biotechnology*, 8(6): 908-914.
- Angus, J. F. and Moncur, M. W. 1977. Water stress and phenology in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 28(2): 177-181.

- Annicchiarico, P., Bellah, F. and Chiari, T. 2005. Defining subregions and estimating benefits for a specific-adaptation strategy by breeding programs. *Crop Science*, 45(5): 1741-1749.
- Annicchiarico, P., Bellah, F. and Chiari, T. 2006. Repeatable genotype x location interaction and its exploitation by conventional and GIS-based cultivar recommendation for durum wheat in Algeria. *European Journal of Agronomy*, 24(1): 70-81.
- Appendino, M. L., Bartoloni, N. and Slafer, G. A. 2003. Vernalization response and earliness per se in cultivars representing different eras of wheat breeding in Argentina. *Euphytica*, 130(1): 61-69.
- Araus, J. L., Villegas, D., Aparicio, N., Garcia del Moral, L. F., El Hani, S., Rharrabti, Y., Ferrio, J. P. and Royo, C. 2003. Environmental factors determining carbon isotope discrimination and yield in durum wheat under Mediterranean conditions, *Crop Science*, 43(1): 170-180.
- Asada, K. 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology*, 141(2): 391-396.
- Asif, M., Khaliq, I. and Chowdhry, M. A. 2000. Genetic analysis for some metric traits in hexaploid wheat. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 3(3): 525-527.
- Asif, M., Mujahid, M. Y., Ahmad, I., Kisana, N. S., Asim, M. and Mustafa, S. Z. 2003. Determining the direct selection criteria for identification of high yielding lines in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Pakistan Journal of Biological Science*, 6(1): 48-50.
- Babar, M. A., van Ginkel, M., Reynolds, M. P., Prasad, B. and Klatt, A. R. 2007. Heritability, correlated response, and indirect selection involving spectral reflectance indices and grain yield in wheat. *Crop and Pasture Science*, 58(5): 432-442.
- Bahlouli F., Bouzerzour, H. Benmahammed, A. and Hassous, K. L. 2005. Selection of high yielding and risk efficient Durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars under semi-arid conditions. *Journal of Agronomy*, 4(4): 360-365.
- Bahlouli, F., Bouzerzour, H. et Benmahammed, A. 2008. Effets de la vitesse et de la durée du remplissage du grain ainsi que de l'accumulation des assimilats de la tige dans l'élaboration du rendement du blé dur (*Triticum durum* Desf.) dans les conditions de culture des hautes plaines orientales d'Algérie. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 12(1): 31-39.
- Bajji, M., Lutts, S., and Kinet, J. M. 2001. Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Science*, 160(4): 669-681.
- Barlow, K. 2015. Modelling the impact of frost on wheat production in Australia. *Proceedings of the 17th ASA Conference*, 20-24 September 2015, Hobart, Australia.
- Barnabás, B., Jäger, K. and Fehér, A. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment*, 31(1): 11-38.
- Barrett, B., Bayram, M. and Kidwell, K. 2002. Identifying AFLP and microsatellite markers for vernalization response gene *Vrn-B1* in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) using reciprocal mapping populations. *Plant Breeding*, 121(5): 400-406.
- Barrs, H. D. and Weatherley, P. E. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences*, 15(3): 413-428.

- Bartels, D. and Sunkar, R. 2005. Drought and salt tolerance in plants, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 24(1): 23-58.
- Beales, J., Turner, A., Griffiths, S., Snape, J. W. and Laurie, D. A. 2007. A pseudo-response regulator is mis-expressed in photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum*). *Theoretical and Applied Genetics*, 115(5): 721-733.
- Bedrani, S. 2004. L'alimentation de rue en Algérie : quelques réflexions sur la base d'une enquête visuelle rapide. Alger. *Options Méditerranéennes*, 36: 25-46.
- Bejiga, G., Van Rheenen, H. A., Jagadish, C. A. and Singh, O. 1991. Relationships among the F2 to F6 generations in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *The Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 51(2), 240-245.
- Bekele, A. and Bekele, E. 2014. Overview: Morphological and Molecular Markers role in Crop Improvement Programs. *International Journal of Current Research in Life Sciences*, 3(3): 35-42.
- Belhassen, É., This, D. et Monneveux, P. 1995. L'adaptation génétique face aux contraintes de sécheresse. *Cahiers Agricultures*, 4(4): 251-261.
- Belkharouch, H., Fellah, S., Bouzerzour, H., Benmahammed, A. et Chellal, N. 2009. Vigueur de croissance, translocation et rendement en grains du blé dur (*Triticum durum* Desf) sous conditions semi arides. *Courrier du savoir*, 9: 17-24.
- Beltrano, J. and Ronco, M. G. 2008. Improved tolerance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to drought stress and rewatering by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus claroideum*: effect on growth and cell membrane stability. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(1): 29-37.
- Benbelkacem, A. 1996. Adaptation of cereal cultivars to extreme agroecologic environments of North Africa. *Field Crops Research*, 45(1): 49-55.
- Benbelkacem, A. 1997. Etude de l'adaptation variétale des céréales cultivées sous différentes condition agro-écologique. *Céréaliculture. ITGC/MADR*, 31: 17-22.
- Benbelkacem, A. 2013. Rapport national des activités du projet Inraa-Icarda 2012-2013, 45 p.
- Benderradji, L. 2013. Sélection *in vitro* pour la tolérance aux stress salin et thermique chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.). *Thèse de Doctorat en Sciences*, Université Constantine 1, 143 p.
- Bendjama, A., Bouzerzour, H. and Benbelkacem, A. 2014. Adaptability of Durum Wheat Genotypes (*Triticum turgidum* L. Var *durum*) to Contrasted Locations. *Australian Journal of Basic and Applied Science*, 8(6): 390-396.
- Benmahammed, A., Bouzerzour, H., Djekou, A. et Hassous, K. 2004. Efficacité de la sélection précoce de la biomasse chez l'orge (*Hordeum vulgare* L.) en zone semi-aride. *Sciences & Technologie C*, (22): 80-85.
- Benmahammed, A. 2005. Heterosis, transgressions et efficacité de la Sélection précoce et retardée de la biomasse, du nombre d'épis et utilisation des indices chez l'orge (*Hordeum vulgare* L.). *Thèse de Doctorat*, ISN, Université de Constantine.
- Benmahammed, A., Djekoune, A., Bouzerzour, H. and Hassous, K. 2008a. Genotype x Year Interaction of Barley (*Hordeum spp.*) Grain Yield and Its Relationship with Plant Height, Earliness and Climatic Factors under Semi-arid Growth Conditions. *Dirasat, Agricultural Sciences*, 32(2): 239-247.

- Benmahammed, A., Kribaa, M., Bouzerzour, H. and Djekoune, A. 2008b. Relationships between F2, F3 and F4 derived lines for biomass and harvest index in three barley crosses in a Mediterranean type environment, *Agricultural Journal*, 3(4): 313-318.
- Benmahammed, A., Nouar, H., Haddad, L., Laala, Z., Abdelmalek, O. et Bouzerzour, H. 2010. Analyse de la stabilité des performances de rendement du blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous conditions semi-arides. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 14(1): 177-186.
- Bensemmane, L. et Bouzerzour, H. 2006. Rythme de développement des variétés contrastées de blé dur (*Triticum durum* Desf). I - Analyse de la croissance-développement. *Recherche agronomique*, 18: 30-52.
- Bensemmane, L., Bouzerzour, H., Benmahammed, A. and Mimouni, H. 2011. Assessment of the phenotypic variation within two-and six-rowed barley (*Hordeum vulgare* L.) breeding lines grown under semi-arid conditions. *Advances in Environmental Biology*, 5(7): 1454-1461.
- Bhatt, G. M. 1980. Early generation selection criteria for yield in wheat. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, 46: 14-22.
- Bitá, C. E. and Gerats, T. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in Plant Science*, 4: 273.
- Blake, N. K., Lanning, S.P., Martin, J. M., Doyle, M., Sherman, J. D., Naruoka, Y. and Talbert, L. E. 2009. Effect of variation for major growth habit genes on maturity and yield in five spring wheat populations. *Crop Science*, 49(4): 1211-1220.
- Blouet, A., Gaillard, B. et Masse, J. 1984. Le gel et les céréales. Exemple d'étude des risques du gel hivernal en Lorraine. *Perspectives Agricoles*, 85 : 20-25.
- Blum, A., Sinmena, B. and Ziv, O. 1980. An evaluation of seed and seedling drought tolerance screening tests in wheat. *Euphytica*, 29(3): 727-736.
- Blum, A. 1986. The effect of heat stress on wheat leaf and ear photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 37(1): 111-118.
- Blum, A. 1988. *Plant breeding for stress environments*. CRC Press, Boca Raton., (Eds.), 223 p.
- Blum, A., Golan, G., Mayer, J., Sinmena, B. and Obilana, T. 1992. Comparative productivity and drought response of semi-tropical hybrids and open-pollinated varieties of sorghum. *The Journal of Agricultural Science*, 118(1): 29-36.
- Blum, A. 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation*, 20(2): 135-148.
- Blum, A. 2005. Mitigation of drought stress by crop management. <http://www.plantstress.com>
- Blum, A. 2016. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell & Environment*, in press.
- Boer, R., Campbell, L. C. and Fletcher, D. J. 1993. Characteristics of frost in a major wheat-growing region of Australia. *Australian Journal of Agricultural Research*, 44(8): 1731-1743.

- Bonnin, I., Rousset, M., Madur, D., Sourdille, P., Dupuits, C., Brunel, D. and Goldringer, I. 2008. FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 116(3): 383-394.
- Borghini, B., Accerbi, M. and Corbellini, M. 1998. Response to early generation selection for grain yield and harvest index in bread wheat (*T. aestivum* L.). *Plant breeding*, 117(1): 13-18.
- Borlaug, N. E. 1995. Wheat breeding at CIMMYT. Commemorating 50 years of research in Mexico for global wheat improvement. *Wheat Special Report*, No 29. CIMMYT, Mexico D.F.
- Börner, A., Worland, A. J., Plaschke, J., Schumann, E. and Law, C. N. 1993. Pleiotropic effects of genes for reduced height (*Rht*) and day-length insensitivity (*Ppd*) on yield and its components for wheat grown in middle Europe. *Plant Breeding*, 111(3): 204-216.
- Börner, A., Röder, M. and Korzun, V. 1997. Comparative molecular mapping of GA insensitive *Rht* loci on chromosomes 4B and 4D of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 95(7): 1133-1137.
- Botstein, D., White, R.L., Skolnick, M. and Davis, R.W. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American Journal of Human Genetics*, 32(3): 314-331.
- Botwright, T. L., Rebetzke, G. J., Condon, A. G. and Richards, R. A. 2005. Influence of the gibberellin-sensitive *Rht8* dwarfing gene on leaf epidermal cell dimensions and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany*, 95 (4): 631-639.
- Boufenar-Zaghouane, F. et Zaghouane, O. 2006. *Guide des principales variétés de céréales à paille en Algérie (blé dur, blé tendre, orge et avoine)*. ITGC, 154 p.
- Bouzerzour, H. and Benmahammed, A. 1994. Environmental factors limiting barley grain yield in the high plateau of eastern Algeria. *Rachis*, 12: 11-14.
- Bouzerzour, H. and Dekhili, M. 1995. Heritabilities, gains from selection and genetic correlations for grain yield of barley grown in two contrasting environments. *Field Crops Research*, 41(3): 173-178.
- Bouzerzour, H. et Djekoun, A. 1996. Etude de l'interaction génotype x lieu de rendement de l'orge en zone semi aride. *Science & technologie*, 7: 16-28.
- Bouzerzour, H. 1998. Sélection pour le rendement, la précocité, la biomasse et l'indice de récolte chez l'orge en zones semi-aride. *Thèse de Doctorat*, ISN, Université de Constantine.
- Bouzerzour, H. and Djekoun, A. 1998. Inheritance of grain yield components in barley. *Rachis*, 16: 9-16.
- Boyer, S. J. 1996. Advances in drought tolerance in plants. *Advances in Agronomy*, 56: 187-218.
- Braun, H. J., Rajaram, S. and van Ginkel, M. 1996. CIMMYT's approach to breeding for wide adaptation. *Euphytica*, 92(1-2): 175-183.
- Braun, H. J., Atlin, G. and Payne, T. 2010. Multi-location testing as a tool to identify plant response to global climate change. In: Reynolds, M. P. (Eds.), *Climate change and crop production*. CABI Climate Change Series, U.K., pp: 115-138.
- Bridgwater, F. E., Talbert, J. T. and Jahromi, S. 1983. Index selection for increased dry weight in a young loblolly pine population. *Silvae Genetica*, 32(5-6): 157-161.

- Briggs, K. G. and Shebeski, L. H. 1971. Early generation selection for yield and bread making quality of hard red spring wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). *Euphytica*, 20(3): 453-463.
- Brown, J., Caligari, P. D. S. and Campos, H. A. 2014. *Plant Breeding*. 2nd ed. of Introduction to Plant Breeding – revised and updated. John Wiley & Sons.
- Bullrich, L., Appendino, M., Tranquilli, G., Lewis, S. and Dubcovsky, J. 2002. Mapping of a thermo-sensitive earliness *per se* gene on *Triticum monococcum* chromosome 1A^m. *Theoretical and Applied Genetics*, 105(4): 585-593.
- Butler, J. D., Byrne, P. F., Mohammadi, V., Chapman, P. L. and Haley, S. D. 2005. Agronomic performance of alleles in a spring wheat population across a range of moisture levels. *Crop Science*, 45(3): 939-947.
- Calderini, D. F. and Slafer, G. A. 1998. Changes in Yield and Yield Stability in Wheat During the 20th Century. *Field Crops Research*, 57(3): 335-347.
- Calderini, D. F., Reynolds, M. P. and Slafer, G. A. 1999. Genetic Gains in Wheat Yield and Main Physiological Changes Associated with Them During the 20th Century, *In*: Satorre, E. H. and Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. Food Product Press, New York, pp: 351-377.
- Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F. W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A. M., Francia, E., Marè, C., Tondelli, A. and Stanca, A. M. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*, 105(1): 1-14.
- Ceccarelli, S. 2010. Plant breeding and climate change. *In*: Ceccarelli, S. and Gando, S. (Eds), *Proceedings of the 10th International Barley Genetics Symposium*, 5-10 April 2008, Alexandria, Egypt, pp: 16-29.
- Ceccarelli, S. 2015. Efficiency of plant breeding. *Crop Science*, 55(1): 87-97.
- Chapman, S. C., Mathews, K. L., Trethowan, R. M. and Singh, R. P. 2007. Relationships between height and yield in near-isogenic spring wheats that contrast for major reduced height genes. *Euphytica*, 157(3): 391-397.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., T. Faria, T. and Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of botany*, 89(7): 907-916.
- Chen, L., Phillips, A. L., Condon, A. G., Parry, M. A. and Hu, Y. G. 2013. GA-responsive dwarfing gene *Rht12* affects the developmental and agronomic traits in common bread wheat. *PloS One*, 8(4): e62285.
- Chen, S., Gao, R., Wang, H., Wen, M., Xiao, J., Bian, N., Zhang, R., Hu, W. Cheng, S., Bie, T. and Wang, X. 2014. Characterization of a novel reduced height gene (*Rht23*) regulating panicle morphology and plant architecture in bread wheat. *Euphytica*, 203(3): 583-594.
- Chennafi, H., Aïdaoui, A., Bouzerzour, H. and Saci, A. 2006. Yield response of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivar Waha to deficit irrigation under semi arid growth conditions. *Asian Journal of Plant Sciences*, 5(5): 854-860.

