



DEPARTEMENT DES SCIENCES AGRONOMIQUES

N° ...../SNV/2020

Thèse

Présentée par

**SALMI Manel**

Pour l'obtention du diplôme de

**DOCTORAT en sciences**

**Filière : agronomie**

**Spécialité : production végétale**

Thème

**Composantes génétiques de la variation de la tolérance du blé dur  
(*Triticum durum* Desf.) au stress abiotique : Analyse des  
générations de base**

Soutenue publiquement le 23/09/2020

Devant le Jury

Président	<b>MEKHLOUF Abdelhamid</b>	Pr.	<b>UFA Sétif 1</b>
Directeur	<b>BENMAHAMMED Amar</b>	Pr.	<b>UFA Sétif 1</b>
Co-directeur	<b>BENDERRADJI Laid</b>	Pr.	<b>UMB M'sila</b>
Examineurs	<b>BENBELKACEM Abdelkader</b>	DR.	<b>INRAA Constantine</b>
	<b>BAHLOULI Fayçal</b>	Pr.	<b>UMBI BBA</b>
Invité	<b>BOUZERZOUR Hamenna</b>	Pr.	<b>UFA Sétif 1</b>

## **REMERCIEMENTS**

*Tout d'abord, louange à «**ALLAH**» qui m'a guidé, m'a donné le courage, la volonté, la patience et m'a inspiré les bons pas et les justes réflexes. Sans sa miséricorde, ce travail n'aurait pas abouti.*

*Avant de présenter ce travail, je tiens à remercier tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, ont contribué à sa réalisation :*

*Mes remerciements vont tout d'abord à mon directeur de thèse le professeur **Benmahammed Amar** de l'université de Sétif 1 pour avoir accepté d'encadrer ce travail, pour ses multiples conseils, sa grande disponibilité, son savoir, ses idées, ses encouragements, la confiance qu'il m'a accordée durant ces quatre années ainsi que ses qualités humaines. Veuillez trouver ici, l'expression de ma profonde reconnaissance, mon immense gratitude et mon grand respect.*

*A mon co-directeur de thèse le professeur **Benderradji Laid** de l'Université de M'Sila. Je le remercie pour son aide et ses conseils précieux. Qu'il trouve ici l'expression de mon profond respect et ma profonde gratitude.*

*Je tiens à remercier chaleureusement et tout particulièrement le professeur **Bouzerzour Hamenna** qui m'a guidé au cours de cette thèse. Sans son encadrement scientifique, ses conseils, sa patience, ses orientations, son soutien, je suis bien consciente que ce travail de recherche n'aurait pas pu être finalisé à temps. Je lui suis très reconnaissante d'avoir consacré son temps malgré ses multiples charges. Je le remercie, également pour sa gentillesse et ses qualités humaines. Veuillez trouver ici, ma reconnaissance la plus sincère et de ma respectueuse considération.*

*Je tiens aussi à exprimer mes remerciements aux membres du jury :*

**Pr Mekhlouf Abdelhamid** MCA à l'université Sétif1 qui m'a honoré en acceptant de présider le jury de ce travail. Qu'il trouve ici l'expression de ma haute considération.

**Dr Benbelkacem Abdelkader** Directeur de Recherche à l'INRAA qui m'a honoré en acceptant d'examiner mon travail et aussi de m'avoir apporté une précieuse contribution dans la réalisation de ce travail. Qu'il trouve ici l'expression de ma haute considération.

**Pr Bahlouli Fayçal** de l'université de Bordj Bou Arreridj qui m'a honoré en acceptant de faire partie de ce jury. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Mes vifs remerciements s'adressent tout particulièrement au professeur **Benfarhi Said** et au docteur **Salmi Aicha** de l'université de Batna 1, pour leurs conseils précieux, leurs encouragements et leur soutien moral. Veuillez agréer l'expression de toute ma reconnaissance et le témoignage d'une profonde gratitude.

Je tiens à adresser mes vifs remerciements au Dr **Fellahi Zine El Abidine** pour sa grande disponibilité, ses conseils précieux. Qu'il trouve ici, l'expression de ma profonde reconnaissance et mon grand respect.

Je tiens également à remercier profondément toute l'équipe de l'ITGC de Sétif ; Monsieur le directeur **Wahbi Nacer Eddine** de m'avoir permis d'installer mon essai au sein de cette institution expérimentale pendant trois années consécutives ainsi que les ingénieurs chercheurs particulièrement Messieurs **Zerargui Houcine, Bachir Adel, M' hani Ameur** et **Harkati Bachir** et le reste du personnel et ouvriers pour leur aide précieuse et instantanée.

Mes remerciements s'adressent aussi au CNCC de sétif avec tout son personnel et plus particulièrement le directeur Monsieur **Hadj Sahraoui** qui m'a accueilli durant ces années dans son laboratoire.

Mes considérables remerciements vont également au laboratoire de valorisation des ressources biologiques et naturelles de l'Université de Sétif-1

avec leurs responsables Messieurs **Benmahammed A** et **Bouzerzour H** ainsi que l'ingénieur de laboratoire M<sup>elle</sup> **Sabrina**.

Je remercie également toutes l'es étudiantes de Master II que j'ai encadrées au cours de la réalisation de ma thèse. Elles ont contribué aux travaux effectués et m'ont permis d'avoir un aperçu de ce que constitue l'encadrement d'étudiants.

Je remercie tous mes enseignants durant tout mon parcours d'étude.

Enfin, je remercie le lecteur de ce manuscrit de bien vouloir porter attention à ces travaux de recherche.

## **DEDICACES**

*Je dédie ce travail à :*

*Mon très cher mari **BENFARHI YASSER** qui m'a éclairé le chemin de la vie par sa confiance, son grand soutien, ses encouragements et ses conseils au long de ce travail, m'ont été d'une très précieuse aide. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde reconnaissance et de mes remerciements les plus sincères.*

*Mes chers parents **KAMEL** et **NASSIMA** pour tous ce qu'ils ont fait pour moi, pour tous les sacrifices qu'ils ont consentis durant mes études, et que quoi que je dise, ne saurais exprimer envers eux ma reconnaissance, je les remercie du fond du cœur pour leur amour et leurs encouragements ;*

*Mes beaux parents pour leurs conseils précieux et leurs encouragements ;*

*Ma très chère fille **MARIA** ;*

*Mon très cher fils **ADEM** ;*

*Mes sœurs : **IKRAM, KHOULOU, AYA et GHADIR** ;*

*Mon frère : **YACINE** ;*

*Ma nièce : **ILINE** ;*

*Toutes mes amies et mes collègues*

**MANEL**

## ملخص

زراعة الحبوب في الجزائر بما فيها زراعة القمح الصلب (*Triticum durum* Desf.) تواجه العديد من الإجهادات حيث ان الاجهاد المائي ودرجة الحرارة المرتفعة هما الأكثر لفتا للنظر. البحث عن المقاومة لهذه الاجهادات تعد كأولوية في مجال تحسين النبات. أجريت هذه الدراسة على مستوى محطة التجارب الزراعية للمعهد التقني للمحاصيل الكبرى (ITGC) بسطيف خلال الموسمين الزراعيين 2014/2013 و2018/2017، حيث الهدف هو التحليل الوراثي و تحديد العوامل الوراثية للصفات المورفوفيزيولوجية لسنة أجيال أساسية لتصلب عند القمح الصلب (*Triticum durum* Desf) و 6 عشائر F2 و سلالاتهم الابوية. نتائج تحليل الأجيال الأساسية تكشف أن الصفات التي تم تحليلها تظهر نظام وراثي معقد. لذلك يجب تأجيل الاختبار لهذه الصفات وممارسته على أجيال أكثر تقدما مثل F7 أو حتى F8 وأكثر، للاستفادة من تقليل التغير السياتي، تقدير أفضل للأفعال الوراثية المضيفة واحتمالات التجاوزات الناشئة من وجود التفاعل الوراثي مضيف×مضيف [i] معنوي. توضح المقارنة بين أداء العشائر F2 وسلالاتهم الابوية وجود تجاوزات داخل F2 لجميع الصفات المحللة ويمكن ممارسة اختبار الأحادي الصفة بين العشائر F2 لتحسين طول السنبله وعدد الحبوب في السنبله ولتقليل المساحة الورقية ونسبة التحطم الخلوي. بينما يمكن إجراء اختبار الأحادي الصفة داخل العشائر F2 لتحسين كل الصفات المدروسة. هذه الدراسة تشير إلى وجود عمل الجينات المضاف للمساحة الورقية والكتلة الحيوية الهوائية مما يشير إلى أن الاختيار المبكر سيكون فعالاً في تحسين كلا المتغيرين. من ناحية أخرى، يجب تأخيره لتحسين الصفة الأخرى التي تتميز بسلوك جيني معقد.

**كلمات مفتاحية:** *Triticum durum*, تسامح, عمل الجينات, الأجيال الأساسية, درجة حرارة الغطاء النباتي, محتوى المائي النسبي, اليخضور.

## **RESUME**

La céréaliculture algérienne y compris la culture du blé dur (*Triticum durum* Desf.) est confrontée à une multitude de contraintes dont le déficit hydrique et les hautes températures sont les plus marquantes. La recherche de la tolérance à ces contraintes est un objectif prioritaire dans le domaine de l'amélioration variétale. Cette étude a été conduite au niveau de la Station Expérimentale Agricole de l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC) de Sétif au cours des campagnes agricoles allant de 2013/2014 à 2017/2018, dont l'objectif est d'analyser l'hérédité et d'estimer les paramètres génétiques des caractères morpho-physiologiques des 6 générations de base d'un croisement de blé dur (*Triticum durum* Desf.), et de 6 populations F<sub>2</sub> et leurs parents. Les résultats de l'analyse des générations de base révèlent que les caractères analysés montrent un déterminisme génétique complexe, de ce fait la sélection pour ces caractères doit être reportée et pratiquée sur des générations plus avancées telles que les F<sub>7</sub> voire F<sub>8</sub> et plus, pour bénéficier de la réduction de la variance de dominance, d'une meilleure estimation des effets géniques additifs et des possibilités de transgressions qui émergent suite à la présence d'interaction génique de type additive x additive [i] significative. La comparaison entre les performances des populations F<sub>2</sub> et celles des parents montre la présence de transgresseurs au sein des F<sub>2</sub> pour l'ensemble des caractères analysés et que la sélection monocaractère peut être pratiquée pour améliorer la longueur de l'épi et le nombre de grains par épi et pour réduire la surface de la feuille étendard et le dommage cellulaire. Cette étude indique la présence d'action génique de nature additive pour la surface de la feuille étendard et la biomasse aérienne, ce qui suggère que la sélection précoce serait probablement efficace pour améliorer ces deux variables. En revanche, il faut la retarder pour améliorer les autres caractères, qui se caractérisent par un comportement génétique complexe.