- Cho, E. J., Kang, C. S., Yoon, Y. M. and Park, C. S. 2016. The effects of *Rht* semi-dwarfing alleles on agronomic traits in Korean wheat cultivars. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 76(1): 31-39.
- Chowdhury, S. I. and Wardlaw, I. F. 1978. The effect of temperature on kernel development in cereals. *Australian Journal of Agricultural Research*, 29(2): 205-223.
- Chowdhry, M. A., Ambreen, A. and Khaliq, I. 2002. Genetic control of some polygenic traits in *aestivum* species. *Asian Journal of Plant Sciences*, 1(3): 235-237.
- Christie, B. R. and Shattuck, V. I. 1992. The diallel cross: design, analysis and use for plant breeders. *Plant Breeding Reviews*, 9: 9-36.
- Chung, J. H. and Stevenson, E. 1973. Diallel analysis of the genetic variation in some quantitative traits in dry beans. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 16(2): 223-231.
- Clarke, J. M., DePauw, R. M. and Townley-Smith, T. F. 1992. Evaluation of methods for quantification of drought tolerance in wheat. *Crop Science*, 32(3): 723-728.
- CNCC, 2015. *Bulletin des variétés de céréales autogames*. Edition 2015, 257 p.
- Cockram, J., Jones, H., Leigh, F. J., O'sullivan, D., Powell, W., Laurie, D. A. and Greenland, A. J. 2007. Control of flowering time in temperate cereals: Genes, domestication, and sustainable productivity. *Journal of Experimental Botany*, 58(6): 1231-1244.
- Comtrade, U. N. 2013. United Nations Commodity Trade Statistics Database, Department of Economic and Social Affairs/Statistics Division.
- Costa, M. M., Di Mauro, A. O., Unêda-Trevisoli, S. H., Arriel, N. H. C., Bárbaro, I. M., Da Silveira, G. D. and Muniz, F. R. S. 2008. Analysis of direct and indirect selection and indices in soybean segregating populations. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 8: 47-55.
- Cruz, C. D. 2001. *Programa genes: aplicativo computacional genética e estatística*. Viçosa: UFV, 394 p.
- Cruz, C. D. 2006. *Programa GENES: Biometria*. 1st ed., Editora UFV, Viçosa, 382 p.
- Cruz, C. D., Regazi, A. J. and Carneiro, P. C. S. 2012. *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*, 4th ed., UFV, Viçosa.
- Cruz, C. D. 2013. Genes: a software package for analysis in experimental statistics. *Acta Scientiarum Agronomy*, 35(3): 271-276.
- Curtis, B. C. 2002. *Wheat in the World*. FAO: Plant Production and Protection, 567 p.
- Curtis, B. C., Rajaram, S. and Macpherson, H. G. 2002. *Bread wheat: Improvement and Production*. FAO: Plant Production and Protection Series No. 30. Bread Wheat: Improvement and Production.
- Dakheel, A. J., Nasi, I., Mahalakshmi, V. and Peacock, J. M. 1993. Morpho-physiological traits associated with adaptation of durum wheat to harsh Mediterranean environments. *Aspects of Applied Biology. Physiology of varieties*, 34: 297-307.
- Daoura, B. G., Chen, L., Du, Y. and Hu, Y. G. 2014. Genetic effects of dwarfing gene *Rht-5* on agronomic traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) and QTL analysis on its linked traits. *Field Crops Research*, 156: 22-29.

- Davidson, D. J. and Chevalier, P. M. 1990. Preanthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Science*, 30(4): 832-836.
- de Faria, G. M. P., da Silva Oliveira, M., de Carvalho, L. P. and Cruz, C. D. 2013. Gains from selection for oil content in cotton. *Industrial Crops and Products*, 51: 370-375.
- Debaeke, P., Cabelguenne, M., Casals, M. L. and Puech, J. 1996. Elaboration du rendement du blé d'hiver en conditions de déficit hydrique. II. Mise au point et test d'un modèle de simulation de la culture de blé d'hiver en conditions d'alimentation hydrique et azotée variées : Epicphase-Blé. *Agronomie*, 16(1): 25-46.
- DePauw, R. M. and Shebeski, L. H. 1973. An evaluation of an early generation yield testing procedure in *Triticum aestivum*. *Canadian Journal of Plant Science*, 53(3): 465-470.
- DePauw, R. M., Knox, R. E., Clarke, F. R., Wang, H., Fernandez, M. R., Clarke, J. M. and McCaig, T. N. 2007. Shifting undesirable correlations. *Euphytica*, 157(3): 409-415.
- Derbal N., Benbelkacem A. and Tahar A. 2013. Temporal variation of some durum wheat quality traits grown in Eastern high plains of Algeria. *Photon*, 125: 332-339.
- Díaz, A., Zikhali, M., Turner, A.S., Isaac, P. and Laurie, D. A. 2012. Copy number variation affecting the Photoperiod-B1 and Vernalization-A1 genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*). *PloS One*, 7(3): e33234.
- Distelfeld, A., Li, C. and Dubcovsky, J. 2009a. Regulation of flowering in temperate cereals. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(2): 178-184.
- Distelfeld, A., Tranquilli, G., Li, C., Yan, L. and Dubcovsky, J. 2009b. Genetic and Molecular Characterization of the *VRN2* Loci in Tetraploid Wheat. *Plant Physiology*, 149(1): 245-257.
- Djenane, A., 1998. Ajustement structurel et secteur agricole. In : les Cahiers du CREAD n° 46, Alger, pp: 123-134.
- Djermoun, A. 2009. La production céréalière en Algérie : les principales caractéristiques. *Nature et Technologie*, 1: 45-53.
- Dorion, S., Lalonde, S. and Saini, H. S. 1996. Induction of Male Sterility in Wheat by Meiotic-Stage Water Deficit Is Preceded by a Decline in Invertase Activity and Changes in Carbohydrate Metabolism in Anthers. *Plant Physiology*, 111(1): 137-145.
- Dreisigacker, S. 2012. Genetic marker systems in wheat breeding. In: Reynolds, M. P., Pask, A. J. D. and Mullan, D. M. (Eds.), *Physiological breeding I: interdisciplinary approaches to improve crop adaptation*. CIMMYT Mexico, pp: 140-152.
- Dreisigacker, S., Sukumaran, S. and M. P. Reynolds. 2016a. Marker-Assisted Selection for Grain Yield and Developmental Traits. In: Dreisigacker, S. (Eds.), *CIMMYT Wheat Molecular Genetics: Laboratory Protocols and Applications to Wheat Breeding*. CIMMYT Mexico, D.F., pp: 82-90.
- Dreisigacker, S., Sehgal, D., Reyes Jaimez, A. E., Luna Garrido, B., Muñoz Zavala, S., Núñez Ríos, C., Mollins, J. and Mall, S. (Eds.), 2016b. *CIMMYT Wheat Molecular Genetics: Laboratory Protocols and Applications to Wheat Breeding*. CIMMYT Mexico, D.F.
- Dubcovsky, J., Lijavetzky, D., Appendino, L., Tranquilli, G. and Dvorak, J. D. 1998. Comparative RFLP mapping of *Triticum monococcum* genes controlling vernalization requirement. *Theoretical and Applied Genetics*, 97(5-6): 968-975.

- Dubcovsky, J. and Dvorak, J. 2007. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science*, 316(5833): 1862-1866.
- Dupont, F. M. and Altenbach, S. B. 2003. Molecular and biochemical impacts of environmental factors on wheat grain development and protein synthesis. *Journal of Cereal Science*, 38(2): 133-146.
- Dvorak, J., Luo, M. C., Yang, Z. L. and Zhang, H. B. 1998. The structure of the *Aegilops tauschii* genepool and the evolution of hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 97(4): 657-670.
- Dwyer, L. M. and Stewart, D. W. 1987. Influence of photoperiod and water stress on growth, yield and development rate of barley measured in heat units. *Canadian Journal of Plant Science*, 67(1): 21-34.
- Dyck, J. A., Matus-Cádiz, M. A., Hucl, P., Talbert, L., Hunt, T., Dubuc, J. P., Nass, H., Clayton, G., Dobb, J. and Quick, J. 2004. Agronomic performance of hard red spring wheat isolines sensitive and insensitive to photoperiod. *Crop Science*, 44(6): 1976-1981.
- Eagles, H. A., Cane, K. and Vallance, N. 2009. The flow of alleles of important photoperiod and vernalisation genes through Australian wheat. *Crop and Pasture Science*, 60(7): 646-657.
- Eagles, H. A., Cane, K., Kuchel, H., Hollamby, G. J., Vallance, N., Eastwood, R. F., Gororo, N. N. and Martin, P. J. 2010. Photoperiod and vernalization gene effects in southern Australian wheat. *Crop and Pasture Science*, 61(9): 721-730.
- Eberhart, S. A. 1970. Factors effecting efficiencies of breeding methods. *African Soils*, 15(1/3): 655-680.
- Edmeades, G.O., Bänziger, M., Chapman, S.C., Ribaut, J.M. and Bolaños, J. 1994. Recent Advances in Breeding for Drought Tolerance in Maize. Paper presented at the West and Central Africa Regional Maize and Cassava Workshop, May 28-June 2 1995, Cotonou, Benin Republic.
- Ehdaie, B., Waines, J. W. and Hall, A. E. 1988. Differential response of landrace and improved spring wheat genotypes to stress environments. *Crop Science*, 28(5): 838-842.
- Ellis, M., Spielmeyer, W., Gale, K., Rebetzke, G. and Richards, R. 2002. "Perfect" markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 105(6-7): 1038-1042.
- Ellis, M. H., Rebetzke, G. J., Chandler, P., Bonnett, D., Spielmeyer, W. and Richards, R. A. 2004. The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat. *Functional Plant Biology*, 31(6): 583-589.
- Ellis, M. H., Rebetzke, G. J., Azanza, F., Richards, R. A. and Spielmeyer, W. 2005. Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 111(3): 423-430.
- El-Morshidy, M. A. Kheiralla, K. A. Ali, M. A. and Ahmed, A. A. S. 2010. Efficiency of pedigree selection for earliness and grain yield in two wheat populations under water stress conditions. *Assiut Journal of Agricultural Sciences*, 37: 77-94.
- Elston, R. C. 1963. A Weight-free index for the purpose of ranking or selection with respect to several traits at a time. *Biometrics*, 19(1): 85-97.
- Evenson, R. E. and Gollin, D. 2003. Assessing the Impact of the Green Revolution, 1960 to 2000, *Science*, 300(5620): 758-762.
- Falconer, D. S. and Mackay, T. F. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. Harlow, U.K. Longman.

- Farooq, M., Bramley, H., Palta, J. A. and Siddique, K. H. 2011. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(6): 491-507.
- Feldman, M. and Sears, E. R. 1981. The wild gene resources of wheat. *Scientific American*, 244: 102-112.
- Feldman, M. 2001. *The world wheat book: a history of wheat breeding*. Edited by: Bonjean, A. P., and Angus, W. J., 3-53.
- Fellahi, Z. 2013. Aptitude à la combinaison et héritabilité de quelques caractères agronomiques du blé tendre (*Triticum aestivum* L.). *Mémoire de Magister*, Université Saad Dahlab-Blida, 136 p.
- Fellahi, Z., Hannachi, A., Bouzerzour, H. and Boutekrabort, A. 2013a. Line × Tester Mating Design Analysis for Grain Yield and Yield Related Traits in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Agronomy*, (2013), Article ID 201851, 9 p.
- Fellahi, Z., Hannachi, A., Guendouz, A., Bouzerzour, H. and Boutekrabort, A. 2013b. Genetic variability, heritability and association studies in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 4(2): 1161-1166.
- Fellahi, Z., Hannachi, A., Chennafi, H., Makhoulouf, M. et Bouzerzour, H. 2013c. Effets des résidus et du travail du sol sur la production de la biomasse et le rendement du blé dur (*Triticum durum* Desf., variété MBB) en lien avec l'utilisation de l'eau dans les conditions semi-arides des Hautes Plaines Sétifiennes. *Revue Agriculture*, 6: 3-11.
- Fellahi, Z., Hannachi, A., Bouzerzour, H. and Boutekrabort, A. 2013d. Correlation between Traits and Path Analysis Coefficient for Grain Yield and Other Quantitative Traits in Bread Wheat under Semi Arid Conditions. *Journal of Agriculture and Sustainability*, 3(1): 16-26.
- Fellahi, Z., Hannachi, A., Bouzerzour, H. and Benbelkacem, A. 2015. Inheritance Pattern of Metric Characters Affecting Grain Yield in Two Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) Crosses Under Rainfed Conditions. *Jordan Journal of Biological Sciences*, 8(3): 175-181.
- Fellahi, Z., Hannachi, A., Bouzerzour, H. and Benbelkacem, A. 2016. Genetic control of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) traits. *Songklanakarine journal of science and technology*, 38(1): 91-97.
- Feuillet, C., Langridge, P. and Waugh, R. 2007. Cereal breeding takes a walk on the wild side. *TRENDS in Genetics*, 24(1): 24-32.
- Fischer, R. A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *The Journal of Agricultural Science*, 105(2): 447-461.
- Fischer, R. A. and Maurer, R. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Crop and Pasture Science*, 29(5): 897-912.
- Flintham, J. E., Angus, W. J. and Gale, M. D. 1997. Heterosis, overdominance for grain yield, and alpha-amylase activity in F 1 hybrids between near-isogenic *Rht* dwarf and tall wheats. *The Journal of Agricultural Science*, 129(4): 371-378.
- Flood, R. G. and Halloran, G. M. 1986. Genetics and physiology of vernalization response in wheat. *Advances in Agronomy*, 39: 87-125.

- Foulkes, M. J., Sylvester-Bradley, R., Worland, A. J. and Snape, J. W. 2004. Effect of a photoperiod response gene *Ppd-D1* on yield potential and drought resistance in UK winter wheat. *Euphytica*, 135(1): 63-73.
- Foulkes, M. J., Sylvester-Bradley, R., Weightman, R. and Snape, J. W. 2007. Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat. *Field Crops Research*, 103(1): 11-24.
- Frey, K. J. and Horner, T. 1957. Heritability in standard units. *Agronomy Journal*, 49(2): 59-62.
- Fronza, V., Vello, N. A. and Camargo, L. E. A. 2004. Genetic analysis of soybean resistance to *Fusarium solani* f. sp. *glycines*. *Genetics and Molecular Biology*, 27(3): 400-408.
- Fu, D., Szűcs, P., Yan, L., Helguera, M., Skinner, J. S., von Zitzewitz, J., Hays, P. M. and Dubcovsky, J. 2005. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular Genetics and Genomics*, 273(1): 54-65.
- Fukai, S. and Cooper, M. 1995. Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. *Field Crops Research*, 40(2): 67-86.
- Fuller, M. P., Fuller, A. M., Kaniouras, S., Christophers, J. and Fredericks, T. 2007. The freezing characteristics of wheat at ear emergence. *European Journal of Agronomy*, 26(4): 435-441.
- Gale, M. D. and Youssefian, S. 1985. Dwarfing genes in wheat. *Progress in plant breeding*, 1: 1-35.
- Gale, M. D., Youssefian, S. and Russell, G. E. 1985. Dwarfing genes in wheat. *Progress in Plant Breeding*, 1: 1-35.
- Galiba, G., Quarrie, S. A., Sutka, J. and Morgounov, A. 1995. RFLP mapping of the vernalization (*Vrn1*) and frost resistance (*Fr1*) genes on chromosome 5A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 90(7-8): 1174-1179.
- Ganal, M. W., Altmann, T. and Röder, M. S. 2009. SNP Identification in crop plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(2): 211-217.
- Gardner, C. O. 1963. Estimation of genetic parameters in cross-pollinated plants and their implications in plant breeding. *Statistical Genetics and Plant Breeding, NAS - NRS Washington D, C. Publication*, 982: 228-234.
- Gardner, C. O. and Eberhart, S. A. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22(3): 439-452.
- Gate, P., Vignier, L., Vadon, B., Souici, D., Minkov, D., Lafarga, A. et Zairi, M. 1996. Céréales en milieu méditerranéen. Un modèle pour limiter les risques climatiques. *Perspectives agricoles*, 27: 59-66.
- Gawroński, P., Ariyadasa, R., Himmelbach, A., Poursarebani, N., Kilian, B., Stein, N., Steuernagel, B., Hensel, G., Kumlehn, J., Sehgal, S. K., Gill, B. S., Gould, P., Hall, A. and Schnurbusch, T. 2014. A distorted circadian clock causes early flowering and temperature-dependent variation in spike development in the *Eps-3A^m* mutant of einkorn wheat. *Genetics*, 196(4): 1253-1261.
- Gebre-Mariam, H., Larter, E. N. and Evans, L. E. 1988. Selection for yield, kernel weight and protein content in early generations of six wheat crosses. *Canadian journal of plant science*, 68(3): 641-649.

- Gonzalez, F. G., Slafer, G. A. and Miralles, D. J. 2003. Grain and floret numbering response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Research*, 81(1): 17-27.
- Gooding, M. J., Addisu, M., Uppal, R. K., Snape, J. W. and Jones, H. E. 2012. Effect of wheat dwarfing genes on nitrogen-use efficiency. *The Journal of Agricultural Science*, 150(1): 3-22.
- Gororo, N. N., Flood, R. G., Eastwood, R. F. and Eagles, H. A. 2001. Photoperiod and vernalization responses in *T. turgidum* x *T. tauschii* synthetic hexaploid wheats. *Annals of Botany*, 88(5): 947-952.
- Gowda, M., Longin, C. F. H., Lein, V. and Reif, J. C. 2012. Relevance of specific versus general combining ability in winter wheat. *Crop Science*, 52(6): 2494-2500.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*, 9(4): 463-493.
- Griffiths, S., Simmonds, J., Leverington, M., Wang, Y., Fish, L., Sayers, L., Alibert, L., Orford, S., Wingen, L., Herry, L. Faure, S., Laurie, D., Bilham, L. and Snape, J. 2009. Meta-QTL analysis of the genetic control of ear emergence in elite European winter wheat germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*, 119(3): 383-395.
- Guo, X. R., Wang, Y. Y., Meng, L. Z., Liu, H. W., Yang, L., Zhou, Y. and Zhang, H. J. 2015. Distribution of the *Vrn-D1b* allele associated with facultative growth habit in Chinese wheat accessions. *Euphytica*, 206(1): 1-10.
- Gupta, P. K., Varshney, R. K., Sharma, P. C. and Ramesh, B. 1999. Molecular markers and their applications in wheat breeding. *Plant Breeding*, 118(5): 369 - 390.
- Gupta, P. K., Roy, J. K. and Prasad, M. 2001. Single nucleotide polymorphisms: A new paradigm for molecular marker technology and DNA polymorphism detection with emphasis on their use in plants. *Current Science*, 80(4): 524-535.
- Gusta, L. V. and Chen, T. H. 1987. The physiology of water and temperature stress. In: Heyne, E. G. (Eds.) *Wheat and wheat improvement*. 2nd ed. American Society of Agronomy, Madison, WI, pp: 115-150.
- Gustafson, P. O., Raskina, O., Ma, X. and Nevo, E. 2009. Wheat evolution, domestication and improvement. In: Carver, B. F. (Eds.), *Wheat: science and trade*. Wiley Blackwell, Danvers, pp: 5-30.
- Haddad, L. 2010. Contribution à l'étude de la stabilité des rendements du blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous climat méditerranéen. *Mémoire de Magister*, Université Ferhat Abbas-Sétif, 70 p.
- Haddad, L., Bouzerzour, H., Benmahammed, A., Zerargui, H., Hannachi, A., Bachir, A., Salmi, M., Oulmi, A., Fellahi, Z., Nouar, H. and Laala, Z. 2016. Analysis of Genotype x Environment Interaction for Grain Yield in Early and Late Sowing Date on Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Genotypes. *Jordan Journal of Biological Sciences*, 9(3): 139-146.
- Hale, M. G. and Orcutt, D. M. 1987. *The Physiology of Plant Under Stress*. John Wiley & Sons. New York.
- Hallauer, A. R. and Miranda, Fo, J. B. 1988. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. 2nd ed., Iowa State University Press, Ames, IA., 468 p.
- Hannachi, A. 2013. Analyse diallèle de quelques caractères associés à l'adaptation du blé dur (*Triticum durum* Desf.) au climat semi-aride. *Mémoire de Magister*, Université Saad Dahlab-Blida, 106 p.

- Hannachi, A., Fellahi, Z., Bouzerzour, H. and Boutekrabt, A. 2013a. Diallel-cross analysis of grain yield and stress tolerance-related traits under semi-arid conditions in Durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Electronic Journal of Plant Breeding*, 4(1): 1027-1033.
- Hannachi, A., Fellahi, Z., Bouzerzour, H. and Boutekrabt, A. 2013b. Correlation, Path Analysis and Stepwise Regression in Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) under Rainfed Conditions. *Journal of Agriculture and Sustainability*, 3(2): 122-131.
- Harlan, J. R. 1975. *Crops and man*. American Society of Agronomy, 2nd ed., Madison, WI, 284 p.
- Hassan, M. S., El-Said, R. A. R. and Abd-El-Haleem, S. H. M. 2013. Estimation of Heritability and Variance Components for Some Quantitative Traits in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.). *World Applied Sciences Journal*, 27(8): 944-949.
- Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39(6): 789-809.
- Hazel, L. N. and Lush, J. L. 1942. The efficiency of three methods of selection. *Journal of Heredity*, 33(11): 393-399.
- Hazel, L. N. 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics*, 28(6): 476-490.
- He, X., Singh, P. K., Duveiller, E., Dreisigacker, S. and Singh, R. P. 2013. Development and characterization of International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT) germplasm for Fusarium head blight resistance. In: Alconada, T. M. and Chulze, S. N. (Eds.), *Fusarium Head Blight in Latin America*, Springer Netherlands, pp: 241-262.
- Hei, N., Hussein, S. and Laing, M. 2016. Heterosis and combining ability analysis of slow rusting stem rust resistance and yield and related traits in bread wheat. *Euphytica*, 207(3): 501-514.
- Heisey, P. W., Lantican, M. A. and Dubin, H. J. 1999. Assessing of the benefits of international wheat breeding research: an overview of the global wheat impacts study. In: Pingali, P. L. (Eds.), *CIMMYT 1998-1999 World Wheat Facts and Trends. Global Achievements*. Mexico D.F. pp: 19-26.
- Hemming, M. N., Fieg, S., Peacock, W. J., Dennis, E. S. and Trevaskis, B. 2009. Regions associated with repression of the barley (*Hordeum vulgare*) VERNALIZATION1 gene are not required for cold induction. *Molecular Genetics and Genomics*, 282(2): 107-117.
- Herndl, M., White, J. W., Hunt, L. A., Graeff, S. and Claupein, W. 2008. Field-based evaluation of vernalization requirement, photoperiod response and earliness per se in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 105(3): 193-201.
- Ibrahim, A. M. H. and Quick, J. S. 2001. Heritability of heat tolerance in winter and spring wheat, *Crop Science*, 41(5): 1401-1405.
- IGC, 2016. International Grains Council. World grain statistics. <http://www.igc.int/>
- Inagaki, M. N., Varughese, G., Rajaram, S., Van Ginkel, M. and Mujeeb-Kazi, A. 1998. Comparison of bread wheat lines selected by doubled haploid, single-seed descent and pedigree selection methods. *Theoretical and Applied Genetics*, 97(4): 550-556.
- INRAA, 2016. Bilan de la campagne céréalière 2014/2015. *Observatoire National des filières Agricoles et Agroalimentaires (ONFAA)*, 12 p.

- Iqbal, M., Navabi, A., Salmon, D. F., Yang, R-C. and Spaner, D. 2006. A genetic examination of early flowering and maturity in Canadian spring wheats. *Canadian Journal of Plant Science*, 86(4): 995-1004.
- Iqbal, M., Navabi, A., Yang, R. C., Salmon, D. F. and Spaner, D. 2007a. Molecular characterization of vernalization response genes in Canadian spring wheat. *Genome*, 50(5): 511-516.
- Iqbal, M., Navabi, A., Salmon, D. F., Yang, R. C., Murdoch, B. M., Moore, S. S. and Spaner, D. 2007b. Genetic analysis of flowering and maturity time in high latitude spring wheat. *Euphytica*, 154(1-2): 207-218.
- Iqbal, M., Shahzad, A. and Ahmed, I. 2011. Allelic variation at the *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* and *Ppd-D1a* loci of Pakistani spring wheat cultivars. *Electronic Journal of Biotechnology*, 14(1): 1-8.
- Islam, M. A., Fautrier, A. G. and Langer, R. H. M. 1985. Early generation selection in 2 wheat crosses 1. F₂ single plant selection. *New Zealand journal of agricultural research*, 28(3): 313-317.
- İştıplıler, D., İlker, E., Tonk, F. A., Çivi, G. and Tosun, M. 2015. Line × Tester analysis and estimating combining abilities for yield and some yield components in bread wheat. *Turkish Journal of Field Crops*, 20(1): 72-77.
- Iwaki, K., Nakagawa, K., Kuno, H. and Kato, K. 2000. Ecogeographical differentiation in East Asian wheat, revealed from the geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Euphytica*, 111(2): 137-143.
- Iwaki, K., Haruna, S., Niwa, T. and Kato, K. 2001. Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Plant Breeding*, 120(2): 107-114.
- IWGSC, 2016. International Wheat Genome Sequencing Consortium. <http://www.wheatgenome.org/>
- Jaccoud, D., Peng, K., Feinstein, D. and Kilian, A. 2001. Diversity arrays: a solid state technology for sequence information independent genotyping. *Nucleic Acids Research*, 29(4): e25.
- Jackson, R. B., Sperry, J. S. and Dawson, T. E. 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends Plant Science*, 5(11): 482–488.
- Jadoon, S. A. 2011. Population differences and inheritance for some production traits in bread wheat. *PhD Thesis*, Faculty of crop production sciences, KPK Agricultural University, Peshawar, Pakistan.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H. J., Somasundaram, R. and Panneerselvam, R. 2009. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology*, 11(1): 100-105.
- Jat, K. R., Muralia, R. N. and Kumar, A. 1990. Physiology of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). I. Growth and yield. *Comparative Physiology and Ecology*, 15(4): 147-158.
- Jedel, P. E., Evans, L. E. and Scarth, R. 1986. Vernalization responses of a selected group of spring wheats (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Canadian Journal of Plant Science*, 66(1): 1-9.
- Jinks, J. L. and Hayman, B. I. 1953. The analysis of diallel crosses. *Maize genetics cooperation newsletter*, 27: 48-54.
- Johnson, D. A. and Asay, K. H. 1993. Viewpoint: Selection for improved drought response in cool-season grasses. *Journal of Range Management*, 46(3): 194-202.

- Jones, M., Dingkuhn, M., Aluko, G. K. and Semon, M. 1997. Interspecific *Oryza sativa* L. x *O. glaberrima* Steud. progenies in upland rice improvement. *Euphytica*, 94(2): 237-246.
- Jordan, S. A. and Humphries, P. 1994. Single nucleotide polymorphism in exon 2 of the BCP gene on 7q31-q35. *Human molecular genetics*, 3(10): 1915.
- Kadi, Z., Adjel, F. and Bouzerzour, H. 2010. Analysis of the Genotype X Environment Interaction of Barley Grain Yield (*Hordeum Vulgare* L.) Under Semi-arid Conditions. *Advances in Environmental Biology*, 4(1): 34-40.
- Khan, N. U., Hassan, G., Marwat, K. B., Farhatullah, K. M., Parveen, A., Aiman, U., Khan, M. Z. and Soomro, Z. A. 2009. Diallel analysis of some quantitative traits in *Gossypium hirsutum* L. *Pakistan Journal of Botany*, 41(6): 3009-3022.
- Kamoshita, A., Babu, R. C., Boopathi, N. M. and Fukai, S. 2008. Phenotypic and genotypic analysis of drought-resistance traits for development of rice cultivars adapted to rainfed environments. *Field crops research*, 109(1): 1-23.
- Kamran, A., Randhawa, H. S., Pozniak, C. and Spaner, D. 2013. Phenotypic effects of the flowering gene complex in Canadian spring wheat germplasm. *Crop Science*, 53(1): 84-94.
- Kamran, A., Iqbal, M. and Spaner, D. 2014. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica*, 197(1): 1-26.
- Kashif, M., Ahmad, J., Chowdhry M. A. and Perveen, K. 2003. Study of genetic architecture of some important agronomic traits in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Asian Journal of Plant Sciences*, 2(9): 708-712.
- Kashif, M. and Khaliq, I. 2004. Heritability, Correlation and Path Coefficient Analysis for Some Metric Traits in Wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, 6(1): 138-142.
- Kato, K., Yamashita, M., Ishimoto, K., Yoshino, H. and Fujita, M. 2003. Genetic analysis of two genes for vernalization response, the former *Vrn2* and *Vrn4*, by using PCR based molecular markers. In: Pogna, N. E., Romano, M., Pogna, E. A. and Galterio, G. (Eds.), *Proceedings of the 10th international wheat genetics symposium*. Instituto Sperimentale per la Cerealicoltura, Paestum, 3: 971-973.
- Kaukab, S., Saeed, M. S. and ur Rehman, A. 2014. Genetic Analysis for Yield and Some Yield Traits in Spring Wheat. *Universal Journal of Agricultural Research*, 2(7): 272-277.
- Keim, D. L. and Kronstand, W. E. 1981. Drought response of winter wheat cultivars grown under field stress conditions. *Crop Science*, 21(1): 11-15.
- Khaldoun, A., Bellah, F. et Mekliche, L. 2006. *L'obtention variétale en Algérie : cas des céréales à paille*. Ed. INRAA, 83 p.
- Khan, N. U., Hassan, G., Marwat, K. B., Farhatullah, K. M., Parveen, A., Aiman, U., Khan M. Z. and Soomro, Z. A. 2009. Diallel analysis of some quantitative traits in *Gossypium hirsutum* L. *Pakistan Journal of Botany*, 41(6): 3009-3022.
- Khlestkina, E. K., Giura, A., Roder, M. S. and Börner, A. 2009. A new gene controlling the flowering response to photoperiod in wheat. *Euphytica*, 165(3): 579-585.

- Kippes, N., Chen, A., Zhang, X., Lukaszewski, A. J. and Dubcovsky, J. 2016. Development and characterization of a spring hexaploid wheat line with no functional *VRN2* genes. *Theoretical and Applied Genetics*, 129(7): 1417-1428.
- Kirby, E. J. M. and Appleyard, M. 1984. *Cereal development guide*. 2nd ed. Stoneleigh, Kenilworth, England: Arable Unit, National Agricultural Centre.
- Kiss, T., Balla, K., Veisz, O., Láng, L., Bedő, Z., Griffiths, S., Isaac, P. and Karsai, I. 2014. Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 34(2): 297-310.
- Kobata, T., Palta, J. A. and Turner, N. C. 1992. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Science*, 32(5): 128-129.
- Korzun, V., Röder, M., Ganal, M., Worland, A. and Law, C. 1998. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 96(8): 1104-1109.
- Košner, J. and Pánková, K. 1998. The detection of allelic variants at the recessive *vrn* loci of winter wheat. *Euphytica*, 101(1): 9-16.
- Kramer, P. J. 1983. *Water relations of plants*. Academic Press. New York.
- Kruse, J. 2010. Estimating demand for agricultural commodities to 2050. *Global Harvest Initiative*, Washington, DC, pp: 1-26. <http://globalharvestinitiative.org/Documents/Kruse%20-%20Demand%20for%20Agricultural%20Commodities.pdf>
- Kumar, S. 2004. Methods Of Early Generation Selection In Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.). *PhD Thesis*, Department of Agricultural Botany, Ch. Charan Singh University, Meerut, India.
- Laala, Z., Oulmi, A., Saraoui, T., Haddad, L., Nouar, H., Benmahammed, A. et Bouzerzour, H. 2009. Effet de la sélection de la biomasse et des épis sur le rendement du blé dur (*Triticum durum* Desf) sous conditions Semi-arides. *Annales de la Faculté des Sciences et Sciences de l'Ingénieur*, 1(4): 56-69.
- Labdi, M., Ghomari, S. and Hamdi, S. 2015. Combining Ability and Gene Action Estimates of Eight Parent Diallel Crosses of Chickpea for Ascochyta Blight. *Advances in Agriculture*, Article ID 832597, 7 p.
- Lalić, A., Novoselović, D., Kovačević, J., Drezner, G., Babić, D., Abičić, I. and Dvojković, K. 2010. Genetic gain and selection criteria effects on yield and yield components in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Periodicum biologorum*, 112(3): 311-316.
- Larcher, W. 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant biosystems*, 134(3): 279-295.
- Lateef, D. D. 2015. DNA Marker Technologies in Plants and Applications for Crop Improvements. *Journal of Biosciences and Medicines*, 3: 7-18.
- Laumont, P. et Erroux, J. 1961. Inventaire des blés durs rencontrés et cultivés en Algérie, Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord, V. 5, 94 p.