**Mots clés :** *Triticum durum*, tolérance, action génique, générations de base, température de couvert végétal, teneur relative en eau, chlorophylle.

## ***ABSTRACT***

Algerian Durum wheat (*Triticum durum* Desf.) faces a multitude of abiotic constraints among which drought and high temperatures are the most significant. Search for tolerance to these constraints is a priority objective in varietal improvement. This study was conducted at the experimental site of ITGC (Technical Institute of Field Crops) station of Setif during 2013/2014 to 2017/2018 cropping seasons. The objective was to analyze the heredity of morpho-physiological traits of 6 basic generations of a durum wheat cross, and six F2 populations and their parents. The results of the basic-generation analysis revealed that the traits analyzed show a complex genetic determinism, therefore the selection for these characters must be delayed and practiced on more advanced generations such as F7 or even F8 and more, to benefit from the reduction of dominance variance, a better estimate of additive genetic effects and possibilities of transgressions which emerge due to the presence of significant additive x additive [i] gene interaction. The comparison between the performances of the F2 populations and those of the parents showed the presence of transgressors within the F2 for all the analyzed traits and that the single-character selection inter-populations can be practiced to improve spike length and number of grains per spike and to reduce leaf area and percentage of damaged cells. While single-character intra-family selection can be conducted to improve all studied traits. This study indicated the presence of additive gene action for the leaf area and above ground biomass suggesting that early selection would probably be effective in improving these two variables. On the other hand, it must be delayed to improve the other traits, which are characterized by complex genetic behavior.

**Key words:** *Triticum durum*, tolerance, gene action, basic-generations, canopy temperature, relative water content, chlorophyll.

## **TABLE DES MATIERES**

REMERCIEMENTS	
DEDICACES	
ملخص	
RESUME	
ABSTRACT	
LISTE DES ABREVIATIONS	
LISTE DES FIGURES	
LISTE DES TABLEAUX	
ANNEXE	
INTRODUCCTON GENERALE.....	1
<b>CHAPITRE I. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE.....</b>	<b>4</b>
1. CLASSIFICATION BOTANIQUE, HISTOIRE ET ORIGINE GENETIQUE DES BLES CULTIVES.....	4
2. LA PRODUCTION DU BLE DUR.....	7
2.1. DANS LE MONDE.....	7
2.2. En Algérie.....	8
3. FACTEURS ABIOTIQUES LIMITANT LA PRODUCTION DU BLE DUR EN ALGERIE.....	10
3.1. STRESS HYDRIQUE.....	10
3.2. STRESS THERMIQUE.....	11
4. REPONSES ADAPTATIVES DE LA PLANTE POUR CONTRER LE STRESS.....	13
4.1. ESQUIVE.....	13
4.2. EVITEMENT.....	13
4.2.1. AMELIORATION DE L'ABSORPTION HYDRIQUE.....	13
4.2.2. REDUCTION DES PERTES D'EAU.....	14
4.3. TOLERANCE.....	15
4.3.1. AJUSTEMENT OSMOTIQUE.....	15
4.3.2. STAY GREEN.....	17
4.3.3. INTEGRITE DE LA MEMBRANE CELLULAIRE.....	17
5. AMELIORATION GENETIQUE DU BLE DUR.....	18
5.1. OBJECTIFS DE L'AMELIORATION GENETIQUE DU BLE DUR.....	19
5.1.1. AMELIORATION DU POTENTIEL DE RENDEMENT.....	19
5.1.2. AMELIORATION DE L'ADAPTABILITE.....	20

5.2. NATURE GENETIQUE DES CARACTERES D'ADAPTATION.....	21
5.3. CHOIX DES PARENTS A CROISER.....	23
5.3.1. DIVERSITE GENETIQUE.....	23
5.3.2. APTITUDES A LA COMBINAISON.....	26
5.4. ACTIONS GENIQUES.....	27
<b>CHAPITRE II. ESTIMATION DES PARAMETRES GENETIQUES DES CARACTERES</b>	
<b>MORPHO-PHYSIOLOGIQUES ET AGRONOMIQUES PAR ANALYSE DES</b>	
<b>GENERATIONS DE BASE.....</b>	<b>29</b>
ملخص.....	29
RESUME.....	30
ABSTRACT.....	31
INTRODUCTION.....	32
MATERIEL ET METHODES.....	34
1. SITE EXPERIMENTAL.....	34
2. MATERIEL VEGETAL ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL.....	34
3. MESURES ET NOTATIONS.....	36
4. ANALYSE DES DONNEES.....	38
4.1. ANALYSE DE LA VARIABILITE ET DES PERFORMANCES DES GENERATIONS	
DE BASE.....	38
4.2. HETEROSIS.....	39
4.3. DEPRESSION HYBRIDE.....	40
4.4. HERITABILITES.....	41
4.5. REPONSE A LA SELECTION OU GAIN GENETIQUE.....	42
4.6. MODELE A 3 ET 6 PARAMETRES.....	42
4.6.1. MODELE A TROIS PARAMETRES.....	42
4.6.2. MODELE A 6 PARAMETRES.....	43
4.7. ESPERANCES MOYENNES.....	43
4.8. TEST D'ECHELLE OU SCALING TEST.....	44
4.9. COMPOSANTES DE LA VARIANCE GENETIQUE.....	46
RESULTATS ET DISCUSSION.....	47
1. CONDITIONS CLIMATIQUES.....	47
2. ANALYSE DE LA VARIABILITE PHENOTYPIQUE INTRA ET INTER-	
GENERATIONS.....	48

2.1. CARACTERES DE TOLERANCE DES STRESS ABIOTIQUES : LA TEMPERATURE DU COUVERT VEGETAL, LA TENEUR RELATIVE EN EAU, LE CONTENU EN CHLOROPHYLLE ET LES DOMMAGES OCCASIONNES A LA MEMBRANE CELLULAIRE .....	48
2.2. PHENOLOGIE ET MORPHOLOGIE DE LA PLANTE : LA DUREE DE LA PHASE VEGETATIVE, LA SURFACE DE LA FEUILLE ETENDARD, LA HAUTEUR DE LA PLANTE ET LA BOMASSE AERIENNE.....	52
2.3. COMPOSANTES DU RENDEMENT ET POIDS DES EPIS : LE NOMBRE D'EPIS, LE NOMBRE DE GRAINS PAR EPI ET PAR PLANTE, LE POIDS DE 1000 GRAINS ET LE POIDS DES EPIS.....	55
2.4. RENDEMENT ET INDICE DE RECOLTE : RDT ET IR.....	58
3. HETEROSIS ET DEPRESSION HYBRIDE.....	61
3.1. HETEROSIS.....	61
3.2. DEPRESSION HYBRIDE.....	64
4. HERITABILITE AU SENS LARGE ( $h^2BS$ ) ET REPOSE ATTENDUE DE LA SELECTION (R).....	64
5. ANALYSE GENETIQUE.....	66
5.1. TEST DE VALIDITE DU MODELE D'ADDITIVITE-DOMINANCE.....	66
5.2. MODELE A 6 PARAMETRES : ESTIMATION DES EFFETS GENIQUES.....	70
5.3. COMPOSANTES GENETIQUES DE LA VARIATION ET HERITABILITE AU SENS ETROIT ( $h^2BS$ ).....	77
6. CORRELATIONS INTER CARACTERES.....	80
CONCLUSION.....	85
<b>CHAPITRE III. ANALYSE DE LA VARIABILITE ET DES RELATIONS ENTRE LES PERFORMANCES DES F2 ET DES PARENTS .....</b>	<b>88</b>
ملخص.....	88
RESUME.....	89
ABSTRACT.....	90
INTRODUCTION.....	91
MATERIEL ET METHODES.....	93
1. SITE EXPERIMENTAL, MATERIEL VEGETAL ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL.....	93

2. NOTATIONS ET MESURES.....	94
3. ANALYSE DES DONNEES.....	95
3.1. ANALYSE DE LA VARIANCE ET DES PERFORMENCES DES PARENTS ET DES F2.....	95
RESULTATS ET DISCUSSION .....	97
1. ANALYSE DES PERFORMANCES DES PARENTS ET DES F2.....	97
1.1. LA SURFACE DE LA FEUILLE ETANDARD ET LA DUREE DE LA PHASE VEGETATIVE.....	97
1.2. HAUTEUR ET BIOMASSE AERIENNE DE LA PLANTE.....	103
1.3. LONGUEUR DE L'EPI ET L'INDICE DE RECOLTE.....	105
1.4. NOMBRE D'EPIS PAR PLANTE ET DE GRAINS PAR EPI.....	107
1.5. POIDS D'UN GRAIN ET RENDEMENT EN EN GRAINS PAR PLANTE.....	110
1.6. TENEUR RELATIVE EN EAU ET LE POURCENTAGE DE CELLULES ENDOMMAGEES.....	112
2. ACTIONS GENIQUES ET DISTANCES GENETIQUES ENTRE LES LIGNES PARENTALES.....	117
3. RELATIONS ENTRE LES PERFORMANCES DES F2 ET CELLES DES PARENTS.....	124
CONCLUSION.....	128
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....	130
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	134
ANNEXE.....	154

## ***LISTE DES ABREVIATIONS***

ACSAD :	Centre Arabe des Etudes des Zones Arides
AGC :	Aptitude générale à la combinaison
AMMI :	Additive Main Effect and Multiplicative Interaction
ASC :	Aptitude spécifique à la combinaison
BC :	Backcross
BIO :	Biomasse aérienne
CCI :	Chlorophyll content index
CHL :	Contenu en chlorophylle
CIMMYT :	International Maize and Wheat Improvement Center
CV :	coefficient de variation
D :	Composante additive
D :	effets additifs pondérés
ddl :	Degré de liberté
DE :	Distance euclidienne entre les parents croisés
DOC :	Dommages occasionnés à la membrane cellulaire
DPV :	Durée de la phase végétative
E :	Composante environnementale
FAO :	Food and Agriculture Organization of the United Nations
GB :	Glycine bétaïne
H :	Composante de dominance
H :	Effets de dominance pondérés
$h^2bs$ :	Héritabilité au sens large
$h^2ns$ :	Héritabilité au sens étroit
H/D :	Degré de dominance
ha :	Hectare
i :	Interaction des effets additifs x additifs (complémentarité),
ICARDA:	International Center for Agricultural Research in the Dry Areas
ID :	Depression hybride
IGC :	International Grains Council
IMC :	Pourcentage de cellules endommagées
INRAA :	Institut National de la Recherche Agronomique