- Laurie, D. A., Griffiths, S., Dunford, R. P., Christodoulou, V., Taylor, S. A., Cockram, J., Beales, J. and Turner, A. 2004. Comparative genetic approaches to the identification of flowering time genes in temperate cereals. *Field Crops Research*, 90(1): 87-99.
- Law, C. N., Worland, A. J. and Giorgi, B. 1976. The genetic control of ear emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat. *Heredity*, 36(1): 49-58.
- Law, C. N., Sutka, J. and Worland, A. J. 1978. A genetic study of daylength response in wheat. *Heredity*, 41(2): 575-585.
- Law, C. N. and Worland, A. J. 1997. Genetic analysis of some flowering time and adaptive traits in wheat. *New Phytologist*, 137(1): 19-28.
- Levitt, J. 1980. *Responses of plant to environmental stresses*. Vol. II. Academic Press, New York.
- Levy, J. and Peterson, M. L. 1972. Responses of spring wheats to vernalization and photoperiod. *Crop Science*, 12(4): 487-490.
- Lewis, S., Faricelli, M. E., Appendino, M. L., Valárik, M. and Dubcovsky, J. 2008. The chromosome region including the earliness per se locus *Eps-A^m1* affects the duration of early developmental phases and spikelet number in diploid wheat. *Journal of experimental botany*, 59(13): 3595-3607.
- Li, D. Q., Zou, O. and Chong, B. S. 1992. Osmotic adjustment of wheat cultivars with different drought resistance. *Acta Potophysiological Sinica*, 18(1): 37-44.
- Li, X. P., Lan, S. Q., Liu, Y. P., Gale, M. and Worland, T. 2006. Effects of different *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht-B1c* dwarfing genes on agronomic characteristics in wheat. *Cereal Research Communications*, 34(2-3): 919-924.
- Li, S., Wang, C., Chang, X. and Jing, R. 2012. Genetic dissection of developmental behavior of grain weight in wheat under diverse temperature and water regimes. *Genetica*, 140(7-9): 393-405.
- Li, X., Xia, X., Xiao, Y., He, Z., Wang, D., Trethowan, R., Wang, H. and Chen, X. 2015. QTL mapping for plant height and yield components in common wheat under water-limited and full irrigation environments. *Crop and Pasture Science*, 66(7): 660-670.
- Liang, J., Zhang, J., and Cao, X. 2001. Grain sink strength may be related to the poor grain filling of indica-japonica rice (*Oryza sativa*) hybrids. *Physiologia Plantarum*, 112(4), 470-477.
- Lin, C. Y. 1978. Index selection for genetic improvement of quantitative characters. *Theoretical and Applied Genetics*, 52(2): 49-56.
- Lopes, M. S., Reynolds, M. P., Jalal-Kamali, M. R., Moussa, M., Feltaous, Y., Tahir, I. S. A., Barma, N., Vargas, M., Mannes, Y. and Baum, M. 2012. The yield correlations of selectable physiological traits in a population of advanced spring wheat lines grown in warm and drought environments. *Field Crops Research*, 128: 129-136.
- Lorenc, M. T., Hayashi, S., Stiller, J., Lee, H., Manoli, S., Ruperao, P., Visendi, P., Berkman, P. J., Lai, K., Batley, J. and Edwards, D. 2012. Discovery of single nucleotide polymorphisms in complex genomes using SGSautoSNP. *Biology*, 1(2): 370-382.
- Loss, S. P. and Siddique, K. H. M. 1994. Morphological and physiological traits associated with wheat yield increases in Mediterranean environments. *Advances in Agronomy*, 52: 229-276.

- Lu, M. Q., O'Brien, L. and Stuart, I. M. 2001. Variation within and between F2-derived families for grain yield and barley malting quality. *Crop and Pasture Science*, 52(1): 85-92.
- Lu, Y., Xing, L., Xing, S., Hu, P., Cui, C., Zhang, M., Xiao, J., Wang, H., Zhang, R., Wang, X., Chen, P. and Cao, A. 2015. Characterization of a Putative New Semi-Dominant Reduced Height Gene, *Rht_NM9*, in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics and Genomics*, 42(12): 685-698.
- Ludlow, M. M. and Muchow, R. C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in agronomy*, 43: 107-153.
- Lungu, D. M., Kaltsikes, P. J. and Larter, E. N. 1987. Honeycomb selection for yield in early generations of spring wheat. *Euphytica*, 36(3): 831-839.
- Lungu, D. M., Kaltsikes, P. J. and Larter, E. N. 1990. Intra-and intergeneration relationships among yield, its components and other related characteristics in spring wheat. *Euphytica*, 45(2): 139-153.
- Macãs, B., Gomes, M. C., Dias, A. S. and Coutinho, J. 2000. The tolerance of durum wheat to high temperatures during grain filling. In: Royo, C., Nachit, M. M., Di Fonzo, N. and Araus, J. L. (Eds.), *Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region: New Challenges*. CIHEAM, Zaragoza, Spain, pp: 257-261.
- Maccaferri, M., Sanguineti, M. C., Corneti, S., Ortega, J. L. A., Ben Salem, M., Bort, J., DeAmbrogio, E., Garcia del Moral, L. F., Demontis, A., El-Ahmed, A., Maalouf, F., Machlab, H., Martos, V., Moragues, M. Motawaj, J., Nachit, N., Nserallah, N., Ouabbou, H., Royo, C., Slama, A., Tuberosa, T. and Maalouf, F. 2008. Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability. *Genetics*, 178(1): 489-511.
- Mahdy, E. E. 1988. Single and Multiple Traits Selection in a Segregating Population of Wheat, *Triticum aestivum* L. *Plant breeding*, 101(3): 245-249.
- Mahmood, T., Turner, M., Stoddard, F. L. and Javed, M. A. 2004. Genetic analysis of quantitative traits in rice (*Oryza sativa* L.) exposed to salinity. *Crop and Pasture Science*, 55(11): 1173-1181.
- Mather, K. and Jinks, J. L. 2013. *Biometrical genetics: the study of continuous variation*. Springer, 396 p.
- McCouch, S. R., Zhao, K., Wright, M., Tung, C. W., Ebana, K., Thomson, M., Reynolds, A., Wang, D., DeClerck, G., Ali, Md. L., McClung, A., Eizenga, G. and Bustamante, C. 2010. Development of genome-wide SNP assays for rice. *Breeding Science*, 60(5): 524-535.
- McFadden, E. S. and Sears, E. R. 1946. The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *Journal of Heredity*, 37(4): 107-116.
- McIntosh, M. S. 1983. Analysis of combined experiments. *Agronomy Journal*, 75(1): 153-155.
- McIntosh, R. A., Yamazaki, Y., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C., Appels, R. and Xia, X. C. 2014. Catalogue of gene symbols for wheat. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneSymbol.pdf>
- McVittie, J. A., Gale, M. D., Marshall, G. A. and Westcott, B. 1978. The intrachromosomal mapping of the Norin 10 and Tom Thumb dwarfing genes. *Heredity*, 40(1): 67-70.
- Mekhlouf, A., Bouzerzour, H. and Dehbi, F. 2001. Rythme de développement et variabilité de réponses du blé dur (*Triticum durum* Desf.) aux basses températures. Tentatives de sélection pour la tolérance

au gel. In : *Proceeding séminaire sur la valorisation des milieux semi-arides*. Oum El Bouaghi, 23: 75-80.

Mekhlouf, A., Bouzerzour, H., Benmahammed, A., Sahraoui, A. H. and Harkati, N. 2006a. Adaptation des variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) au climat semi-aride. *Science et Changements Planétaires/Sécheresse*, 17(4): 507-513.

Mekhlouf, A., Dehbi, F., Bouzerzour, H., Hannchi, A., Benmahammed, A. and Adjabi, A. 2006b. Relationships Between Cold Tolerance, Grain Yield Performance and Stability of Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Genotypes Grown at High Elevation Area of Eastern Algeria. *Asian Journal of Plant Sciences*, 5(4): 700-708.

Metwali, E. M. R., Abd El-Haleem, S. H. M., EL-Saeid, R. A. R. and Naif, M. S. and Kadasa, N. M. 2014. An Investigation of Gene Action on Different Traits of Barley (*Hordeum vulgare* L.) Using Partial Diallel Crosses System. *Life Science Journal*, 11(1): 64-71.

Meziani, N., Bouzerzour, H. Benmahammed, A. Menad, A. and Benbelkacem, A. 2011. Performance and adaptation of barley genotypes (*Hordeum vulgare* L.) to diverse locations. *Advances in Environmental Biology*, 5(7): 1465-1472.

Milec, Z., Tomková, L., Sumíková, T. and Pánková, K. 2012. A new multiplex PCR test for the determination of *Vrn-B1* alleles in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular breeding*, 30(1): 317-323.

Milec, Z., Sumíková, T., Tomková, L. and Pánková, K. 2013. Distribution of different *Vrn-B1* alleles in hexaploid spring wheat germplasm. *Euphytica*, 192(3): 371-378.

Milee, A., Neeta, S. and Harish, P. 2008. Advances in molecular marker techniques and their applications in plant sciences. *Plant Cell Reports*, 27(4): 617-631.

Miller, D. M. 2015. Genetic control of flowering time in a soft red winter wheat doubled haploid population. *Master's Thesis*, University of Maryland, 114 p.

Mir, R. R., Hiremath, P. J., Riera-Lizarazu, O. and Varshney, R. K. 2013. Evolving molecular marker technologies in plants: From RFLPs to GBS. In: *Diagnostics in Plant Breeding*. Springer, Berlin, pp: 229-247.

Miralles, D. J. and Richards, R. A. 2000. Responses of leaf and tiller emergence and primordium initiation in wheat and barley to interchanged photoperiod. *Annals of Botany*, 85(5): 655-663.

Miralles, D. J., Richards, R. A. and Slafer, G. A. 2000. Duration of stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27(10): 931-941.

Mitchell, J. W., Baker, R. J. and Knott, D. R. 1982. Evaluation of honeycomb selection for single plant yield in durum wheat. *Crop Science*, 22(4): 840-843.

Mitra, J. 2001. Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Current Science*, 80(6): 758-763.

Miura, H., Nakagawa, M. and Worland, A. J. 1999. Control of ear emergence time by chromosome 3A of wheat. *Plant Breeding*, 118(1): 85-87.

Mondal, S., Singh, R. P., Huerta-Espino, J., Kehel, Z. and Autrique, E. 2015. Characterization of Heat- and Drought-Stress Tolerance in High-Yielding Spring Wheat. *Crop Science*, 55(4): 1552-1562.

- Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35(1): 299-319.
- Mou, B. and Kronstad, W. E. 1994. Duration and rate of grain filling in selected winter wheat populations: I. Inheritance. *Crop Science*, 34(4): 833-837.
- Moulet, O. Fossati, D. Mascher, F. Schori, A. et Guadagnuolo, R. 2008. Les marqueurs moléculaires comme outils dans la sélection des céréales. *Revue Suisse d'Agriculture*, 40 (3): 133-138.
- Moustafa, M. A., Boersma, L. and Kronstad, W. E. 1996. Response of spring wheat cultivars to drought stress. *Crop Science*, 36(4): 982-986.
- Mulamba, N. N. and Mock, J. J. 1978. Improvement of yield potential of the ETO blanco maize (*Zea mays* L.) population by breeding for plant traits. *Egyptian Journal of Genetics and Cytology*, 7(1): 40-51.
- Mullan, D. and Pietragalla, J. 2012. Leaf relative water content. In: Pask, A. J. D., Pietragalla, J., Mullan, D. and Reynolds, M. (Eds.), *Physiological breeding II: A field guide to wheat phenotyping*. CIMMYT, Mexico, pp: 25-27.
- Mullarkey, M. and Jones, P. 2000. Isolation and analysis of thermotolerant mutants of wheat. *Journal of Experimental Botany*, 51(342): 139-146.
- Mumtaz, A., Zafar, F., Saifulmalook, and Shehzad, A. 2015. A Review on Mating Designs. *Nature and Science*, 13(2): 98-105.
- Narayan, D. 1991. Root growth and productivity of wheat cultivars under different soil moisture conditions. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 17: 19-26.
- Nawaz, A., Farooq, M., Cheema, S. A., Yasmeen, A. and Wahid, A. 2013. Stay green character at grain filling ensures resistance against terminal drought in wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, 15(6): 1272-1276.
- Nazir, A., khaliq, I., Farooq, J., Mahmood, K., Mahmood, A., Hussain, M. and Shahid, M. 2014. Pattern of inheritance in some yield related parameters in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *American Journal of Biology and Life Sciences*, 2(6): 180-186.
- Nezhadahmadi, A., Prodhon, Z. H. and Faruq, G. 2013. Drought tolerance in wheat. *The Scientific World Journal*, Article ID 610721, 12 p.
- Nishida, H., Yoshida, T., Kawakami, K., Fujita, M., Long, B., Akashi, Y., Laurie, D. A. and Kato, K. 2013. Structural variation in the 5' upstream region of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-A1a* and *Ppd-B1a* identified in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.), and their effect on heading time. *Molecular breeding*, 31(1): 27-37.
- Nouar, H., Bouzerzour, H., Haddad, L., Menad, A., Hazmoune, T. and Zerargui, H. 2012. Genotype x Environment interaction assessment in Durum wheat (*Triticum durum* Desf.) using AMMI and GGE models. *Advances in Environmental Biology*, 6(11): 3007-3016.
- Novoselovic, D., Baric, M., Drezner, G., Gunjaca, J. and Lalic, A. 2004. Quantitative inheritance of some wheat plant traits. *Genetics and Molecular Biology*, 27(1): 92-98.
- Ojaghi, J., Salayeva, S. and Eshghi, R. 2010. Inheritance pattern of important quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *World applied Science Journal*, 11(6): 711-717.

- Olesen, J. E. and Bindi, M. 2002. Consequences of climate change for European agricultural productivity, land use and policy. *European Journal of Agronomy*, 16(4): 239-262.
- Oliveira, D. M. 2008. Seleção em populações de trigo visando tolerância ao estresse de calor. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 60 p.
- Olson, M., Hood, L., Cantor, C. and Botstein, D. 1989. A common language for physical mapping of the human genome. *Science*, 245(4925): 1434-1435.
- ONFAA, 2017. Bilan du commerce extérieur algérien des céréales 2016. Février 2017. www.Onfaa.inraa.dz
- ONM, 2015. Office National de la Météorologie : Données climatiques de la région de Sétif 2011/2015.
- Ortiz, R., Trethowan, R., Ferrara, G. O., Iwanaga, M., Dodds, J. H., Crouch, J. H., Crossa, J. and Braun, H. J. 2007. High yield potential, shuttle breeding, genetic diversity, and a new international wheat improvement strategy. *Euphytica*, 157(3): 365-384.
- Ortiz-Ferrara, G., Mossad, M. G., Mahalakshmi, V. and Fischer, R. A. 1995. Photoperiod and vernalization response of wheat under controlled environment and field conditions. *Plant Breeding*, 114(6): 505-509.
- Oukarroum, A. 2007. Vitalité des plantes d'orge ("*Hordeum vulgare*" L.) en conditions de stress hydrique et thermique analysée par la fluorescence chlorophyllienne. *Thèse de Doctorat*, Université de Geneva, 184 p.
- Oulmi, A., Benmahammed, A., Laala, Z., Adjabi, A. and Bouzerzour, H. 2014. Phenotypic variability and relations between the morpho-physiological Traits of three F5 populations of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) evaluated under semi-arid conditions. *Advances in Environmental Biology*, 8(21): 436-444.
- Oulmi, A., Semcheddine, N., Fellahi, Z., Salmi, M., Laala, Z., Rabti, A. et Benmahammed, A. 2016. Variabilité génétique, héritabilité et corrélations entre les caractères phéno-morpho-physiologiques et agronomiques des populations F₂ de blé dur (*Triticum durum* Desf.). *International Journal of Innovation and Applied Studies*, 17(4): 1275-1285.
- Palta, J. A., Kobata, T., Turner, N. C. and Fillery, I. R. 1994. Remobilization of Carbon and Nitrogen in Wheat as Influenced by Postanthesis Water Deficits. *Crop Science*, 34(1): 118-124.
- Pask, A. J. D., Pietragalla, J., Mullan, D. M. and Reynolds, M. P. 2012. *Physiological breeding II: A Field Guide to Wheat Phenotyping*. Mexico D. F. CIMMYT.
- Passioura, J. B. 1977. Grain yield, harvest index and water use of wheat. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, 43: 117-120.
- Passioura, J. 2006. Increasing crop productivity when water is scarce—from breeding to field management. *Agricultural water management*, 80(1): 176-196.
- Paulsen, G. M. and Heyne, E. G. 1983. Grain production of winter wheat after spring freeze injury. *Agronomy Journal*, 75(4): 705-707.
- Paux, E., Faure, S., Choulet, F., Roger, D., Gauthier, V., Martinant, J. P., Sourdille, P., Balfourier, F., Le Paslier, M-C., Chauveau, Z., Cakir, M., Gandon, B. and Feuillet, C. 2010. Insertion site-based polymorphism markers open new perspectives for genome saturation and marker-assisted selection in wheat. *Plant biotechnology journal*, 8(2): 196-210.

- Paux, E., Sourdille, P., Mackay, I. and Feuillet, C. 2012. Sequence-based marker development in wheat: advances and applications to breeding. *Biotechnology advances*, 30(5): 1071-1088.
- Pawar, I. S., Srivastava, R. B. and Yunus, M. 1989. A study of intergeneration correlation in four wheat crosses. *Haryana Agricultural University Journal of Research*, 19: 76-78.
- Peacock, J. M., Miller, W. B., Matsuda, K. and Robinson, D. L. 1990. Role of heat girdling in early seedling death of sorghum. *Crop Science*, 30(1): 138-143.
- Peng, J., Richards, D. E., Hartley, N. M., Murphy, G. P., Devos, K. M., Flintham, J. E., Beales, J., Fish, L. J., Worland, A. J., Pelica, F., Sudhakar, D., Christou, P., Snape, J. W., Gale, M. D. and Harberd, N. P. 1999. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*, 400(6741): 256-261.
- Pesek, J. and Baker, R. J. 1971. Comparison of predicted and observed responses to selection for yield in wheat. *Canadian Journal of Plant Science*, 51(3): 187-192.
- Pfeiffer, W. H., Trethowan, R. M., van Ginkel, M., Ortiz, M. I. and Rajaram, S. 2005. Breeding for abiotic stress tolerance in wheat. In: Ashraf, M. and Harris, P. J. C. (Eds.), *Abiotic Stresses: Plant Resistance through Breeding and Molecular Approaches*. Haworth Press, New York, pp: 401-489.
- Pinthus, M. J. 1987. Yield, Grain Weight and Height Relationships in Two Random Samples of Early Semi-Dwarf Genotypes of Spring Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant breeding*, 99(1): 34-40.
- Plaut, Z., Butow, B. J. Blumenthal, C. S. and Wrigley, C. W. 2004. Transport of dry matter into developing wheat kernels. *Field Crops Research*, 86(2): 185-198.
- Porter, J. R. and Gawith, M. 1999. Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *European Journal of Agronomy*, 10(1): 23-36.
- Prasad, P. V. V., Pisipati, S. R., Momčilović, I. and Ristic, Z. 2011. Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197(6): 430-441.
- Pugsley, A. T. 1971. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 22(1): 21-31.
- Pugsley, A. T. 1972. Additional genes inhibiting winter habit in wheat. *Euphytica*, 21(3): 547-552.
- Rabti, A. 2015. Etude de la variabilite phenotypique et du determinisme genetique de quelques caracteres a variation continue chez le ble tendre (*Triticum aestivum* L.) En conditions semi-arides. *Mémoire de Magister*, Université El-Hadj Lakhdar-Batna, 84 p.
- Rajaram, S. 1995. Wheat germplasm improvement: historical perspectives, philosophy, objectives, and missions. In: Rajaram, S. and Hettel, G. P. (Eds.), *Wheat Breeding at CIMMYT: Commemorating 50 Years of Research in Mexico for Global Wheat Improvement*. Wheat Special Report No 29. Mexico, D. F. CIMMYT, pp: 1-10.
- Rajaram, S. 2000. International wheat breeding: past and present achievements and future directions. Oregon State University, Extension service. Special report No 1017.
- Rajaram, S. 2001. Prospects and promise of wheat breeding in the 21st century. *Euphytica*, 119(1): 3-15.

- Ramya, P., Singh, G. P., Jain, N., Singh, P. K., Pandey, M. K., Sharma, K., Kumar, A., Harikrishna, and Prabhu, K. V. 2016. Effect of Recurrent Selection on Drought Tolerance and Related Morpho-Physiological Traits in Bread Wheat. *PLoS one*, 11(6), e0156869.
- Rasheed, A., Wen, W., Gao, F., Zhai, S., Jin, H., Liu, J., Guo, Q., Zhang, Y., Dreisigacker, S., Xia, X. and He, Z. 2016. Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 129: 1-18.
- Rashid, M. A. R., Khan, A. S. and Iftikhar, R. 2012. Genetic studies for yield and yield related parameters in bread wheat. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 12: 1579-1583.
- Rastoin, J. L. et Benabderrazik, H. 2014. Céréales et oléoprotéagineux au Maghreb : pour un codéveloppement de filières territorialisées. Paris (France): IPEDMed. 134 p.
- Ravichandran, V. and Mungse, H. B. 1997. Response of wheat to moisture stress at critical growth stages. *Annals of Plant Physiology*, 11: 208-211.
- Rebetzke, G. J. and Richards, R. A. 2000. Gibberellic acid-sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat. *Crop and Pasture Science*, 51(2): 235-246.
- Rebetzke, G. J., Condon, R. A., Richards, R. A. and Farquhar, G. D. 2002. Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rain-fed bread wheat. *Crop Science*, 42(3): 739-745.
- Rebetzke, G. J., Richards, R. A., Sirault, X. R. R. and Morrison, A. D. 2004. Genetic analysis of coleoptile length and diameter of wheat. *Crop and Pasture Science*, 55(7): 733-743.
- Rebetzke, G. J., Richards, R. A., Fettell, N. A., Long, M., Condon, A. G., Forrester, R. I. and Botwright, T. L. 2007. Genotypic increases in coleoptile length improves stand establishment, vigour and grain yield of deep-sown wheat. *Field Crops Research*, 100(1): 10-23.
- Rebetzke, G. J., Ellis, M. H., Bonnett, D. G., Condon, A. G., Falk, D. and Richards, R. A. 2011. The *Rht13* dwarfing gene reduces peduncle length and plant height to increase grain number and yield of wheat. *Field Crops Research*, 124(3): 323-331.
- Reynolds, M. P. Mujeeb-Kazi, A. and Sawkins, M. 2005. Prospects of utilizing plant adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought and salinity prone environments. *Annals of Applied Biology*, 146(2): 239-259.
- Reynolds, M. P. 2006. Drought adaptation in wheat. In: Ribaut, J. M. (Eds.), *Drought Tolerance in Cereals*. Haworth's Food Products Press, New York, NY, USA, chapter 11, pp: 402-436.
- Reynolds, M. P. and Borlaug, N. E. 2006. Impacts of breeding on international collaborative wheat improvement. *Journal of Agricultural Science*, 144(1): 95-110.
- Reynolds, M., Foulkes, M. J., Slafer, G. A., Berry, P., Parry, M. A., Snape, J. W. and Angus, W. J. 2009. Raising yield potential in wheat. *Journal of Experimental Botany*, erp016.
- Reynolds, M. P. and Langridge, P. 2016. Physiological breeding. *Current opinion in plant biology*, 31: 162-171.
- Richards, R. A. 1992. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. II. Growth, water use and water-use efficiency. *Australian Journal of Agricultural Research*, 43(3): 529-539.

- Richards, R. A., Rebetzke, G. J., Condon, A. G. and van Herwaarden A. F. 2002. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield. *Crop Science*, 42(1): 111-121.
- Royo, C., Dreisigacker, S., Alfaro, C., Ammar, K. and Villegas, D. 2016. Effect of *Ppd-1* genes on durum wheat flowering time and grain filling duration in a wide range of latitudes. *The Journal of Agricultural Science*, 154(4): 612-631.
- Russell, G. and Wilson, G.W. 1994. *An agro-pedo-climatological knowledge base of wheat in Europe*. Publication EUR 15789 EN of the Office for Official Publications of the E.U. Luxembourg.
- Saad, F. F., Abo-Hegazy, S. R. E., EL-Sayed, E. A. M. and Suleiman, H. S. 2010. Heterosis and combining ability for yield and its components in diallel crosses among seven bread wheat genotypes. *Egyptian Journal of Plant Breeding*, 14(3): 7-22.
- Saadalla, M. 2008. Breeding for drought tolerance in cereals: an overview. *Journal of Agricultural & Environmental Sciences, Alexandria University*, 7(1): 96-126.
- Saghai-Marouf, M. A., Soliman, K. M., Jorgensen, R. A. and Allard, R. W. 1984. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81(24): 8014-8018.
- Saini, H. S. and Aspinall, D. 1982. Abnormal sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) induced by short periods of high temperature. *Annals of Botany*, 49(6): 835-846.
- Sairam, R. K., Deshmukh, P. S., Shukla, D. S. and Ram, S. 1990. Metabolic activity and grain yield under moisture stress in wheat genotypes. *Indian Journal of Plant Physiology*, 33(3): 226-231.
- Santra, D. K., Santra, M., Allan, R. E., Campbell, K. G. and Kidwell, K. K. 2009. Genetic and Molecular Characterization of Vernalization Genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* in Spring Wheat Germplasm from the Pacific Northwest Region of the USA. *Plant breeding*, 128(6): 576-584.
- Sarker, Z. I., Shamsuddin, A. K. M., Rahman, L. and Ara, R. 2007. Gene actions of traits contributing to lodging resistance in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Bangladesh Journal of Plant Breeding and Genetics*, 20(2): 23-30.
- Scarth, R. and Law, C. N. 1983. The location of the photoperiod gene *Ppd-B1* and an additional genetic factor for ear emergence time on chromosome 2B of wheat. *Heredity*, 51(3): 607-619.
- Scarth, R., Kirby, E. J. M. and Law, C. N. 1985. Effects of the photoperiod genes *Ppd1* and *Ppd2* on growth and development of the shoot apex in wheat. *Annals of Botany*, 55(3): 351-359.
- Schuelter, A. R., Pereira, G. M., Amaral Júnior, A. T., Casali, V. W. D., Scapim, C. A., Barros, W. S. and Finger, F. L. 2010. Genetic control of agronomically important traits of pepper fruits analyzed by Hayman's partial diallel cross scheme. *Genetics and Molecular Research*, 9(1): 113-127.
- Scott, A. J. and Knott, M. A. 1974. Cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. *Biometric*, 30(3): 507-512.
- Sehgal, D. and Yadav, R. 2009. Molecular markers based approaches for drought tolerance. In: Jain, S. M. and Brar, D. S. (Eds.), *Molecular Techniques in Crop Improvement*, Springer Netherlands, pp: 207-230.

- Seghal, D., Sukumaran, S. and Dreisigacker, S. 2016. Association Mapping for Dissecting Complex Traits. In: Dreisigacker, S., (Eds.), *CIMMYT Wheat Molecular Genetics: Laboratory Protocols and Applications to Wheat Breeding*. Mexico, D.F. CIMMYT, pp: 47-54.
- Seguin, B. 2010. Le changement climatique: conséquences pour les végétaux. *Quaderni* 71: 27-40.
- Shah, N. H. and Paulsen, G. M. 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant and Soil*, 257(1): 219-226.
- Sharma, R. C. 1993. Selection for biomass yield in wheat. *Euphytica*, 70(1-2): 35-42.
- Sharma, J. R. 2006. *Statistical and biometrical techniques in plant breeding*. New Age International.
- Shehzad, M., Hussain, S. B., Qureshi, M. K., Akbar, M., Javed, M., Imran, H. M. and Manzoor, S. A. 2015. Diallel cross analysis of plesiomorphic traits in *Triticum aestivum* L. genotypes. *Genetics and Molecular Research*, 14(4): 13485-13495.
- Shendure, J. and Ji, H. 2008. Next-generation DNA sequencing. *Nature biotechnology*, 26(10): 1135-1145.
- Sherman, J. D., Yan, L., Talbert, L. and Dubcovsky, J. 2004. A PCR marker for growth habit in common wheat based on allelic variation at the *VRN-A1* gene. *Crop Science*, 44(5): 1832-1838.
- Shewry, P. R. 2009. Wheat. *Journal of experimental botany*, 60(6): 1537-1553.
- Shimshi, D., Mayoral, M. L. and Atsmon, D. 1982. Responses to water stress in wheat and related wild species. *Crop Science*, 22(1): 123-128.
- Shitsukawa, N., Iqari, C., Shimada, S., Kitagawa, S., Sakamoto, K. and Saito, H. 2007. The einkorn wheat (*Triticum monococcum*) mutant, maintained vegetative phase, is caused by a deletion in the *VRN1* gene. *Genes & genetic systems*, 82(2): 167-170.
- Sial, M. A., Arain, M. A., Javed, M. A. and Jamali, K. 2002. Genetic impact of dwarfing genes (*Rht1* and *Rht2*) for improving grain yield in wheat. *Asian Journal of Plant Sciences*, 1(3): 254-256.
- Siddique, K. H. M., Loss, S. P., Regan, K. L. and Jettner, R. L. 1999. Adaptation and seed yield of cool season grain legumes in Mediterranean environments of south-western Australia, *Australian Journal of Agricultural Research*, 50(3): 375-387.
- Silva, M. P. D., Amaral Júnior, A. T. D., Rodrigues, R., Pereira, M. G. and Viana, A. P. 2004. Genetic control on morphoagronomic traits in snap bean. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 47(6): 855-862.
- Singh, R. K. and Chaudhary, B. D. 1985. *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis*. Kalyani Publishers, New Delhi, 318 p.
- Slafer, G. A. and Andrade, F. H. 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica*, 58(1): 37-49.
- Slafer, G. A. and Rawson, H. M. 1996. Responses to photoperiod change with phenophase and temperature during wheat development. *Field Crops Research*, 46(1): 1-13.

- Slafer, G. A. and Satorre, E. H. 1999. *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. Haworth Press Technology and Industrial, New York.
- Slafer, G. A. 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biology*, 142(2): 117-128.
- Slama, A., Salem, M. B. and Zid, E. 2005. Les céréales en Tunisie : production, effet de la sécheresse et mécanismes de résistance. *Science et changements planétaires/Sécheresse*, 16(3): 225-229.
- Smith, H. F. 1936. A discriminant function for plant selection. *Annals of Eugenics*, 7(3): 240-250.
- Smith, J. D. and Kinman, M. L. 1965. The use of parent-offspring regression as an estimator of heritability. *Crop Science*, 5(6): 595-596.
- Snape, J. W., Butterworth, K., Whitechurch, E. and Worland, A. J. 2001. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat. *Euphytica*, 119(1-2): 185-190.
- Sneep, J. 1977. Selection for yield in early generations of self-fertilizing crops. *Euphytica*, 26(1): 27-30.
- Sofield, I., Evans, L. T., Cook, M. G. and Wardlaw, I. F. 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Functional Plant Biology*, 4(5): 785-797.
- Spagnoletti Zeuli, P. L. and Qualset, C. O. 1990. Flag leaf variation and the analysis of diversity in durum wheat. *Plant Breeding*, 105(3): 189-202.
- Spiertz, J. H. J. 1977. The influence of temperature and light intensity on grain growth in relation to the carbohydrate and nitrogen economy of the wheat plant. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 25: 182-197.
- Sprague, G. F. and Tatum, L. A. 1942. General and specific combining ability in single crosses of corn. *Agronomy Journal*, 34(10): 923-932.
- Steel, R. G. D. and Torrie, J. H. 1982. *Principles and procedures of statistics*. McGraw-Hill Books, New York.
- Stelling, D. and Ebmeyer, E. 1990. Selection in Early Generations of Dried Peas, *Pisum sativum* L. I. Values of Heritability and Efficiency of Indirect Selection. *Plant Breeding*, 105(3): 169-179.
- Stelmakh, A. F. 1987. Growth habit in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). *Euphytica*, 36(2): 513-519.
- Stelmakh, A. F. 1998. Genetic systems regulating flowering response in wheat. *Euphytica*, 100: 359-369.
- Subandi, W., Compton, A. and Empig, L. T. 1973. Comparison of the efficiencies of selection indices for three traits in two variety crosses of corn. *Crop Science*, 13(2): 184-186.
- Subhashchandra, B., Lohithaswa, H. C., Desai, S. A., Hanchinal, R. R., Kalappanavar, I. K., Mathand, K. K. and Salimath, P. M. 2009. Assessment of genetic variability and relationship between genetic diversity and transgressive segregation in tetraploid wheat. *Karnataka Journal of Agricultural Sciences*, 22(1): 36-38.
- Talbert, L. E., Smith, L. Y. and Blake, N. K. 1998. More than one origin of hexaploid wheat is indicated by sequence comparison of low-copy DNA. *Genome*, 41(3): 402-407.