IR :	Indice de récolte
ITGC :	Institut Technique des Grandes Cultures
J :	Interaction des effets additifs x dominances
l :	Interaction des effets de dominance x dominances (duplication)
MADR :	Ministère de l'agriculture et du développement rural
Mrb5 :	Oum Rabie 05
NE :	Nombre d'épis par plante
NGE :	Nombre de grains par épi
NGP :	Nombre de grains produit par plante
ONFAA :	Observatoire National des Filières Agricoles et Agroalimentaires
PE :	Poids des épis
PHT :	Hauteur de la plante
Pi :	Parent inférieur
PM :	Parent moyen
PMG :	Poids de 1000 grains
Ppds :	Plus petite différence significative
Ps :	Parent supérieur
QTL :	Quantitative traits loci
R :	Réponse à la sélection
$R_{\%F2}$ :	Réponse à la sélection relativement à la moyenne de la génération F2
RDT :	Rendement grain par plante
SAU :	superficie agricole utile
SCE :	Somme des Carrés des Ecart
SE :	Erreur standard
SFE :	Surface de la feuille étendard
SSR :	Simple Sequence Repeat
TCV :	Température de la canopée
TRE :	Teneur relative en eau
UE :	Union européenne
USA :	Etats unies d'Amérique
$\sigma_p$ :	Ecart type
$\sigma^2F2$ :	Variance de la génération F2

$\sigma^2E$  : Variance environnementale  
 $\sigma^2P$  : Variances des parents  
 $\sigma^2 F1$  : Variance de la génération F1

## **LISTE DES FIGURES**

<b>Figure 1.</b> Distribution des blés sauvages dans le croissant fertile (vert) (Faris, 2014).....	<b>4</b>
<b>Figure 2.</b> Relations phylogénétiques entre les blés cultivés et leurs ancêtres sauvages (Gill et <i>al.</i> , 2004).....	<b>5</b>
<b>Figure 3.</b> Localisation sur les chromosomes des gènes de gluten (Gli et Glu), de la couleur des grains (R), de la texture (Ha), de la composition de l'amidon (Wx), de la photopériode (Ppd), de la vernalisation (Vrn), de la résistance aux rouilles (Sr2 et Lr34), de la stérilité mâle (ms, Ms), restaurateurs de fertilité (Rf), de l'appariement entre homéologues (Ph1 et Ph2) et de résistance aux stress abiotiques (Alt1, Fr, Kna) (Gill et <i>al.</i> , 2004).....	<b>6</b>
<b>Figure 4.</b> Evolution des superficies (x 10 <sup>6</sup> ha), et de la production (x 10 <sup>6</sup> q) de céréales en Algérie au cours de la période 2006/07 à 2016/17, établi à partir des données de MADR, (2018).....	<b>8</b>
<b>Figure 5.</b> Diagramme séquentiel de développement des différentes générations étudiées. ....	<b>35</b>
<b>Figure 6.</b> Pluviométrie et température moyenne mensuelle enregistrées au cours des trois campagnes d'études sur le site de l'ITGC de Sétif.....	<b>47</b>
<b>Figure 7.</b> Divergence entre les caractéristiques des parents croisés Bousselam et Mrb5 (% de la moyenne de Bousselam).....	<b>77</b>
<b>Figure 8.</b> Liaisons entre la biomasse aérienne et le rendement en grain d'une part et entre le nombre de grains par plante et le rendement en grain, d'autre part.....	<b>83</b>
<b>Figure 9.</b> Variabilité intra population F2 de la surface de la feuille étendard.....	<b>101</b>
<b>Figure 10.</b> Variabilité intra population F2 de la durée de la phase végétative.....	<b>102</b>
<b>Figure 11.</b> Variabilité intra population F2 de la hauteur de la plante.....	<b>104</b>
<b>Figure 12.</b> Variabilité intra population F2 de la biomasse aérienne par plante.....	<b>105</b>
<b>Figure 13.</b> Variabilité intra population F2 de la longueur de l'épi.....	<b>106</b>
<b>Figure 14.</b> Variabilité intra population F2 de l'indice de récolte.....	<b>107</b>

<b>Figure 15.</b> Variabilité intra population F2 du nombre d'épi par plante.....	<b>108</b>
<b>Figure 16.</b> Variabilité intra population F2 du nombre de grains par épi.....	<b>109</b>
<b>Figure 17.</b> Variabilité intra population F2 du poids de mille grains.....	<b>110</b>
<b>Figure 18.</b> Variabilité intra population F2 du rendement en grains.....	<b>112</b>
<b>Figure 19.</b> Variabilité intra population F2 de la teneur relative en eau.....	<b>113</b>
<b>Figure 20.</b> Variabilité intra population F2 du pourcentage de cellules endommagées.....	<b>114</b>
<b>Figure 21.</b> Arbre phénétique établi, selon la méthode Ward, sur la base de la matrice des distances euclidiennes des variables mesurées des lignées parentales.....	<b>122</b>
<b>Figure 22.</b> Radar, établi en % de la valeur maximale, montrant le degré de dissemblance entre les parents Benimestina et Ofanto, les plus divergents de par la distance Euclidienne.....	<b>123</b>
<b>Figure 23.</b> Radar, établi en % de la valeur maximale, montrant le degré de dissemblance entre les parents Jordan collection 86/Ahlal et Massara-1//Lahn/Ch12003, les plus ressemblants de par la distance Euclidienne.....	<b>124</b>

## ***LISTE DES TABLEAUX***

<b>Tableau 1.</b> La production (en millions de tonnes) du blé dur de quelques pays (IGC, 2017)...	<b>7</b>
<b>Tableau 2.</b> Squelette de la table de l'analyse de la variance adoptée (Steel et Torrie, 1982)..	<b>39</b>
<b>Tableau 3.</b> Coefficients des contrastes calculés pour les différentes comparaisons des moyennes des différentes générations (Steel et Torrie, 1982).....	<b>39</b>
<b>Tableau 4.</b> Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères mesurés liés à la tolérance des stress abiotiques : Effet génération et contrastes intra et inter générations homogènes et hétérogènes.....	<b>49</b>
<b>Tableau 5.</b> Moyennes et valeurs extrêmes (max, min) observées et erreur standard la moyenne des caractéristiques liées à la tolérance des stress abiotiques des six générations de base.....	<b>50</b>
<b>Tableau 6.</b> Variance, écart type et coefficient de variation des caractéristiques liés à la tolérance des stress abiotiques des six générations de base.....	<b>51</b>
<b>Tableau 7.</b> Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères mesurés liés à la morphologie de la plante : Effet génération et contrastes intra et inter générations homogènes et hétérogènes.....	<b>52</b>
<b>Tableau 8.</b> Moyennes et valeurs extrêmes (max, min) observées et erreur standard la moyenne des caractéristiques liées à la morphologie de la plante des six générations de base.....	<b>53</b>
<b>Tableau 9.</b> Variance, écart type et coefficient de variation des caractéristiques liés à la morphologie de la plante des six générations de base.....	<b>55</b>
<b>Tableau 10.</b> Carrés moyens de l'analyse de la variance des composantes du rendement : Effet génération et contrastes intra et inter générations homogènes et hétérogènes.....	<b>56</b>
<b>Tableau 11.</b> Moyennes et valeurs extrêmes (max, min) observées et erreur standard la moyenne des composantes du rendement des six générations de base.....	<b>57</b>
<b>Tableau 12.</b> Variance, écart type et coefficient de variation des composantes du rendement des six générations de base.....	<b>58</b>

<b>Tableau 13.</b> Carrés moyens de l'analyse de la variance du rendement et de l'indice de récolte : Effet génération et contrastes intra et inter générations homogènes et hétérogènes.....	<b>59</b>
<b>Tableau 14.</b> Moyennes et valeurs extrêmes (max, min) observées et erreur standard la moyenne du rendement et de l'indice de récolte des six générations de base.....	<b>60</b>
<b>Tableau 15.</b> Variance, écart type et coefficient de variation du rendement et de l'indice de récolte des six générations de base.....	<b>61</b>
<b>Tableau 16.</b> Hétérosis et hétérobeliosis, en valeurs absolues et relatives, et dépression hybride des différents caractères mesurés des six générations de base.....	<b>63</b>
<b>Tableau 17.</b> Héritabilité au sens large ( $h^2_{bs}$ ), variance ( $\sigma^2_{h^2}$ ), standard erreur ( $SE_{h^2}$ ), test t de l'héritabilité ( $SE_{h^2}$ ) et réponse attendue de la sélection en valeur absolue (R) et relativement à la moyenne de la génération F2 ( $R_{\% \bar{x}F2}$ ).....	<b>65</b>
<b>Tableau 18.</b> Valeurs moyennes des paramètres génétiques [m], [d], [h] et test du $X^2$ de validité du simple modèle d'additivité-dominance (à 3 paramètres).....	<b>68</b>
<b>Tableau 19.</b> A, B, C, D tests d'échelle de la validité du modèle d'additivité-dominance à trois paramètres.....	<b>69</b>
<b>Tableau 20.</b> Valeurs estimées des différents paramètres génétiques, erreur standard de la moyenne et valeur t calculé.....	<b>71</b>
<b>Tableau 21.</b> Valeurs estimées des composantes D, H et E de la variation, corrélation F entre H et D, héritabilité au sens étroit ( $h^2_{ns}$ ) et degré de dominance $\sqrt{H/D}$ associées aux différentes variables étudiées.....	<b>78</b>
<b>Tableau 22.</b> Valeurs estimées des coefficients de corrélations de Pearson entre les différentes variables étudiées (au-dessous de la diagonale, coefficients de corrélations, en dessus de la diagonale, probabilité).....	<b>84</b>
<b>Tableau 23.</b> Liste des parents et des populations F2 étudiés au cours de la campagne 2013/2014 sur le site expérimental de SEA-ITGC de Sétif.....	<b>93</b>

<b>Tableau 24.</b> Carrés moyens des écarts de l'analyse de la variance des caractères mesurés...	<b>98</b>
<b>Tableau 25.</b> Valeurs moyennes des lignées parentales et des populations F2 des caractères mesurés.....	<b>99</b>
<b>Tableau 26.</b> Ecarts entre les moyennes des populations F2 et celles des parent moyen ( $\bar{x}_{F2-Pm}$ ) et valeurs du $t_{obs}$ correspondantes des caractères mesurés.....	<b>119</b>
<b>Tableau 27.</b> Distances Euclidiennes, entre les lignées parentales, déduites de la matrice des moyennes centrées et réduites des variables mesurées.....	<b>121</b>
<b>Tableau 28.</b> Coefficients de corrélations entre les performances des F2 et celles des parents et entre la variance des populations F2 et les performances des parents.....	<b>126</b>

## *ANNEXE*

<b>Tableau annexe 1 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la durée de la phase végétative.....	<b>154</b>
<b>Tableau annexe 2 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la surface de la feuille étendard.....	<b>154</b>
<b>Tableau annexe 3 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la teneur relative en eau.....	<b>154</b>
<b>Tableau annexe 4 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le contenu en chlorophylle.....	<b>155</b>
<b>Tableau annexe 5 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire.....	<b>155</b>
<b>Tableau annexe 6 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la température du couvert végétal.....	<b>155</b>
<b>Tableau annexe 7 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la hauteur de la plante.....	<b>156</b>
<b>Tableau annexe 8 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la biomasse aérienne.....	<b>156</b>
<b>Tableau annexe 9 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le nombre d'épis par plante.....	<b>156</b>
<b>Tableau annexe 10 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le poids des épis.....	<b>157</b>
<b>Tableau annexe 11 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le nombre de grains par plante.....	<b>157</b>
<b>Tableau annexe 12 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le nombre de grains par épi.....	<b>157</b>
<b>Tableau annexe 13 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le poids de 1000 grains.....	<b>158</b>
<b>Tableau annexe 14 :</b> Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le rendement grain.....	<b>158</b>

<b>Tableau annexe 15 : Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour l'indice de récolte.....</b>	<b>158</b>
--	------------

# ***INTRODUCTION GENERALE***

## INTRODUCTION GENERALE

L'Algérie est le plus grand pays d'Afrique couvrant plus de deux millions de kilomètres carrés. La plupart des activités agricoles en Algérie sont situées dans le nord du pays en raison des vastes zones désertiques non cultivables qui s'étendent vers le sud. Les cultures dominantes sont annuelles et concernent principalement les grandes cultures telles que les céréales, les fourrages, les légumineuses alimentaires et les pommes de terre. Avec 238 millions d'hectares de terres arables, l'Algérie ne dispose que de 3,4% de terres potentiellement arables (Benbelkacem, 2014). La production des céréales, jachère comprise, occupe environ 80% de la superficie agricole utile (SAU) du pays, la superficie emblavée annuellement en céréales se situe entre 3 et 3,5 million d'ha (Djermoun, 2009).

L'Algérie produit 2 millions de tonnes de blé dur et importe presque la même quantité (1,7 million de tonnes, moyenne 2011-2015) pour répondre à une demande intérieure croissante (Kirouani et *al.*, 2018). La cause principale de la faiblesse de la production est le bas niveau des rendements atteint actuellement et qui, quoiqu'en augmentation depuis 1990, reste en deçà de ce qu'il devrait être, ne dépassant pas une moyenne de 1.5 t/ha (Benbelkacem, 2013). Selon Hamadache et *al.*, (2002) Cette faible productivité est elle-même due à des contraintes abiotiques (Rareté et la mauvaise qualité des ressources en eau souterraines, précipitations faibles et irrégulières, la récurrence de la sécheresse, des températures élevées et la salinité), biotiques (adventices, sur tout) et humaines (itinéraires techniques appliqués, vulgarisation, etc...). Il est donc impératif de faire accroître les rendements à l'hectare, parce qu'il n'est plus possible d'étendre les superficies consacrées aux céréales d'hiver. D'après Acevedo (1989), les futurs progrès visent l'accroissement du rendement dans les zones à environnement défavorable par le biais du développement de cultivars à adaptation spécifique au stress de l'environnement (Benbelkacem et Kellou, 2002). Plusieurs auteurs comme Barkat et Khalfallah, (2004) ; Annichiarico et *al.*, (2005) ; Fellahi, (2017) ; Mazouz et Bouzerzour, (2017) s'accordent à dire que le développement de nouveaux génotypes performants passe incontestablement par l'amélioration génétique qui doit cibler un matériel végétal à haut potentiel de rendement et adapté à la variation climatique des zones semi-arides.

La culture du blé dur est confrontée à une multitude de contraintes dont le déficit hydrique et les hautes températures sont les plus marquantes. Ces contraintes imposent une

limite à l'expression des performances. La recherche de la tolérance à ces contraintes est un objectif prioritaire dans le domaine de l'amélioration variétale.

Une issue plus prometteuse repose sur l'amélioration génétique des plantes pour une meilleure adaptation aux contraintes environnementales. Jusqu'à présent, la sélection du blé dur s'est faite en puisant fortement dans les introductions des centres internationaux de la recherche agronomique. En effet, les nouvelles variétés adoptées sont sélectionnées sur la base de leur potentiel de rendement sans tenir compte des caractères adaptatifs qui sont des régulateurs de la productions en milieux variables (Laala et *al.*, 2009).

En effet la sélection pour l'adaptation générale est acquise au dépend du potentiel de rendement, alors que la sélection pour l'adaptation spécifique l'est au dépend de la tolérance (Kadi, 2012 ; Nouar, 2015).

Plusieurs caractères adaptatifs, d'ordres morphologiques, phénologiques et physiologiques, participent à l'amélioration de la tolérance aux stress abiotiques. Ils donnent, de ce fait, une certaine régularité à la production en milieux variables (Mazouz et Bouzerzour, 2017). Cependant, la tolérance à la sécheresse est un caractère complexe contrôlé par de nombreux gènes et son expression est influencée par l'environnement. En outre, le blé possède un génome structurellement complexe et volumineux. Par conséquent, la sélection pour la tolérance à la sécheresse nécessite l'intégration de divers systèmes de connaissances et de méthodologies issues de multiples disciplines en phytologie (Learnmore et *al.*, 2016). Dans ce contexte, Mohammadi et *al.*, (2010) ; Fellahi et *al.*, (2017) ; Hannachi et *al.*, (2017) indiquent que la connaissance du comportement génétique et du type d'action des gènes contrôlant les caractères adaptatifs liés au rendement en grains de blé est essentielle dans un programme de sélection pour établir une stratégie de sélection adaptée à des fins d'amélioration génétique et gérer la progéniture.

D'après Farshadfar et *al.*, (2001) de nombreux chercheurs ont développé des modèles génétiques pour l'estimation des différents effets génétiques. Dans la plupart de ces méthodes, une seule génération est utilisée, mais dans la méthode d'analyse des générations de base, la moyenne de différentes générations est utilisée pour calculer les effets génétiques. L'analyse des générations de base, une méthode développée par Mather et Jinks, (1982) fournit des informations sur l'importance relative des effets moyens des gènes (effets additifs), de dominance et des effets dus aux interactions génétiques non alléliques dans la détermination des valeurs génotypiques des individus et, par conséquent, des valeurs génotypiques

moyennes des différentes générations. L'analyse des générations de base est une technique simple mais utile pour estimer les effets géniques d'un caractère polygénique, son avantage principal réside dans sa capacité à estimer les effets génétiques épistatiques tels que les effets additifs  $\times$  additifs, dominances  $\times$  dominances et additifs  $\times$  dominances (Said, 2014). Outre les effets géniques, les sélectionneurs souhaiteraient également savoir dans quelle mesure la variation d'un caractère est d'ordre génétique, et dans quelle mesure cette variation est héritable, parce que l'efficacité de la sélection dépend principalement de la variance génétique additive, l'influence de l'environnement et de l'interaction entre le génotype et l'environnement (Fatehi et *al.*, 2008).

La présente recherche vise l'atteinte des objectifs suivants :

✓ Analyser la variabilité génétique des caractères pheno-morpho-physiologiques et agronomiques, chez les générations de base : P1, P2, F1, F2, BC1, BC2 d'un croisement divergent pour ces caractères, et ce dans les conditions semi-arides.

✓ Estimer les effets géniques moyens, additifs, de dominances et les effets d'interactions, déterminer les composantes de la variance, l'héritabilité et le nombre de facteurs effectifs contrôlant les différents caractères analysés.

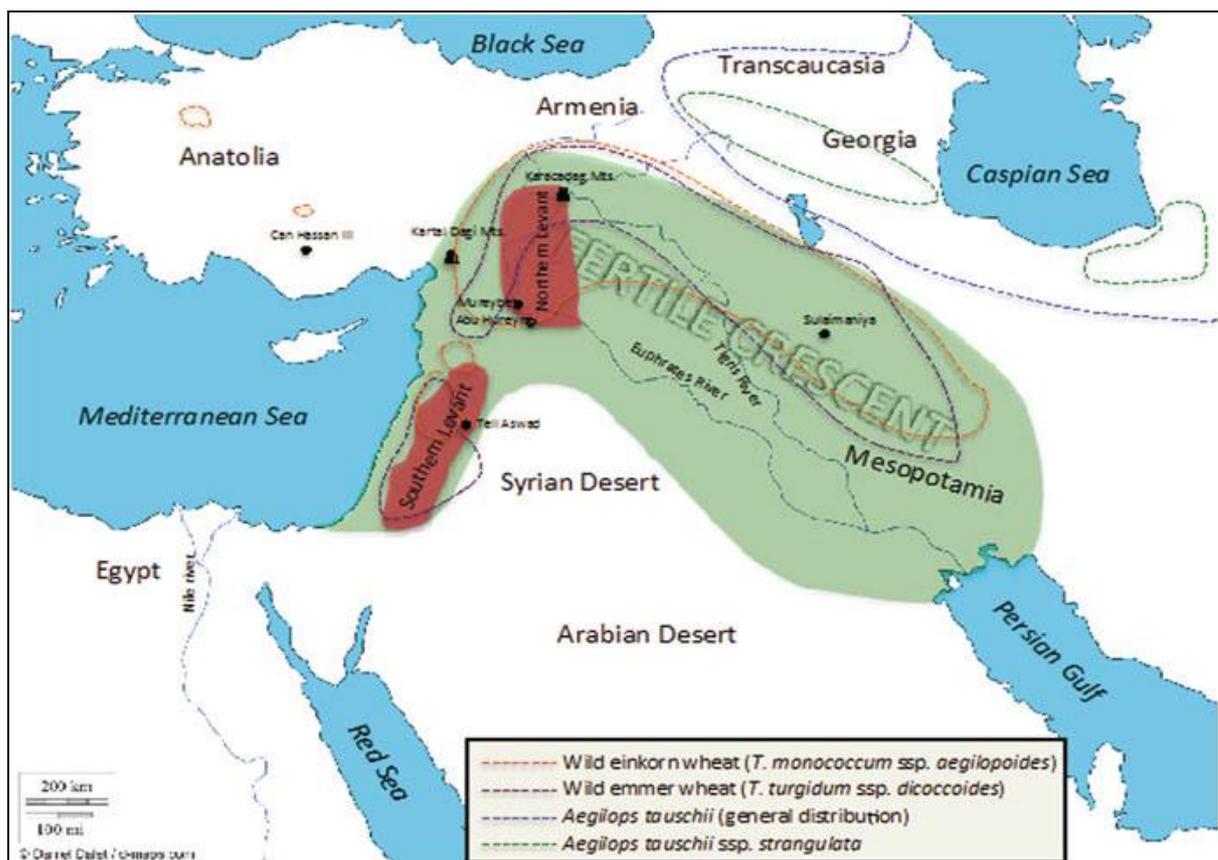
✓ Analyser les performances moyennes des populations F2 et leurs parents, identifier des transgresseurs et des possibilités de la sélection, et déterminer la nature des actions géniques impliquées dans le contrôle des différents caractères.