- Tan, C. and Yan, L. 2016. Duplicated, deleted and translocated *VRN2* genes in hexaploid wheat. *Euphytica*, 208(2): 277-284.
- Tewolde, H., Fernandez, C. J. and Erickson, C. A. 2006. Wheat cultivars adapted to post-heading high temperature stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 192(2): 111-120.
- Thompson, J. A. and Chase, D. L. 1992. Effect of limited irrigation on growth and yield of a semi-dwarf wheat in southern New South Wales. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 32(6): 725-730.
- Tošović-Marić, B., Kobiljski, B., Obreht, D. and Vapa, L. 2008. Evaluation of wheat *Rht* genes using molecular markers. *Genetika*, 40(1): 31-38.
- Trethowan, R. M., Van Ginkel, M., Ammar, K., Crossa, J., Payne, T. S., Cukadar, B., Rajaram, S. and Hernandez, E. 2003. Associations among twenty years of international bread wheat yield evaluation environments. *Crop Science*, 43(5): 1698-1711.
- Trevaskis, B., Hemming, M. N., Dennis, E. S. and Peacock, W. J. 2007. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals. *Trends in plant science*, 12(8): 352-357.
- Triboï, E. 1990. Modèle d'élaboration du poids du grain chez le blé tendre (*Triticum aestivum* em Thell). *Agronomie*, 10(3): 191-200.
- Tuberosa, R. and Salvi, S. 2006. Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops. *Trends in Plant Science*, 11(8): 405-412.
- Turner, N. C. 1993. Water use efficiency of crop plants: potential for improvement. In: Buxton, D. R. (Eds.), *International Crop Science I*. CSSA, Madison, WI, U.S.A, pp: 75-82.
- USDA, 2013. *World production, supply and disappearance*. Economic Research Centre.
- van Beem, J., Mohler, V., Lukman, R., van Ginkel, M., William, M., Crossa, J. and Worland, A. J. 2005. Analysis of genetic factors influencing the developmental rate of globally important CIMMYT wheat cultivars. *Crop Science*, 45(5): 2113-2119.
- Viana, J. M. S., Cruz, C. D. and Cardoso, A. A. 1999. Theory and analysis of partial diallel crosses. *Genetics and Molecular Biology*, 22(4): 591-599.
- Viana, J. M. S., Cruz, C. D., Cardoso, A. A. and Regazzi, A. J. 2000. Analysis of variance of partial diallel tables. *Genetics and Molecular Biology*, 23(1): 229-234.
- Viana, J. M. S., Cruz, C. D. and Cardoso, A. A. 2001. Theory and analysis of partial diallel crosses. Parents and F2 generations. *Acta Scientiarum*, 23(2): 627-634.
- Villareal, R. L., Banvelos, O., Mujeeb-Kazi, A. and Rajaram, S. 1998. Agronomic performance of chromosomes 1B and T1BL.1RS near-isolines in the spring bread wheat Seri M82. *Euphytica*, 103(2): 195-202.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Van De Lee, T., Hornes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M. and Zabeau, M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23(21): 4407- 4414.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M. and Foolad, M. R. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and experimental botany*, 61(3): 199-223.

- Wang, Y., Du, Y., Yang, Z., Chen, L., Condon, A. G. and Hu, Y. G. 2015. Comparing the effects of GA-responsive dwarfing genes *Rht13* and *Rht8* on plant height and some agronomic traits in common wheat. *Field Crops Research*, 179: 35-43.
- Wardlaw, I. F., Dawson, I. A., Munibi, P. and Fewster, R. 1989. The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth. I. Survey procedures and general response patterns. *Australian Journal of Agricultural Research*, 40(1): 1-13.
- Wardlaw, I. F. and Wrigley, C. W. 1994. Heat tolerance in temperate cereals: an overview. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21(6): 695-703.
- Wardlaw, J. F. and Moncor, L. 1995. The response of wheat to high temperature following anthesis. I: the rate and duration of grain filling. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22(3): 391-397.
- Wardlaw, I. F., Blumenthal, C., Larroque, O. and Wrigley, C. W. 2002. Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. *Functional Plant Biology*, 29(1): 25-34.
- Weber, C. R. and Moorthy, B. R. 1952. Heritable and nonheritable relationships and variability of oil content and agronomic characters in the F₂ generation of soybean crosses. *Agronomy Journal*, 44(4): 202-209.
- Weyhrich, R. A., Carver, B. F. and Smith, E. L. 1994. Effects of awns suppression on grain yield and agronomic traits in hard red winter wheat. *Crop Science*, 34(4): 965-969.
- Wilhelm, E. P., Boulton, M. I., Al-Kaff, N., Balfourier, F., Bordes, J., Greenland, A. J., Powell, W. and Mackay, I. J. 2013. *Rht-1* and *Ppd-D1* associations with height, GA sensitivity, and days to heading in a worldwide bread wheat collection. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(9): 2233-2243.
- Williams, J. S. 1962. The evaluation of a selection index. *Biometrics*, 18(3): 375-393.
- Williams, J. G. K., Kubelik, A. R., Livak, K. J., Rafalski, J. A. and Tingey, S. V. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, 18(22): 6531-6535.
- Wilson, N. D., Weibel, D. E. and McNew, R. W. 1978. Diallel analyses of grain yield, percent protein, and protein yield in grain sorghum. *Crop Science*, 18(3): 491-495.
- Wilson, J. R., Ludlow, M. M., Fisher, M. J. and Schulze, E. 1980. Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. *Functional Plant Biology*, 7(2): 207-220.
- Worland, A. J., Appendino, M. L. and Sayers, E. J. 1994. The distribution, in European winter wheats, of genes that influence ecoclimatic adaptability whilst determining photoperiodic insensitivity and plant height. *Euphytica*, 80(3): 219-228.
- Worland, A. J. 1996. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*, 89(1): 49-57.
- Worland, A. J., Börner, A., Korzun, V., Li, W. M., Petrović, S. and Sayers, E. J. 1998. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*, 100(1-3): 385-394.
- Worland, T. and Snape, J. W. 2001. Genetic basis of worldwide wheat varietal improvement. In: Bonjean, A. P. and Angus, W. J. (Eds), *The World Wheat Book: A history of wheat breeding*. Paris, Lavoisier Publishing, pp: 61-67.

- Wu, X., Chang, X. and Jing, R. 2012. Genetic insight into yield-associated traits of wheat grown in multiple rain-fed environments. *PloS one*, 7(2): e31249.
- Xu, Y. and Crouch, J. H. 2008. Marker-Assisted Selection in Plant Breeding: From Publications to Practice. *Crop Science*, 48(2): 391-407.
- Yan, L., Loukolanov, A., Tranquilli, G., Helguera, M., Fahima, T. and Dubcovsky, J. 2003. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(10): 6263-6268.
- Yan, L., Loukoianov, A., Blechl, A., Tranquilli, G., Ramakrishna, W., SanMiguel, P., Bennetzen, J. L., Echenique, V. and Dubcovsky, J. 2004a. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science*, 303(5664): 1640-1644.
- Yan, L., Helguera, M., Kato, K., Fukuyama, S., Sherman, J. and Dubcovsky, J. 2004b. Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploidy wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 109(8): 1677-1686.
- Yan, L., Fu, D., Li, C., Blechl, A., Tranquilli, G., Bonafede, M., Sanchez, A., Valarik, M. and Dubcovsky, J. 2006. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of FT. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(51): 19581-19586.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Liu, L. 2003. Involvement of abscisic acid and cytokinins in the senescence and remobilization of carbon reserves in wheat subjected to water stress during grain filling. *Plant, Cell & Environment*, 26(10): 1621-1631.
- Yao, J. B., Ma, H. X., Ren, L. J., Zhang, P. P., Yang, X. M., Yao, G. C., Zhang, P. and Zhou, M. P. 2011. Genetic analysis of plant height and its components in diallel crosses of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Australian Journal of Crop Science*, 5(11): 1408-1418.
- Yao, J., Yang, X., Zhou, M., Yang, D. and Ma, H. 2014. Inheritance of grain yield and its correlation with yield components in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Turkish Journal of Field Crops*, 19(2): 169-174.
- Yoshida, T., Nishida, H., Zhu, J., Nitcher, R., Distelfeld, A., Akashi, Y., Kato, K. and Dubcovsky, J. 2010. *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 120(3): 543-552.
- Young, S. S. Y. 1961. A further examination of the relative efficiency of three methods of selection for genetic gains under less restricted conditions. *Genetical Research*, 2(1): 106-121.
- Zare-kohan, M. and Heidari, B. 2012. Estimation of genetic parameters for maturity and grain yield in diallel crosses of five wheat cultivars using two different models. *Journal of Agricultural Science*, 4(8): 74-85.
- Zhang, X., Yang, S., Zhou, Y., He, Z. and Xia, X. 2006. Distribution of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers. *Euphytica*, 152(1): 109-116.
- Zhang, X. K., Xiao, Y. G., Zhang, Y., Xia, X. C., Dubcovsky, J. and He, Z. H. 2008. Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, and *Vrn-B3* in Chinese Wheat Cultivars and Their Association with Growth Habit. *Crop Science*, 48(2): 458-470.

- Zhang, D., Bai, G., Zhu, C., Yu, J. and Carver, B. F. 2010. Genetic diversity, population structure, and linkage disequilibrium in US elite winter wheat. *The Plant Genome*, 3(2): 117-127.
- Zhang, J., Wang, Y., Wu, S., Yang, J., Liu, H. and Zhou, Y. 2012. A single nucleotide polymorphism at the *Vrn-D1* promoter region in common wheat is associated with vernalization response. *Theoretical and Applied Genetics*, 125(8): 1697-1704.
- Zhang, J., Dell, B., Biddulph, B., Drake-Brockman, F., Walker, E., Khan, N., Wong, D., Hayden, M. and Appels, R. 2013. Wild-type alleles of *Rht-B1* and *Rht-D1* as independent determinants of thousand-grain weight and kernel number per spike in wheat. *Molecular breeding*, 32(4): 771-783.
- Zhang, X., Gao, M., Wang, S., Chen, F. and Cui, D. 2015. Allelic variation at the vernalization and photoperiod sensitivity loci in Chinese winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in plant science*, 6: 470.
- Zikhali, M., Leverington-Waite, M., Fish, L., Simmonds, J., Orford, S., Wingen, L. U., Goram, R., Gosman, N., Bentley, A. and Griffiths, S. 2014. Validation of a 1DL earliness per se (*eps*) flowering QTL in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Molecular Breeding*, 34(3): 1023-1033.
- Zikhali, M. and Griffiths, S. 2015. The effect of Earliness per se (*Eps*) genes on flowering time in bread wheat. In: Ogihara, Y., Takumi, S. and Handa, H. (Eds.), *Advances in Wheat Genetics: From Genome to Field*. Proceedings of the 12th International Wheat Genetics Symposium. Springer, Japan, pp: 339-345.
- Zikhali, M., Wingen, L. U. and Griffiths, S. 2015. Delimitation of the *Earliness per se D1* (*Eps-D1*) flowering gene to a subtelomeric chromosomal deletion in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Experimental Botany*, erv458.
- Zohary, D. and Hopf, M. 1993. *Domestication of plants in the old world*. 2nd ed., Oxford, UK, Calrendon Press.
- Zou, Z., Ishida, M., Li, F., Kakizaki, T., Suzuki, S., Kitashiba, H. and Nishio, T. 2013. QTL analysis using SNP markers developed by next-generation sequencing for identification of candidate genes controlling 4-methylthio-3-butenyl glucosinolate contents in roots of radish, *Raphanus sativus* L. *PLoS One*, 8(1): e53541.

ANNEXE

El Batán, Texcoco, Edo. De Mex., September 02, 2016

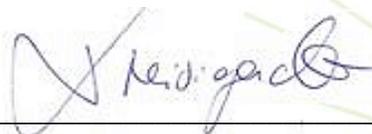
To whom it may concern:

This to certify that Zine El Abidine Fellahi was working with the Wheat Molecular Breeding Group, Global Wheat Program in the laboratories of the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), in El Batán, Texcoco, Mexico.

Zine El Abidine was successfully completed the screening and characterization of his plant material of 600 F₄ lines derived from crosses between 9 bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in a Line x Tester mating design. The screening was done employing Single Nucleotide-Polymorphism (SNP) and Sequence-Tagged Sites (STS) markers linked to plant height, vernalization and photoperiod genes.

Moreover, during his stay in CIMMYT, he successfully learned at theoretical and practical levels how to conduct the statistical analysis of Genome-Wide Association Study (GWAS) data using GAPIT model in R package to develop markers for mapping of targeted traits in wheat.

Sincerely yours



Dr. Susanne Dreisigacker
Head, Wheat Molecular Breeding Laboratory
Global Wheat Program. CIMMYT
K. 45 Carretera México-Veracruz
El Batán, Texcoco CP 56130. MEXICO
Tel: +52 55 5804 2004 Ext: 2185

Inheritance Pattern of Metric Characters Affecting Grain Yield in Two Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) Crosses Under Rainfed Conditions

Zine El Abidine Fellahi^{1,2,*}, Abderrahmane Hannachi², Hamenna Bouzerzour³ and Abdelkader Benbelkacem⁴

¹Agronomy Department, Faculty of Life and Natural Sciences, Ferhat Abbas University, Setif 1, Algeria.

²Algerian National Institute of Agronomic Research (INRAA), Research Unit of Setif, Algeria.

³Ecology and Biology Department, Faculty of Life and Natural Sciences, LVRBN Laboratory, Ferhat Abbas University, Setif 1, Algeria.

⁴Algerian National Institute of Agronomic Research (INRAA), Research Unit of Constantine, Algeria.

Received: March 5, 2015 Revised: March 21, 2015 Accepted: March 31, 2015

Abstract

The present investigation was undertaken to study the inheritance pattern and genetic analysis of some indicators of grain yield in F₁ and F₂ populations of two bread wheat crosses. The results reflected a satisfactory range of variability within and among the studied generations. Significant positive selection differentials were observed for all characters. High heritability estimates, coupled with high to moderate expected response to selection, were observed in most traits. High predicted genetic gain was observed for grain yield and above ground biomass. The estimated number of genes, involved in the genetic control of these characteristics, varied between 2 to 5, showing partial to over-dominance, suggesting that the selection must therefore be delayed until the F₄ or F₅ generation. Significant heterotic values in positive direction were found for all characters except thousand-kernel weight in both crosses and number of grains per spike in Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias cross. Inbreeding depression was observed in both crosses for the number of spikes, above-ground biomass and grain yield. The obtained results indicated that the studied crosses would be of interest in the breeding program. It was suggested that the selection for all characters, except for thousand-kernel weight, should be effective in early segregating generations due to additive gene effects.

Keywords: Heritability, Heterosis, Potence ratio, Semi-arid, Wheat, Yield.

1. Introduction

In Algeria, bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the most important food crops. It is mainly grown in the northern part of the country under rain fed conditions (Fellahi *et al.*, 2013), where the production is subject to the fluctuation in the total yearly precipitation in addition to its distribution over the crop cycle (Chennafi *et al.*, 2006). Drought is a major limiting factor of cereal crops production, posing a serious threat to food security worldwide (Cattivelli *et al.*, 2008). Water deficit is a multidimensional stress affecting plants at various levels of their organization (Blum, 1996). When subjected to water deficit, wheat demonstrates various morphological,

physiological, biochemical, and molecular adaptive responses (Nezhadahmadi *et al.*, 2013). During the post-anthesis stage, drought reduces plant size, leaf area, grain filling duration, grain number, thousand-kernel weight and grain yield (Kaur and Behl, 2010; Nouri *et al.*, 2011). Physiological responses to water stress include stomata closure, development of oxidative stress, decrease in photosynthesis activity, alteration of the integrity of cell wall, production of metabolites to toxic levels, which cause plant death (Bray, 2002).

The genetic improvement of drought tolerance is an important objective in wheat breeding programs, in arid and semi-arid regions (Mullet and Whitsitt, 1996). Plant breeders need to develop varieties which are resilient to moisture stress conditions and able to express high grain

* Corresponding author. e-mail: zinou.agro@gmail.com.

yield potential (Noorka *et al.*, 2009). This requires a search for and a selection of traits such as biological yield, thousand-kernel weight, number of spikes, number of grains per spike and harvest index, which were found to be highly associated with grain yield (Richards *et al.*, 2002). Increasing the genetic potential of these traits is a continuous process. To accumulate a desirable gene pool in improved varieties, it is necessary to understand the mode of inheritance, the magnitude of gene effect and the mode of gene action in relation to the targeted environment for which varieties are to be developed (Farshadfar *et al.*, 2000). Previous genetic studies reported that both additive and non-additive gene actions were involved in the expression of most agronomic characters (Hannachi *et al.*, 2013). Nevertheless, the selection of promising parents to obtain superior hybrids depends, primarily, on the predominance of additive effect (Gowda *et al.*, 2010; Beche *et al.*, 2013). Keeping in view the importance of some metric characters as grain yield determinants under rain fed growth conditions, the goal of this research was to investigate the inheritance pattern of these metric traits in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) crosses utilizing P₁, P₂, F₁ and F₂ populations data sets.

2. Materials and Methods

2.1. Experimental Material and Design

The experience was carried out at the experimental field of the Algerian National Institute of Agronomic Research (INRAA), unit of Setif, during three successive crop seasons: 2010/11, 2011/12 and 2012/13. The experimental site coordinates are 36°15'N, 05°37'E and 981 m above sea level. In the 2010/11 cropping season, four genotypes Acsad₈₉₉, Mahon-Demias, Acsad₁₀₆₉ and Rmada were crossed to obtain F₁ seeds of the following crosses Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias and Acsad₁₀₆₉ × Rmada. In the second season, the hybrid seeds of the two crosses were sown to grow the F₁ plants, which were selfed to produce F₂ seeds.

During the third season, seeds of four populations, P₁, P₂, F₁ and F₂, of each of the two crosses were sown in a randomized complete block design, with three replications. Plot had two rows of 10 m length, spaced 20 cm apart, with a plant to plant distance maintained at 10 cm by appropriate plant thinning. Ten competitive plants from parents, F₁ and thirty plants from F₂ generations were randomly harvested from each replication and measurements of above-ground biomass, thousand-kernel weight, spike number, number of grains per spike and grain yield were made.

2.2. Statistical Analysis and Estimation of Genetic Parameters

2.2.1. Variance Components, Heritability and Minimum Number of Genes

Estimates of phenotypic (σ_p^2), genotypic (σ_g^2) and environmental (σ_e^2) variances were obtained from the data of the parents and their offspring generations according to the method outlined by Cruz *et al.* (2012). Broad sense heritability (h_{bs}^2) was calculated using the

components of variance derived from the parental and the offspring generations' data according to Acquaah (2007).

$$h_{bs}^2(\%) = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2} \times 100$$

where, σ_g^2 = genotypic variance, σ_p^2 = phenotypic variance.

The minimum number of genes involved in the control of each trait was estimated according to Burton (1951).

2.2.2. Selection Differential and Expected Response to Selection

Selection differential (S), the expected response to selection (RS), the expected response to selection expressed as % of the base population mean (% RS) and the expected genetic gain (PGG) were calculated using the formulas reported by Cruz *et al.* (2012).

$$S = (\bar{X}_s - \bar{X}_o)$$

$$RS = S \times h_{ms}^2$$

$$RS(\%) = 100 \times \left(\frac{RS}{\bar{X}_o} \right)$$

$$PGG = (\bar{X}_o + RS)$$

2.2.3. Heterosis, potence ratio and inbreeding depression

The percent increase or decrease of F₁ hybrids over mid parent value was calculated to estimate heterosis, following Fonseca and Patterson (1968). The dominance estimate (P) was determined using the potence ratio method (Peter and Frey, 1966). Inbreeding depression (ID) was estimated by calculating the percent decrease of F₂ population mean over F₁ hybrid mean:

$$Heterosis = 100 \times \left(\frac{\bar{X}_{F1} - \bar{X}_{MP}}{\bar{X}_{MP}} \right)$$

$$P = 2 \times \left(\frac{\bar{X}_{F1} - \bar{X}_{MP}}{\bar{X}_{BP} - \bar{X}_{MP}} \right)$$

$$ID(\%) = 100 \times \left(\frac{\bar{X}_{F1} - \bar{X}_{F2}}{\bar{X}_{F1}} \right)$$

where \bar{X}_{F1} = the first generation mean, \bar{X}_{F2} = the second generation mean, \bar{X}_{MP} = mid parent mean, \bar{X}_{BP} = best parent mean. All statistical analyses were carried out using Genes software (Cruz, 2013) and Microsoft Excel spreadsheets.

3. Results

3.1. Mean Performances of the Evaluated Populations

Means and variances for the analyzed traits of the two crosses are presented in Table 1. Parents showed difference for all traits, in both crosses, except for thousand-kernel weight in Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross. Mean values of the first filial generation of the Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias cross were between parental values for the number of grains per spike. In both crosses, the performances of F₁'s were better than those of the best parents for the number of spikes per plant, above-ground biomass and grain yield. However, the F₁ mean performance of the number of grains per spike was higher than that of the best parent in Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross only. Furthermore, F₁ generation showed significant

decline over respective parent for thousand-kernel weight in both crosses. These results indicated the presence of heterotic effects for these characters. Means of the second filial generations were between parental values for thousand-kernel weight, number of grains per spike, biomass per plant and grain yield in Acsad₈₉₉ × Mahon cross. F₂ population mean exceeded the mean of the best parent for number of spikes per plant in both crosses and for thousand-kernel weight, above-ground biomass per plant and grain yield in Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross. These results indicated the presence of transgressive segregants in the F₂ generation for number of spikes per plant and thousand-kernel weight. Both traits are important determinants of grain yield, under semi-arid conditions. In addition, F₂ generation, of Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross exhibited lower number of grains per spike than the lowest parent. The largest variances for all evaluated traits were found in the F₂ generation. These results were somewhat expected, since the observed variability of the F₂ generation is due to environmental and genetic sources (Falconer and MacKay, 1996).

Table 1. Means (\bar{X}) and variances (σ^2) for the studied characters of four wheat populations (P₁, P₂, F₁ and F₂) derived from two bread wheat crosses.

Generati on	Para meter	Characters				
		TKW	NS	NGS	BIO	GY
Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias						
P ₁	\bar{X}	39.47	5.87	48.82	24.00	11.41
	σ^2	17.78	4.88	150.48	105.24	33.32
P ₂	\bar{X}	40.79	9.23	33.77	33.40	12.77
	σ^2	2.06	9.21	60.48	173.21	26.51
F ₁	\bar{X}	33.11	17.67	35.07	56.93	20.40
	σ^2	1.14	10.33	3.70	82.97	9.12
F ₂	\bar{X}	36.27	9.80	35.01	31.97	12.72
	σ^2	22.02	22.71	108.90	279.82	64.49
Acsad₁₀₆₉ × Rmada						
P ₁	\bar{X}	34.58	5.50	49.34	22.29	9.58
	σ^2	4.81	3.43	214.82	126.99	25.70
P ₂	\bar{X}	34.69	7.40	48.97	24.17	12.40
	σ^2	5.25	10.52	146.67	107.87	35.90
F ₁	\bar{X}	29.87	14.00	53.04	54.73	22.18
	σ^2	4.55	3.00	5.97	46.97	12.20
F ₂	\bar{X}	37.20	8.00	44.60	30.37	13.81
	σ^2	18.66	11.66	199.02	274.79	59.80

TKW: Thousand-kernel weight (g), NS: Number of spikes per plant, NGS: Number of grains per spike, BIO: Biomass per plant (g), GY: Grain yield per plant (g).

3.2. Variance Components, Heritability and Minimum Number of Genes

Estimates of the components of variance, heritability, potency ratio and the minimum number of genes are presented in Table 2. In the present study, the values of the components of genetic variance were generally greater than the environmental component of variance for all traits except the number of grains per spike in Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias, where the two components are of similar

magnitude (Table 2). Therefore, the observed phenotypic variance can be associated, in most part, to the effect of their genetic differences, with negligible environmental effects. Contributions of genotypic variance to the total variance, in Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias cross, were 74.9, 61.7, 49.9, 60.3 and 69.7 % for thousand-kernel weight, number of spikes per plant, number of grains per spike, above ground biomass and grain yield, respectively (Figure 1). These figures were 74.3, 57.2, 53.1, 70.1 and 64.0 % in Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross for the above mentioned traits (Figure 1). In the present study, estimates of broad sense heritability ranged between 49.87 and 74.88 % (Table 2). Both low and high h²_{bs} values were observed in Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias cross for the number of grains per spike and thousand-kernel weight, respectively. Generally, values of broad sense heritability were either equal to or greater than 50% for all characters under study, indicating possibilities for improvement through selection in the genetic material produced.

The minimum number of genes is a useful indicator of the polygenic nature of the character studied. The minimum number of genes controlling thousand-kernel weight, spikes number, number of grains per spike, above ground biomass and grain yield in Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias cross were 3.48, 2.90, 2.75, 4.86 and 4.85, respectively (Table 2). In the Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross, these figures were 2.24, 4.21, 5.39, 2.82 and 3.47, respectively. These results indicated that the characters under study are controlled by a relatively small number of genes and a few selection cycles would be necessary to obtain the required accumulation of the favorable alleles controlling them.

Table 2. Estimates of phenotypic (σ_p^2), genotypic (σ_g^2) and environmental (σ_e^2) variance components, broad sense heritability (h²_{bs}), and minimum number of genes (mng) for the studied characters of four populations (P₁, P₂, F₁ and F₂) derived from two bread wheat crosses.

Genetic component	Characters				
	TKW	NS	NGS	BIO	GY
Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias					
σ_p^2	22.02	22.71	108.90	279.82	64.49
σ_g^2	16.49	14.02	54.31	168.72	44.97
σ_e^2	5.53	8.69	54.59	111.10	19.52
h ² _{bs} (%)	74.88	61.74	49.87	60.30	69.72
F ₂ range	23.81/ 45.26	4.00/ 22.00	20.91/ 55.49	11.00/ 92.00	2.08/ 43.85
mng	3.48	2.90	2.75	4.86	4.85
Acsad₁₀₆₉ × Rmada					
σ_p^2	18.66	11.66	199.02	274.79	59.80
σ_g^2	13.87	6.67	105.67	192.59	38.30
σ_e^2	4.79	4.99	93.36	82.20	21.50
h ² _{bs} (%)	74.30	57.20	53.09	70.09	64.05
F ₂ range	29.67/ 45.44	4.00/ 19.00	13.34/ 80.87	9.00/ 75.00	2.37/ 34.99
mng	2.24	4.21	5.39	2.82	3.47

TKW: Thousand-kernel weight (g), NS: Number of spikes per plant, NGS: Number of grains per spike, BIO: Biomass per plant (g), GY: Grain yield per plant (g).

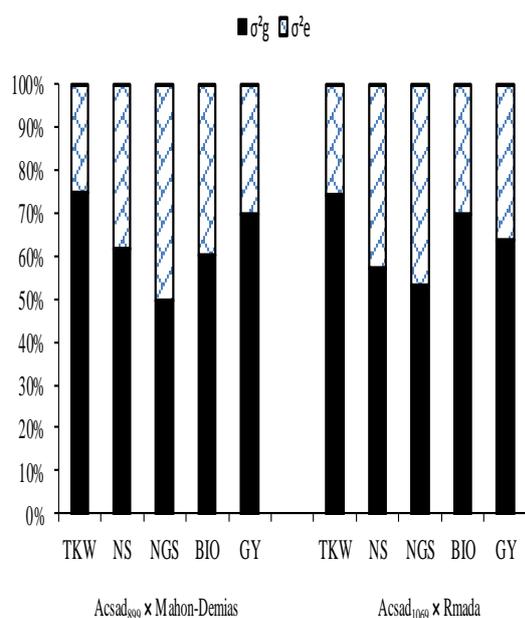


Figure 1. Relative contribution of the genetic and environmental variance components to the phenotypic variance for the measured traits in two bread wheat crosses.

3.3. Selection Differential, Expected Response to Selection and Expected Genetic Gain

The estimates of the selection differential for the studied characters ranged from 5.12 g for thousand-kernel weight in Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias cross to 25.47 g for biomass per plant in Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross (Table 3). Positive selection differentials indicate the possibility of selecting genotypes with good performances. Knowledge of the expected response to selection and the consequent expected genetic gain are essential to identify the appropriate selection criteria (Acquaah, 2007). In Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias cross, values of the expected response to selection for thousand-kernel weight, number of spikes per plant, number of grains per spike, above-ground biomass and grain yield were 3.83 g, 4.96 spikes, 8.50 grains per spike, 14.99 g and 8.04 g, respectively. Expressed as a percentage, the expected response to selection for grain yield took the highest value of 63.25%, suggesting an expected genetic gain, after the first cycle of selection, of 20.77 g. The lowest value, 10.58%, of the expected response to selection, expressed as percentage of the mean of base population, was recorded for thousand-kernel weight, leading to an expected genetic gain of 40.09 g.

In Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross, values of the expected response to selection for thousand-kernel weight, number of spikes per plant, number of grains per spike, above-ground biomass and grain yield were 4.51 g, 2.96 spikes, 9.08 grains per spike, 17.84 g and 7.21 g, respectively. The expected genetic gain values were 41.71, 10.96, 53.68, 48.21 and 21.02 for thousand-kernel weight, number of spikes per plant, number of grains per spike, above-ground biomass and grain yield, respectively (Table 3).

Table 3. Base population mean (\bar{X}_0), mean of the selected plants (\bar{X}_s), selection differential (S), expected response to selection (RS), expected response to selection expressed as percentage of the base population mean (%RS), and predicted gain genetic (PGG) for the studied characters of four populations (P₁, P₂, F₁ and F₂) derived from two bread wheat crosses.

Genetic component	Characters				
	TKW	NS	NGS	BIO	GY
Acsad ₈₉₉ × Mahon-Demias					
\bar{X}_0	36.27	9.80	35.01	31.97	12.72
\bar{X}_s	41.38	17.83	52.06	56.83	24.26
S	5.12	8.03	17.04	24.87	11.54
RS	3.83	4.96	8.50	14.99	8.04
RS (%)	10.58	50.61	24.27	46.90	63.25
PGG	40.09	14.76	43.51	46.96	20.77
Acsad ₁₀₆₉ × Rmada					
\bar{X}_0	37.21	8.00	44.60	30.37	13.81
\bar{X}_s	43.28	13.17	61.71	55.83	25.07
S	6.07	5.17	17.11	25.47	11.26
RS	4.51	2.96	9.08	17.84	7.21
RS (%)	12.11	36.93	20.36	58.78	52.20
PGG	41.71	10.96	53.68	48.21	21.02

TKW: Thousand-kernel weight (g), NS: Number of spikes per plant, NGS: Number of grains per spike, BIO: Biomass per plant (g), GY: Grain yield per plant (g).

3.4. Heterosis, Potence Ratio and Inbreeding Depression

Heterosis over mid-parent and inbreeding depression percentage values in both crosses are presented in Figure 2 for the studied characters. Positive heterosis values for the number of spikes per plant, above-ground biomass and grain yield were observed in both crosses. A positive heterosis estimate was also recorded for the number of grains per spike in Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross. The heterosis values were low for grain yield and number of spikes but high for above ground biomass, in both crosses (Figure 2). Moreover, low and negative heterosis values were recorded for thousand-kernel weight in both crosses and for number of grains per spike in Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias cross. Inbreeding depression was positive for number of spikes per plant, above-ground biomass and grain yield, and negative for thousand-kernel weight in both crosses (Figure 2). The maximum inbreeding effect was recorded for the number of spikes per plant in Acsad₈₉₉ × Mahon-Demias cross, while the minimum was exhibited by thousand-kernel weight in Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross. The positive estimates indicated that mean values of the F₂ generation were reduced compared to F₁ means. The degree of dominance of the various traits, presented as potence ratio, is reported in Table 4. Thousand-kernel weight potence ratio absolute value was

greater than unity, in both crosses, suggesting over dominance. Over dominance acted in opposite directions, reducing this trait in $Acsad_{899} \times Mahon-Demias$ and increasing it in $Acsad_{1069} \times Rmada$ (Table 4). A partial dominance towards the higher parent was observed for the number of spikes per plant, biomass per plant and grain yield; and toward the lowest parent for number of grains per spike, in both crosses. Potence ratio absolute values of these traits were smaller than unity.