**CHAPITRE I**  
***REVUE BIBLIOGRAPHIQUE***

## CHAPITRE I. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

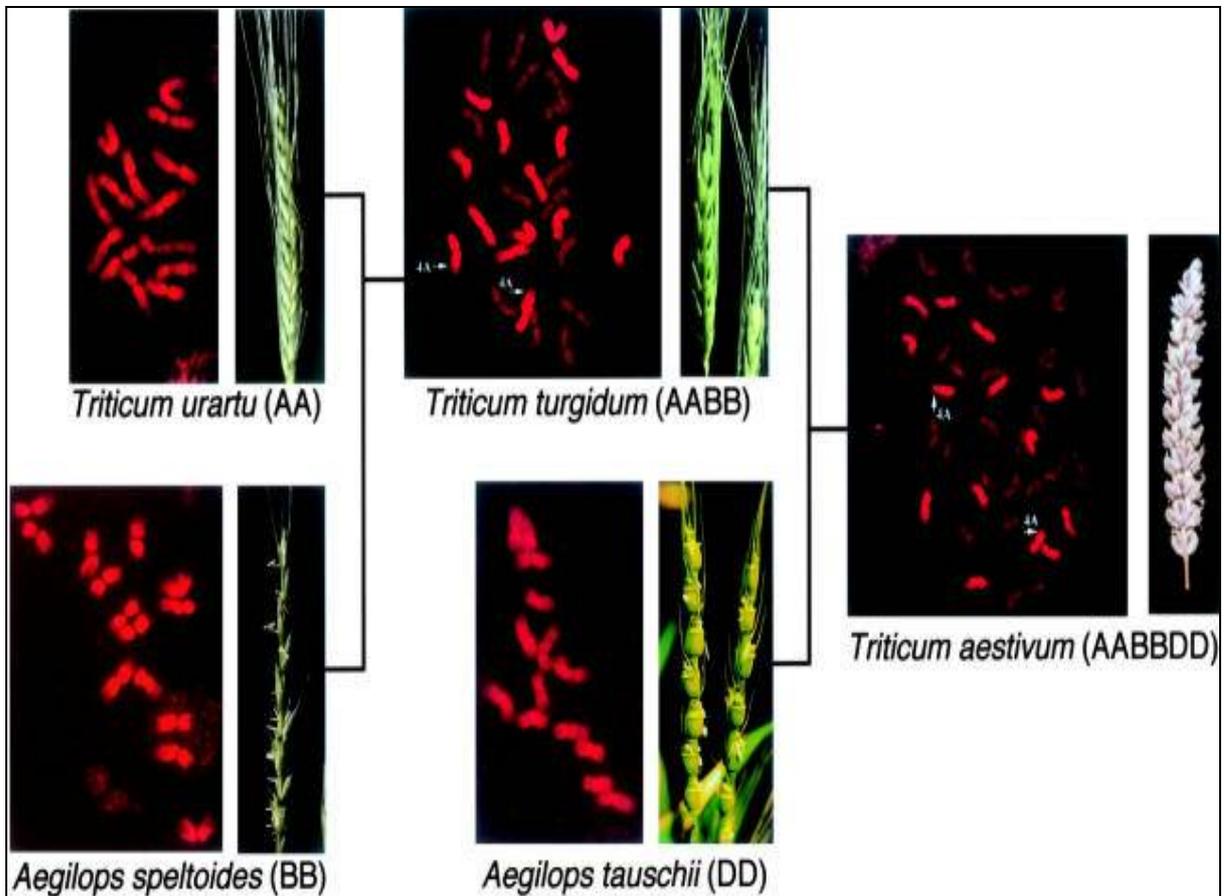
### 1. CLASSIFICATION BOTANIQUE, HISTORIQUE ET ORIGINE DES BLES CULTIVES

Le blé appartient, selon la classification hiérarchique des espèces, aux angiospermes (plantes à fleurs) monocotylédones de la famille des *Poaceae* (Graminées), de la sous-famille des *Pooideae* et de la tribu des *Triticeae* (Charles, 2010). Le blé a été domestiqué il y a environ 10.000 ans et depuis cette époque il s'est propagé dans le monde entier pour devenir l'une des principales cultures (Dubcovsky et Dvorak, 2007). En ce qui concerne la localisation de la domestication des blés, on considérait jusqu'à aujourd'hui qu'elle avait eu lieu dans le Croissant fertile (Figure 1 ; Faris, 2014), vaste territoire comprenant, selon les auteurs, la vallée du Jourdain et des zones adjacentes de la Palestine, de la Jordanie et de l'Irak, voire de la bordure ouest de l'Iran (Bonjean, 2001).



**Figure 1.** Distribution des blés sauvages dans le croissant fertile (vert) (Faris, 2014).

D'après Feillet (2000), les espèces de blés se différencient par leur degré de ploïdie (blés diploïdes de génome AA, tétraploïdes de génome AABB et hexaploïdes de génome AABBDD) et par leur nombre de chromosomes (14, 28 ou 42) (Figure 2).



**Figure 2.** Relations phylogénétiques entre les blés cultivés et leurs ancêtres sauvages (Gill et al., 2004).

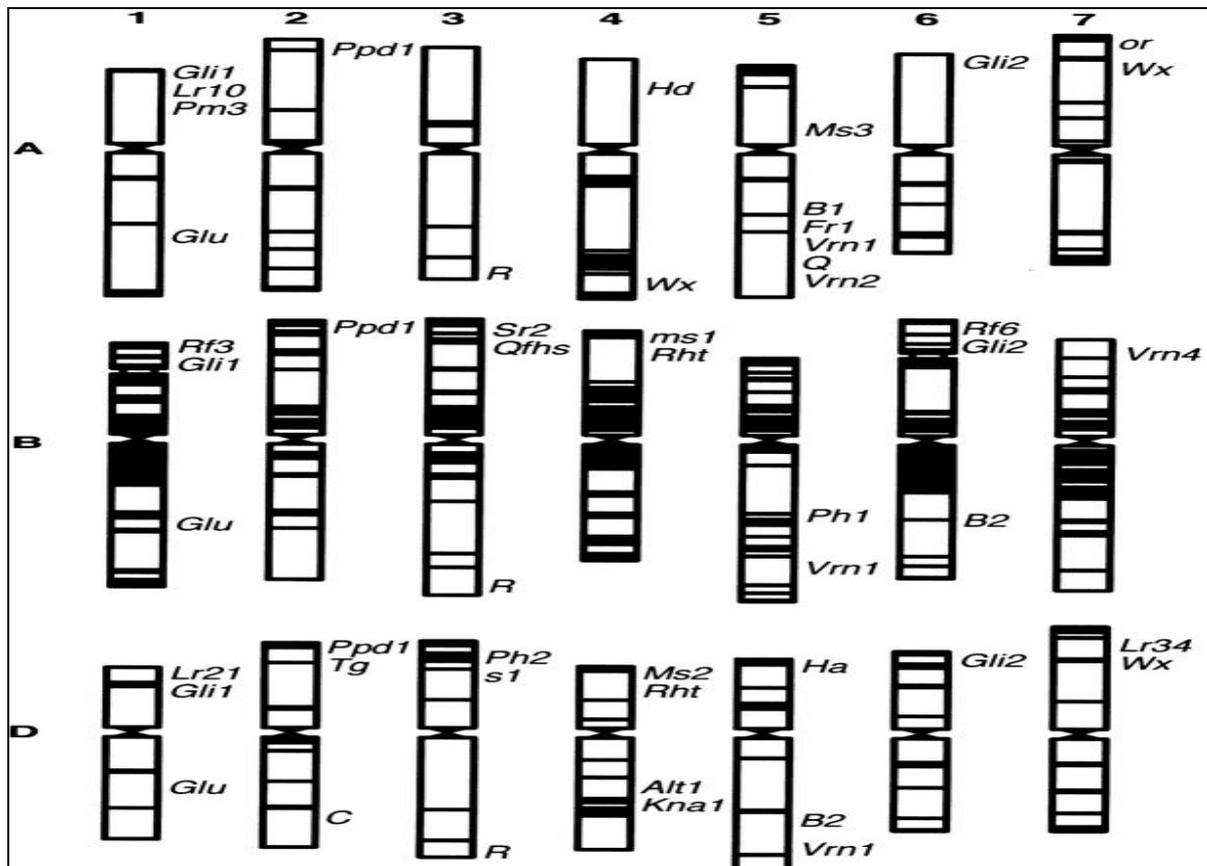
La filiation génétique des blés est complexe et incomplètement élucidée (Feillet, 2000), Le premier événement de polyploïdisation a résulté du croisement entre deux espèces diploïdes ( $2n = 2x 14$ ) *Triticum urartu* (génome A) et une espèce proche d'*Aegilops speltoides* (génome B) disparue aujourd'hui. Ce croisement a eu lieu avant la domestication par voie naturelle il y a environ 5 million d'années. Les descendants sont les blés tétraploïdes ( $2n = 4x = 28$ ) comme le blé dur (*Triticum turgidum* ssp *durum*) (Bogard, 2011) (Figure 2).

Des restes de types primitifs de *T. turgidum* cultivé tel que l'amidonniér, qui est un blé à grains vêtus, découverts sur plusieurs sites archéologiques en Syrie, ont été datés au carbone 14 ( $^{14}C$ ) d'environ 8000 avant J-C (Brink et Belay, 2006). Les blés hexaploïdes et tout particulièrement le blé tendre, *Triticum aestivum* ssp. *aestivum*, résultent de l'hybridation

entre des blés tétraploïdes cultivés, en particulier *T. turgidum* (L.) Thell. ssp. *dicoccum* (Shrank) Thell et la graminée sauvage *Aegilops squarrosa* (syn. *T. tauschii*) ( $2n = 2x = 14$ , DD) (Doussinault et al., 2001) (Figure.2).

Deux caractéristiques différencient les blés domestiqués de leurs ancêtres sauvages. La première est l'égrenage de l'épi à maturité, qui assure la dispersion des grains chez les ancêtres sauvages, et qui n'est pas désirable chez les blés cultivés. Cette différence est induite par une mutation du locus Br (Brittle rachis, Nalam et al., 2006). La seconde est le changement de la forme grain vêtu (glumes et glumelles adhérentes au grain) à la forme grain nu. Cette dernière caractéristique est due à l'allèle dominant du locus Q qui modifie l'expression du locus Tg (tenacious glume, Dubkovsky et Dvorak, 2007).

Les chromosomes apparentés des différents génomes montrent peu d'affinité les uns avec les autres et ne s'associent pas régulièrement chez les hybrides interspécifiques, de sorte qu'il en résulte une stérilité complète (Nevo et al., 2002). La fertilité est obtenue après le doublement des chromosomes (Levy et Feldman, 2002).



**Figure 3.** Localisation sur les chromosomes des gènes de gluten (Gli et Glu), de la couleur des grains (R), de la texture (Ha), de la composition de l'amidon (Wx), de la photopériode (Ppd), de la vernalisation (Vrn), de la résistance aux rouilles (Sr2 et Lr34), de la stérilité mâle

(ms, Ms), restaurateurs de fertilité (Rf), de l'appariement entre homéologues (Ph1 et Ph2) et de résistance aux stress abiotiques (Alt1, Fr, Kna) (Gill et *al.*, 2004).

Ces chromosomes sont qualifiés d'homéologues et l'on parle de groupes d'homologie (au nombre de 7). Durant la méiose, les homéologues ne peuvent normalement pas être appariés suite à l'action de gènes inhibiteurs. Parmi ces gènes figure le gène Ph1 (pairing homeologous 1) situé sur le bras long du chromosome 5B (Wall et *al.*, 1971 ; Gill et *al.*, 2004) (Figure 3).

## 2. LA PRODUCTION DU BLE DUR

### 2.1. DANS LE MONDE

Contrairement au blé tendre, qui est essentiellement cultivé un peu partout dans le monde à l'exception des régions tropicales, le blé dur est principalement cultivé dans trois principaux bassins : la Méditerranée (les pays nord-africains, le sud européen et le moyen orient), les plaines du nord et du sud-ouest des États-Unis, le sud Canadien et le nord du Mexique. Le blé dur est aussi cultivé en Russie, au Kazakhstan, en Australie, en Inde et en Argentine (Ranieri, 2015).

La production mondiale de céréales (maïs, blé tendre, blé dur, orge, avoine et riz) affleure les 2571 millions de tonnes ; celle de blé dur s'établirait à 39,7 millions de tonnes (FAO, 2016). La production du blé dur de la période 2011/2012 à 2015/2016, des principaux pays producteurs est donnée au tableau 1.

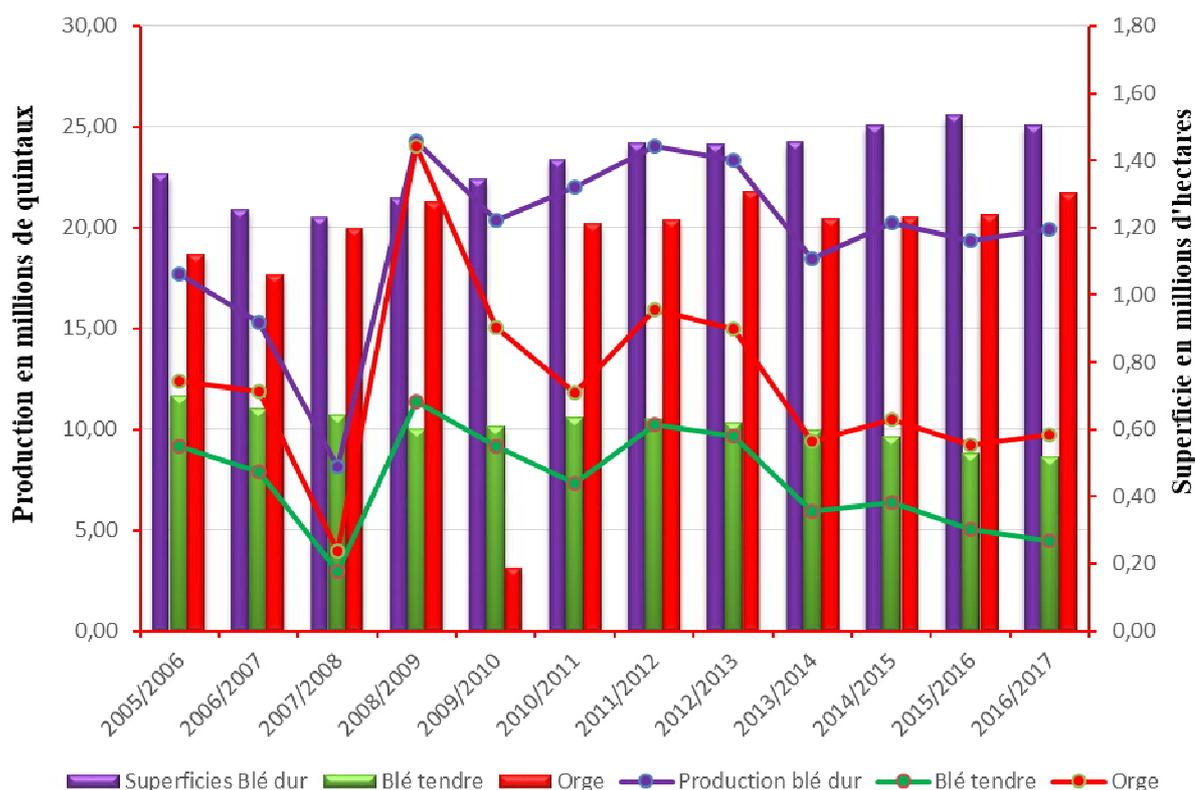
**Tableau 1.** La production (en millions de tonnes) du blé dur de quelques pays (IGC, 2017).

<i>Pays</i>	<b>2012</b>	<b>2013</b>	<b>2014</b>	<b>2015</b>	<b>2016</b>
<i>UE</i>	8.19	8.11	7.59	8.49	9.39
<i>Canada</i>	4.59	6.50	5.20	5.39	7.81
<i>USA</i>	2.20	1.60	1.50	2.20	2.80
<i>Turquie</i>	3.29	4.11	3.29	4.11	3.59
<i>Algérie</i>	2.99	2.50	1.31	2.31	1.69
<i>Maroc</i>	1.01	1.90	1.39	2.39	0.90
<i>Tunisie</i>	1.30	0.79	1.20	0.79	0.79
<i>Autres</i>	12.11	13.39	12.90	13.39	12.90
<i>Monde</i>	35.70	38.92	34.37	39.08	39.87

Avec une production de 8.35 millions de tonnes par an, moyenne de la période 2012-2016, l'Union européenne est le plus grand producteur de blé dur (Tableau 1). Le Canada arrive au deuxième rang avec 5.90 millions de tonnes par an, suivi de la Turquie et des États-Unis, avec 3.67 et 2.06 millions de tonnes respectivement. Ces quatre pays fournissent à eux seuls les deux tiers de la production mondiale (Tableau 1).

## 2.2. EN ALGERIE

La production céréalière en Algérie est fortement dépendante des conditions climatiques. Cela se traduit d'une année à l'autre par des variations importantes de la SAU, de la production et du rendement (Djermoun 2009). D'après MADR, (2018) la superficie occupée par les céréales varie de 3.3 millions d'hectares en 2006 à 3.5 millions d'hectares en 2017. Avec une production nationale variant entre 40.1 millions de quintaux en 2006 et 34.7 millions de quintaux en 2017.



**Figure 4.** Evolution des superficies (x 10<sup>6</sup> ha), et de la production (x 10<sup>6</sup> q) de céréales en Algérie au cours de la période 2006/07 à 2016/17, établi à partir des données de MADR, (2018).

La production locale de céréales est encore faible et ne couvre pas les besoins du pays, et des importations régulières sont nécessaires. Pour combler le déficit productif, il serait impératif de multiplier par quatre la production, soit en augmentant la superficie céréalière de

3 à 11,5 millions d'hectares, soit en améliorant le rendement à 27,5 q/ha (Smadhi et Zella, 2009).

Au cours de la période 2005/06-2016/17, la superficie consacrée au blé dur varie entre 1.36 et 1.50 millions d'hectares, avec une moyenne de 1.40 millions d'hectares, soit 41.4 % des terres réservés aux céréales, suivi de 17.9 % et 33.25 % pour le blé tendre et l'orge respectivement. Les superficies réservées à cette espèce sont localisées sur les plaines intérieures et les hauts plateaux. 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 (Fellahi, 2017). La sécheresse n'est pas la seule cause des faibles productions puisque l'itinéraire technique recommandé pour l'optimisation de la production céréalière est loin d'être respecté par la majorité des agriculteurs (Zeghouane et *al.*, 2013). Ainsi, la préparation correcte du lit de semences, le semis en lignes, le désherbage chimique, la fertilisation azotée et la lutte contre les maladies fongiques sont les principaux éléments de cet itinéraire qui assure, une productivité élevée (Hamadache et *al.*, 2002).

Selon des données de MADR, (2018) la production reste faible et très variable d'une année à l'autre, Pour preuve et sur une période de douze campagnes agricoles, la production de blé dur a varié de 17.73 à 19.91 millions de quintaux, avec une moyenne de 19.43 millions de quintaux, soit 49.32 % de la production totale des céréales. L'orge et le blé tendre suivent avec une participation de 31.47 % et 18.95 %, respectivement. Au regard des superficies réservées au blé dur, les rendements algériens restent faibles, oscillant entre 13.05 et 13.24 q/ha.