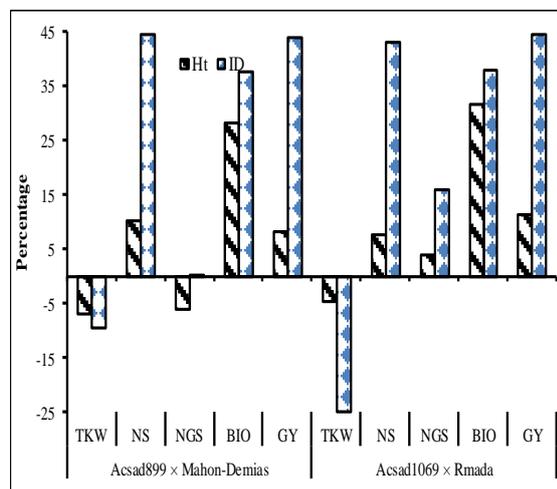


Figure 2. Percentage of heterosis (Ht) and inbreeding depression (ID) for the studied characters obtained in two bread wheat crosses.

Table 4. Potence ratio for the studied characters in two bread wheat crosses.

Characters	Potence ratio	
	$Acsad_{899} \times Mahon-Demias$	$Acsad_{1069} \times Rmada$
Thousand-kernel weight (g)	-2.75	2.24
Number of spikes per plant	0.60	0.36
Number of grains per spike	-0.33	-0.22
Above-ground biomass (g)	0.08	0.35
Grain yield per plant (g)	0.22	0.44

4. Discussion

Developing varieties resilient to moisture stress conditions and expressing high yield potential are an important objective in wheat breeding programs targeting arid and semi-arid regions. Various morphological, yield-related and physiological traits have been suggested as indicators for identifying drought tolerant genotypes (Richards *et al.*, 2002; Garcia del Moral *et al.*, 2003; Nouri *et al.*, 2011). The success of any plant breeding program depends on several factors including the amount of genetic variability, heritability and expected genetic gain of the trait under improvement. A higher amount of genetic variability accompanied by greater heritability and expected genetic gain will result in a significant progress

through selection (Nouri *et al.*, 2011). To accumulate a desirable gene pool in improved germplasm, it is essential to understand the extent of genetic variation and the inheritance pattern of the metric traits in relation to the targeted environment for which varieties are to be developed (Farshadfar *et al.*, 2000). The results of the present study indicated a large phenotypic variation between parents and filial generations for the analyzed traits. Genetic components were greater than the environmental component of variance, suggesting negligible environmental effects. Several researchers, reviewed by Mohamed (2014), reported a sizeable variability in wheat cross populations for agronomic traits.

The results indicated that F_1 's were better than the best parents for spike number, above-ground biomass and grain yield, suggesting the presence of heterotic effects. Transgressive segregants for thousand-kernel weight and inbreeding depression for biomass, grain yield, grains per spike and spike number were observed in the F_2 generation. Koumber and El-Gammaal (2012) reported similar results. Broad sense heritability values were equal to or greater than 50% for the traits under study, suggesting possibilities for improvement through selection. Heritability values, observed in this study, are of the same magnitude as those reported by Khan *et al.* (2007) and Khaled (2013). Knowledge of the heritability is important to breeders, because it measures the degree to which a character may be transmitted from parents to offspring and it indicates the extent to which the improvement is possible through selection (Acquaah, 2007). The studied traits are controlled by a relatively small number of genes, suggesting that few selection cycles would be necessary to obtain the required accumulation of the favorable alleles controlling them. The expected response to selection, expressed as a percentage of the base population mean, varied from 10.58% for thousand-kernel weight to 63.25% for grain yield.

Farshadfar *et al.* (2001) mentioned that moderate to high estimates of the expected response to selection suggest that the early selection could be effective as a strategy to improve the traits under study, whereas the delayed selection would be more effective to improve characters which exhibited a low expected response to selection values. Results indicated that over dominant inheritance was involved in thousand-kernel weight control, while partial dominance was involved in the genetic control of the other traits. Both additive and non-additive gene actions were involved in the expression of most agronomic characters (Hannachi *et al.*, 2013). Mohamed (2014) reported over dominance in the inheritance of these traits in two wheat crosses. Rashid *et al.* (2007) indicated that the grain yield was controlled by additive gene effects. Hassan *et al.* (2007) and Akhtar and Chowdhry (2006) reported that a partial dominance was involved in biomass, spike number and thousand-kernel weight.

The results suggested, based on h^2_{bs} , expected response to selection which expressed the significance of additive gene effects, that the early selection could be effective to improve the number of spikes, above ground

biomass, grain yield, and the number of grains per spike while delayed selection could be applied to improve thousand-kernel weight. In fact, a sizeable contribution of the dominance effect suggests postponing the selection of the character under improvement to advanced generations when a sufficient reduction of the dominance variance component is reached. However, in the presence of high dominance effect it is still possible to select superior plants in the progenies of a cross for a trait of interest.

5. Conclusion

In the present study, different characters were evaluated by estimating various genetic parameters in segregating and non-segregating generations in two bread wheat crosses under semi-arid environment. The results indicated the presence of desirable transgressors, in both crosses, for a number of spikes per plant; desirable transgressors for thousand-kernel weight, above-ground biomass and grain yield, and undesirable transgressors for number of grains per spike in Acsad₁₀₆₉ × Rmada cross. Estimates of broad sense heritability took intermediate to high values for all characters under study, expressing the significance of additive gene effects and indicating possibilities for improvement through selection. The expected response to selection varied among traits and was of a similar magnitude in both crosses. Over dominance was observed in the expression of thousand-kernel weight, and partial dominance was observed for a number of spikes, above-ground biomass, grain yield, and number of grains per spike, in both crosses. The results suggested that the early selection could be effective to improve the number of spikes, above-ground biomass, grain yield, and number of grains per spike while delayed selection could be applied to improve thousand-kernel weight.

References

- Acquaah G. 2007. **Principals of Plant Genetics and Breeding**. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Akhtar N and Chowdhry MA. 2006. Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. *Inter J Agricul Biol.*, **4**: 523–527.
- Beche E, Da Silva CL, Pagliosa ES, Capelin MZ, Franke J, Matei G and Benin G. 2013. Hybrid performance and heterosis in early segregant populations of Brazilian spring wheat. *Australian J Crop Sci.*, **7(1)**: 51–57.
- Blum A. 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation*, **20**: 135–148.
- Bray EA. 2002. Classification of genes differentially expressed during water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana*: an analysis using microarray and differential expression data. *Ann Botany*, **89**: 803–811.
- Burton GW. 1951. Quantitative inheritance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Agronomy J.*, **43**: 409–417.
- Cattivelli L, Rizza F, Badeck FW, Mazzucotelli E, Mastrangelo AM, Francia E, Marè C, Tondelli A and Stanca AM. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Res.*, **105 (1-2)**: 1–14.
- Chennafi H, Aïdaoui A, Bouzerzour H and Saci A. 2006. Yield response of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivar Waha to deficit irrigation under semiarid growth conditions. *Asian J Plant Sci.*, **5**: 854–860.
- Cruz CD. 2013. Genes: a software package for analysis in experimental statistics. *Acta Sci Agronomica*, **35**: 271–276.
- Cruz CD, Regazzi AJ and Carneiro PCS. 2012. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético** - ISBN 9788572694339. 4th ed. UFV, Viçosa.
- Falconer DS and Mackay TFC. 1996. **Introduction to Quantitative Genetics**. Longman, Essex, 4th ed. Edition, UK.
- Farshadfar E, Farshadfar M and Sutka J. 2000. Combining ability analysis of drought tolerance in wheat over different water regimes. *Acta Agronomica Hungarica*, **48**: 353–361.
- Farshadfar E, Ghandha M, Zahravi M and Sutka J. 2001. Generation mean analysis of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Agronomica Hungarica*, **49**: 59–66.
- Fellahi Z, Hannachi A, Bouzerzour H and Boutekrabi A. 2013. Line × tester mating design analysis for grain yield and yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Inter J Agronomy*, **2013**, Article ID 201851, 9 p.
- Fonsecca S and Patterson FL. 1968. Hybrid vigour in seven-parent diallel cross in common wheat (*T. aestivum* L.). *Crop Sci.*, **2**: 85–88.
- Garcia del Moral LF, Rharrabti Y, Villegas D and Royo C. 2003. Evaluation of grain yield and its components in durum wheat under Mediterranean conditions: an ontogenic approach. *Agronomy J.*, **95**: 266–274.
- Gowda M, Kling C, Würschum T, Liu W, Maurer HP, Hahn V and Reif JC. 2010. Hybrid breeding in durum wheat: heterosis and combining ability. *Crop Sci.*, **50**: 2224–2230.
- Hannachi A, Fellahi Z, Bouzerzour H and Boutekrabi A. 2013. Diallel-cross analysis of grain yield and stress tolerance-related traits under semi-arid conditions in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Electronic J Plant Breeding*, **4 (1)**: 1027–1033.
- Hassan G, Fida M, Shah A and Khalil I. 2007. Combining ability in the F₁ generation of diallel cross for yield and yield components in wheat. *Sarhad J of Agricul.*, **23**: 56–72
- Kaur V and Behl RK. 2010. Grain yield in wheat as affected by short periods of high temperature, drought and their interaction during pre- and post- anthesis stages. *Cereal Res Communications*, **38**: 514–520.
- Khaled MAI. 2013. Analysis of yield and yield components in two bread wheat crosses under water stress conditions. *Egyptian J Agricul Res.*, **91(4)**: 1489–1501.
- Khan I, Khalil IH and Nasir-ud-Din. 2007. Genetic parameters for yield traits in wheat under irrigated and rainfed environments. *Sarhad J Agricul.*, **23(4)**: 973–980.
- Koumber RM and El-Gammaal AA. 2012. Inheritance and gene action for yield and its attributes in three bread wheat crosses (*Triticum aestivum* L.). *World J Agricul Sci.*, **8(2)**: 156–162.
- Mohamed NEM. 2014. Genetic control for some traits using generation mean analysis in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Inter J Plant Soil Sci.*, **3(9)**: 1055–1068.
- Mullet JE and Whitsitt MS. 1996. Plant cellular responses to water deficit. *Plant Grow Regulation*, **20**: 119–124.
- Nezhadahmadi A, Prodhon ZH and Faruq G. 2013. Drought tolerance in wheat. *Sci World J.*, **2013**, Article ID 610721, 12 p.

Noorka IR., Rehman S, Haidry JR, Khaliq I, Tabassam S and Din M. 2009. Effect of water stress on physico-chemical properties of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Pak J Botany*, **41(6)**: 2917–24.

Nouri A, Etminan AJ, Teixeira da Silva JA and Mohammadi R. 2011. Assessment of yield, yield-related traits and drought tolerance of durum wheat genotypes (*Triticum turgidum* var. *Durum* Desf.). *Australian J Crop Sci.*, **5**: 8–16.

Peter FC and Frey KJ. 1966. Genotypic correlations, dominance and heritability of quantitative characters in oats. *Crop Sci.*, **6**: 259–262.

Rashid M, Cheema AA and Ashraf M. 2007. Line x tester analysis in basmati rice. *Pak J Botany*, **39**: 203–2042.

Richards RA, Rebetzke GJ, Condon AG and Van Herwaarden AF. 2002. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Sci.*, **42**: 111–121.

ملخص

أجريت هذه الدراسة في الحقل التجريبي التابع للمعهد الوطني الجزائري للبحث الزراعي (INRAA)، وحدة البحث بسطيف، و كذا مختبر التكنولوجيا الحيوية التابع للمركز الدولي لتحسين الذرة والقمح (CIMMYT) خلال المواسم الزراعية 2012/13، 2014/13 و 2015/14. الهدف منها هو تحديد طريقة عمل الجينات، اختبار فعالية الانتخاب المبكر والأسس الجينية لتأقلم القمح اللين (*Triticum aestivum* L.) و هذا لاختيار سلالات ذات كفاءة عالية و مقاومة للإجهادات اللاحيوية المائية و الحرارية التي تميز المناطق شبه الجافة المرتفعة. تتكون المواد النباتية المدروسة من 600 سلالة F₂، F₃ و F₄ تنتمي إلى 20 عشيرة تم الحصول عليها عن طريق تهجينات بين 9 أنماط وراثية أبوية باستعمال التحليل الوراثي سلالة × كشف. تشير النتائج إلى تعقد النظام الوراثي المسؤول على التعبير عن الصفات المدروسة في الـ F₂. لتحسين المردود الحبي في ظل هذه الظروف، كان الانتخاب على أساس المؤشرات أكثر فعالية مقارنة بالانتخاب المباشر وغير المباشر. يظهر التوصيف الجزيئي للسلالات المدروسة تنوع كبير في الأنماط الفردانية. تميل السلالات نصف قزمية والمتأخرة عند الاسبال إلى مردود أفضل. النمط المثالي الذي نتصوره للبيئات شبه الجافة يقرب من النمط الفردي المطلوب [vrn-A1, Claire, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a].

كلمات مفتاحية: *Triticum aestivum*، اجهاد مائي، انتخاب، تأقلم، مردود، شبه جاف.

RESUME

La présente recherche a été conduite sur le site expérimental de l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (INRAA), unité de Sétif, et au laboratoire de biotechnologie du Centre International pour l'Amélioration du Maïs et du Blé (CIMMYT), au cours des campagnes agricoles 2012/13, 2013/14 et 2014/15. Elle s'est fixée pour objectif de déterminer le mode d'action des gènes, l'efficacité de la sélection précoce et les bases génétiques de l'adaptation du blé tendre (*Triticum aestivum* L.) en vue de sélectionner des lignées performantes et tolérantes des stress abiotiques, hydrique et thermique, qui caractérisent les zones semi-arides d'altitude. Le matériel végétal est constitué de 600 lignées F₂, F₃ et F₄ appartenant à 20 populations biparentales générées suivant un dispositif de croisements Lignées x Testeurs entre 9 géotypes parentaux. Les résultats indiquent la complexité du système génique impliqué dans la détermination des caractères mesurés en F₂. Pour améliorer le rendement en grains sous ces conditions, la sélection sur indice s'est montrée plus efficace que la sélection directe et indirecte. Le criblage moléculaire des lignées évaluées montre une grande diversité des haplotypes. Les lignées demi-naines et tardives à l'épiaison présentent un rendement meilleur. L'idéotype recherché pour les milieux semi-arides est proche de celui matérialisé par l'haplotype [vrn-A1, Claire, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a].

Mots clés: *Triticum aestivum*, stress hydrique, sélection, adaptation, rendement, semi-aride.

ABSTRACT

The present research was conducted at the experimental field of the National Agronomic Research Institute of Algeria (INRAA), unit of Setif and the biotechnology lab of the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), during the 2012/13, 2013/14 and 2014/15 cropping season. The objective was to determine the mode of gene action, test the efficiency of early generation selection and the genetic base of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) adaptation in order to select high yielding and resilient lines to abiotic stress of the high altitude semi-arid regions. The plant material comprised 600 F₂, F₃ and F₄ lines belonging to 20 bi-parental populations generated from crosses between 9 parental genotypes in a Line x Tester mating design. The results indicate the complexity of the genetic system involved in determination of the traits measured in F₂. To improve grain yield under these conditions, selection based-index seems to be more efficient than direct and indirect selection. The molecular screening of the evaluated lines shows a great diversity of haplotypes. The semi-dwarf and latest lines are yielder. The ideotype sought for the semi-arid environments is close to the haplotype [vrn-A1, Claire, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1b, Ppd-D1a].

Key words: *Triticum aestivum*, drought stress, selection, adaptation, yield, semi-arid.