L'écart important entre le niveau actuel de la consommation et celui de la production nationale conduit l'Algérie à importer de grosses quantités de céréales (Rastoin et Benabderrazik, 2014). L'Algérie est déficitaire plus spécialement en blé tendre, ce dernier représente 49% des importations en quantité et 46% en valeur. Vient en deuxième position le maïs qui représente 31% de la quantité totale importée des céréales et 28% en valeur totale. Le total des importations du blé dur, en 2016 a atteint 1,79 millions de tonnes (soit 549,2 millions USD), avec une augmentation de 1,8 % en quantité et une diminution de 29,8 % en valeur par rapport à 2015 (ONFAA, 2016). L'Algérie recourt à des importations, à partir de la France, des Etats Unis, du Canada et de l'Argentine qui sont les principaux fournisseurs (Rastoin et Benabderrazik, 2014). Selon ONFAA, 2016, et pour le blé dur, le principal

fournisseur de l'Algérie ces deux dernières années est le Canada avec 1 082 687 tonnes en 2016 contre 770 230 t en 2015. Suivi par le Mexique soit 556 538 t en 2016 contre 598 443 t en 2015 (soit une diminution de 7%).

### **3. FACTEURS ABIOTIQUES LIMITANT LA PRODUCTION DU BLE DUR EN ALGERIE**

En Algérie, la culture du blé dur se concentre, principalement en zones semi- arides qui se distinguent par la présence de plusieurs contraintes abiotiques. Leurs effets sur le rendement en grains et ses composantes sont différemment ressentis selon les conditions climatiques de l'année (Mekhlouf et *al.*, 2012).

La variation des rendements, d'une année à l'autre et d'un lieu à l'autre, a pour origine la sensibilité du matériel végétal à l'effet combiné des basses températures hivernales, du gel printanier, du stress hydrique et des hautes températures de fin de cycle de la culture (Bahlouli et *al.*, 2005; Chennafi et *al.*, 2006).

#### **3.1. STRESS HYDRIQUE**

Le stress hydrique est l'une des principales contraintes environnementales pour la culture du blé. Le stress hydrique, souvent accompagné du stress thermique, affecte tous les aspects morphologiques et physiologiques de la plante de blé (Chennafi et *al.*, 2006). Il cause chaque année des dégâts considérables sur la production des céréales et réduit significativement le potentiel de rendement. Les effets du déficit hydrique les plus souvent observés au champ sont :

- ✓ Une levée irrégulière, qui crée un peuplement défectueux et hétérogène,
- ✓ Une implantation racinaire médiocre et superficielle : couverture du sol retardée, sensibilité à la sécheresse de fin de cycle,
- ✓ Une mauvaise valorisation des engrais azotés, due à des défauts de mise en solution des engrais puis de prélèvement par la plante,
- ✓ Une réduction du développement foliaire puis du nombre de grains due aux régulations internes de la plante (stratégie d'évitement),
- ✓ Une sénescence accélérée et un défaut de remplissage du grain (Amigues et *al.*, 2006).

Le stress endommage la membrane thylacoïdale, perturbe ses fonctions, inhibant la photosynthèse et réduisant le rendement en grains (Tian et *al.*, 2017). Sous stress hydrique la

teneur en chlorophylle diminue chez le blé dur (Tahri et *al.*, 1997). Elle est due à la fermeture partielle des stomates qui limite la photosynthèse et cause la dégradation de la chlorophylle (Fahmi et *al.*, 2011).

Mirbahar et *al.*, (2009) rapportent que le stress hydrique entraîne une réduction significative du rendement et des composantes des variétés de blé tendre. Ben naceur et *al.*, (1999) observent qu'une sécheresse survenant au stade tallage réduit surtout la croissance en hauteur et le nombre d'épis par unité de surface. Par contre, lorsqu'elle survient aux stades gonflement ou à l'anthèse, elle réduit, le poids des épis et le rendement en grains. Le stade gonflement est le stade le plus sensible au déficit hydrique puisqu'une sécheresse survenant à ce stade peut réduire le rendement en grains de près de 70% (Ben Naceur et *al.*, 1999). Le stress hydrique de la phase remplissage du grain diminue le poids du grain qui devient dépendant en grande partie de la disponibilité des hydrates de carbone stockés dans le col de l'épi et qui sont remobilisés le grain.

### **3.2. STRESS THERMIQUE**

Dans la région méditerranéenne à climat aride ou semi-aride, les plantes subissent des contraintes qui limitent leur croissance et leur productivité. En agriculture, certains de ces stress abiotiques peuvent être minimisés en utilisant l'irrigation et la fertilisation. D'autres contraintes, cependant, sont difficiles à surmonter et les fluctuations de la température de l'air sont un exemple clair (Wahid et *al.*, 2007).

Wahid et *al.*, (2007) définissent le stress thermique comme étant une augmentation de la température au-delà d'un seuil pendant une période donnée, suffisante pour causer des dommages irréversibles à la croissance et au développement des plantes. En général, une élévation transitoire de la température, habituellement de 10 à 15 ° C au-dessus de la température ambiante, est considérée comme un choc thermique ou un stress thermique. À un stade particulier du cycle de vie du blé, une légère augmentation de la température peut entraîner une perte complète du rendement (Mathur et Jajoo, 2013) ; en particulier au cours de la phase reproductive (Feng et *al.*, 2014). Hasanuzzaman et *al.*, (2013) notent que durant cette phase, une courte période de stress thermique inhibe la production des fleurs et l'avortement de celles initiées.

Les causes de l'augmentation de la stérilité dans des conditions de stress abiotique, y compris le stress thermique sont l'altération de la méiose au niveau des organes mâles et femelles, l'altération de la germination du pollen et de la croissance du tube pollinique, la diminution de la viabilité des ovules, l'anomalie des stigmates, la réduction du nombre de grains de pollen retenus par le stigmate, la perturbation du processus de fécondation (Hasanuzzaman et *al.*, 2013).

Selon Hays et *al.*, (2007), le nombre de grains, le poids du grain et sa qualité sont réduits par l'action des hautes températures. Hamli (2015) observe que le choc thermique induit une diminution de la teneur relative en eau, la longueur du coléoptile, le contenu en chlorophylle, et la surface foliaire chez le blé dur. Une température élevée affecte divers processus métaboliques, y compris la stabilité de diverses protéines et des membranes et l'efficacité des réactions enzymatiques dans la cellule par dénaturation (Mathur et Jajoo, 2013).

La température élevée perturbe l'homéostasie cellulaire et provoque la dénaturation et le dysfonctionnement de nombreuses protéines, entraînant un retard important de la croissance, du développement et même la mort (Onaga et Wydra, 2016). Ainsi elle endommage gravement l'appareil photosynthétique et réduit considérablement la productivité, en particulier lorsque le stress thermique se produit au cours de l'anthèse et du remplissage des grains (Feng et *al.*, 2014).

Abbassenne et *al.*, (1997) mentionnent que les gelées printanières touchent surtout les variétés précoces à la montaison et détruisent les épis formés par les tiges principales. Cette situation incite la culture à compenser ces pertes de tiges principales par le départ d'autres talles qui réussissent à épier grâce aux pluies plus importantes de fin de cycle. Cette seconde génération d'épis accuse un retard à l'épiaison par rapport à la génération d'épis normaux des variétés tardives.

Des progrès significatifs ont été réalisés dans la compréhension des effets du stress thermique sur divers processus au niveau cellulaire, en particulier ceux liés à l'assimilation du carbone et à la croissance cellulaire, mais les effets au niveau de la plante entière ne sont toujours pas bien compris. Ceci est principalement dû à des complications liées à l'imposition du stress thermique en plein champ, et les interactions avec les conditions environnementales édaphiques, biotiques et abiotiques.

Les effets du stress thermique sur les processus de la plante entière sont multiples, influençant la germination, l'émergence, les feuilles, les racines, le développement et la croissance des talles, la production de la matière sèche, la pollinisation, la fertilisation, le remplissage des graines, le rendement et la qualité des graines (Prasad *et al.*, 2008).

#### **4. REPONSES ADAPTATIVES DE LA PLANTE POUR CONTRER LE STRESS**

Au cours de leur évolution, les plantes ont développé une série de mécanismes aux différents niveaux morphologique, physiologique, biochimique, cellulaire et moléculaire pour contrer les stress (Fang et Xiong, 2015). Levitt (1982) distingue trois types d'adaptation au stress : (1) l'esquive, (2) l'évitement, et (3) la tolérance.

##### **4.1. ESQUIVE**

La première façon d'éviter la sécheresse est l'esquive. L'esquive permet à la plante de réduire ou d'annuler les effets du stress par un ajustement du cycle de la plante vis-à-vis des événements stressants. Ainsi une floraison précoce permet à la plante d'esquiver le stress de fin de cycle comme le déficit hydrique et les températures élevées (Attia, 2007). En effet lors des années caractérisées par une sécheresse de fin de cycle assez élevée, associée à de fortes températures, l'avantage de production va aux génotypes précoces à l'épiaison qui réussissent à réduire des effets pénalisants des contraintes climatiques de fin de cycle (Bahlouli *et al.*, 2001).

D'après les résultats des travaux de Abbassenne *et al.*, (1997) ; Bouzerzour *et al.*, (2002); Slama *et al.*, (2005), la date d'épiaison, considérée comme indicateur de précocité, est utilisée comme critère de sélection vis-à-vis de l'esquive des stress pour minimiser la variation de la production des céréales des zones.

##### **4.2. EVITEMENT**

L'évitement de la déshydratation permet de maintenir un potentiel hydrique élevé dans les tissus pendant la contrainte. Il peut se réaliser au moyen de deux stratégies différentes : éviter les pertes d'eau ou augmenter l'absorption (Parcevaux et Huber, 2007).

###### **4.2.1. AMELIORATION DE L'ABSORPTION HYDRIQUE**

Au niveau des racines, la résistance à la sécheresse s'explique par une forte extraction de l'eau du sol par les racines. Ceci n'est possible qu'en présence d'une progression des

racines en profondeur. Le nombre de racines est également une caractéristique à prendre en considération pour la sélection de génotypes qui évitent le stress hydrique (Sanou et Dabire, 2003).

De nombreuses études, conduites en plein champs ou sous conditions contrôlées, montrent l'existence d'une grande diversité des caractéristiques d'enracinement de différentes espèces cultivées sous conditions hydriques favorables. Cette diversité peut être exploitée, afin de sélectionner du matériel possédant l'architecture racinaire la mieux adaptée à un type de sécheresse donné (Annerose et Cornaire, 1991).

#### **4.2.2. REDUCTION DES PERTES D'EAU**

Différents mécanismes et caractères morphologiques contribuent à la réduction des pertes en eau durant le développement d'un stress hydrique. La diminution de la surface foliaire, l'enroulement des feuilles, l'augmentation de la réflectance des feuilles, l'abscission des feuilles et certains caractères morphologiques comme la pilosité, l'épaisseur de la cuticule et la présence de cire sur les feuilles permettent de réduire la charge radiative, la transpiration cuticulaire, et la température des feuilles (Annerose, 1990).

En réponse à une contrainte hydrique, les systèmes de transport d'ions et de l'eau à travers les membranes fonctionnent pour contrôler les changements de pression de turgescence dans les cellules de garde et de stimuler la fermeture des stomates (Osakabe et *al.*, 2014). L'acide abscissique (ABA) joue un rôle important dans la fermeture des stomates (Hopkin, 2003 ; Leung et *al.*, 2012). L'action de l'acide abscissique (ABA) chez les plantes est contrôlée par un équilibre entre sa biosynthèse et son catabolisme (Kushiro et *al.*, 2004).

Selon Ali (2010), la perte en eau par transpiration est minimisée en grande partie, par une augmentation de la résistance stomatique. Mais la réduction de la transpiration affecte les échanges gazeux, ce qui induit une chute de l'assimilation du carbone et une baisse de la production de biomasse (Grieu et *al.*, 2008). La fermeture des stomates augmente la température foliaire de 5 à 6°C et la transpiration cuticulaire, induisant des pertes d'eau résiduelle du feuillage. En réaction à cette élévation de la température, les génotypes sensibles au stress hydrique développent des nécroses et dessèchent leur feuillage. Par contre l'enroulement foliaire associé à la capacité de reprise, est un bon indicateur de résistance à la sécheresse, ceci peut être utilisé comme critère de criblage de génotypes résistants au stress

hydrique (Sanou et Dabire, 2003). Les mécanismes d'évitement sont souvent considérés comme constituant la forme la plus évidente d'adaptation à la sécheresse. Néanmoins, ils se révèlent parfois insuffisants dans le cas de sécheresses intenses et prolongées, où il est aussi nécessaire que la plante puisse poursuivre son développement tout en supportant une déshydratation importante des tissus (Annerose et Cornaire, 1991).

### **4.3. TOLERANCE**

La tolérance à la sécheresse correspond à la capacité des plantes à supporter des niveaux de déficit hydrique élevés. Ce mécanisme est rendu possible par l'élévation de la viscosité du cytoplasme des cellules (Calatayud *et al.*, 2013) par l'ajustement osmotique (Blum, 2016) et par une forte tolérance protoplasmique (Laffray et Louguet, 1991). Amigues *et al.*, (2006) notent que la tolérance consiste à maintenir les fonctions de la plante, sous déficit hydrique intense.

#### **4.3.1. AJUSTEMENT OSMOTIQUE**

L'un des principaux caractères physiologiques de tolérance aux contraintes du milieu est l'ajustement osmotique. Celui-ci est réalisé grâce à une accumulation de composés osmorégulateurs conduisant à une réduction du potentiel osmotique permettant ainsi le maintien du potentiel de turgescence (El Midaoui *et al.*, 2007). Lorsque les cellules sont soumises à un stress osmotique lent, des solutés compatibles sont accumulés, ce qui entraîne le maintien d'un potentiel de turgescence supérieur à un potentiel hydrique foliaire donné (Zhang *et al.*, 1999).

La diminution du potentiel osmotique apparaît donc comme un phénomène favorable au maintien de la croissance et à la survie des plantes (Urban et Urban, 2010). Selon Maury *et al.*, (2011) un génotype présentant une forte capacité d'ajustement osmotique (maintien prolongé de la turgescence foliaire au cours de la déshydratation) pourrait présenter un retard de fermeture stomatique lors de la diminution de la teneur en eau du sol, un maintien de l'assimilation du CO<sub>2</sub> et de la croissance foliaire et racinaire. Une association positive et significative entre l'ajustement osmotique et le rendement sous stress hydrique est rapportée par Blum (2017).

D'après Zivcak *et al.*, (2016), deux types d'osmolytes, les solutés organiques ou les ions inorganiques, jouent un rôle clé dans l'ajustement osmotique. Les solutés responsables de la

régulation osmotique sont essentiellement des acides organiques, des acides aminés (proline, glycine-bétaine), et des sucres solubles (Richards et *al.*, 1997). Les ions inorganiques intervenant dans l'ajustement osmotique sont surtout les Na, K, Ca et Cl. Les ions inorganiques contribuent fortement à l'ajustement osmotique via le processus de transport des ions, en relation avec les canaux ioniques (Chen et Jiang, 2010).

La glycine bétaine (GB) et la proline sont deux osmolytes organiques majeurs qui s'accumulent dans diverses espèces végétales en réponse aux stress environnementaux tels que la sécheresse, la salinité, les températures extrêmes, le rayonnement UV et les métaux lourds. Bien qu'actuellement leurs rôles dans l'osmotolérance des plantes restent controversés, les deux composés sont considérés comme ayant des effets positifs sur les enzymes et l'intégrité de la membrane ainsi que des rôles adaptatifs dans l'ajustement osmotique des plantes cultivées dans des conditions de stress (Ashraf et Foolad, 2007).

La proline, un acide aminé, joue un rôle très bénéfique chez les plantes exposées à diverses conditions de stress (Hayat et *al.*, 2012). Outre son rôle comme osmolyte, la proline peut agir comme une molécule de signalisation pour moduler les fonctions mitochondriales, influencer la prolifération cellulaire ou la mort cellulaire et déclencher une expression génique spécifique, qui peut être essentielle pour la reprise après stress (Szabados et Saviouré, 2010).

Les sucres solubles contribuent à l'ajustement osmotique au niveau des feuilles et des racines et leurs concentrations augmentent significativement sous déficit hydrique sévère (Silva et *al.*, 2010). Cependant, il existe des plantes chez lesquelles les sucres sont les principaux osmolytes qui jouent un rôle important dans l'ajustement osmotique, notamment le saccharose, le tréhalose, le glucose et le fructose (Bajji et *al.*, 2001).

L'expression du gène fructan-6-fructosyltransférase (6-SFT) chez le tabac et du gène tréhalose-6-phosphate phosphatase (OsTPP1) chez le riz confère la tolérance au stress abiotique (Basu et *al.*, 2016). De nombreuses études ont mis en évidence l'accumulation de sucres solubles sous divers stress abiotiques (Babita et *al.*, 2010 ; Kameli et Losel, 1995 ; Sanchez et *al.*, 1998 ; Song et *al.*, 2006).

L'ajustement osmotique entraîne un certain nombre d'avantages qui soutiennent l'activité cellulaire sous conditions de déficit hydrique. Il est considéré comme un mécanisme de tolérance efficace vis-à-vis du déficit hydrique. Ce mécanisme peut être amélioré par la

sélection classique, la sélection assistée par marqueurs ou le génie génétique, pour générer des plantes tolérantes à la sécheresse (Serraj et Sinclair, 2002). L'ajustement osmotique est sous contrôle mono génique, selon Morgan (1991). Lemcoff et *al.*, (1994) considèrent l'ajustement osmotique comme l'un des critères de sélection pour la résistance à la sécheresse les plus utilisés.

La variation génétique de l'ajustement osmotique chez les plantes cultivées est rapporté chez un grand nombre d'espèces (Zhang et *al.*, 1999). Cette variation génétique de l'ajustement osmotique ouvre la voie à l'utilisation potentielle de gènes associés à l'ajustement osmotique et de marqueurs moléculaires dans la sélection en utilisant la sélection assistée par marqueurs pour améliorer la tolérance à la sécheresse (Zivcak et *al.*, 2016).

#### **4.3.2. STAY GREEN**

Le déficit hydrique se traduit généralement par une accélération de la sénescence des feuilles, un arrêt de la photosynthèse et la translocation des réserves carbonées et azotées des feuilles vers le grain. Un des objectifs de la sélection est d'améliorer la durée de vie de la feuille étendard ou stay green (Amigues et *al.*, 2006). Le maintien de l'activité photosynthétique de la dernière feuille est un facteur clé pour minimiser la baisse du rendement sous stress (Tian et *al.*, 2017). Du point de vue physiologique, des études sur la reprise de l'activité photosynthétique, après stress, suggèrent une grande spécificité végétale qui serait intéressant d'explorer afin d'augmenter le potentiel des plantes à tolérer le stress (Chaves et *al.*, 2009).

#### **4.3.3. INTEGRITE DE LA MEMBRANE CELLULAIRE**

Les membranes cellulaires sont l'une des premières cibles de nombreux stress pour les plantes et il est généralement admis que le maintien de leur intégrité et de leur stabilité dans les conditions de stress hydrique est une composante majeure de la tolérance des plantes à la sécheresse (Bajji et *al.*, 2001). La tolérance à la déshydratation dépend de la capacité des membranes cellulaires, des protéines membranaires et cytoplasmiques, à résister à la dégradation et à la dénaturation (Annerose et Cornaire, 1991). La tolérance des membranes cellulaires face à la contrainte hydrique est l'un des mécanismes de résistance à la sécheresse le plus efficace chez les plantes (Clavel et *al.*, 2005).

La résistance membranaire au déficit hydrique peut être étudiée par deux méthodes : Évaluation indirecte de l'intégrité des membranes cellulaires par mesure gravimétrique des flux d'électrolytes (membranes cellulaires, en général) et du phosphore inorganique, produit par la phosphatase acide (membranes chloroplastiques) (El hafid et Belabed, 1994).

Ottaviano et *al.*, (1991) rapportent que la stabilité de la membrane cellulaire présente une variabilité génétique élevée. Cette variabilité peut être utilisée dans la sélection du blé dans des environnements soumis aux stress thermique et hydrique (Hemantaranjan et *al.*, 2014). Les résultats obtenus par Hamli el *al.*, (2015) suggèrent que les possibilités d'améliorer l'intégrité cellulaire existent, suite à la variabilité d'origine génétique fixable, donc de nature additive. Tripathy et *al.*, (2000) considèrent la stabilité de la membrane cellulaire comme un caractère quantitatif qui est modérément héritable chez le riz, fortement héritable chez le maïs (73%) (Ottaviano et *al.*, 1991), et chez le blé dur (Hamli el *al.*, 2015).

Ce caractère présente une forte corrélation génétique avec le rendement grain (El Basyoni et *al.*, 2017). La cartographie par intervalles composites identifie neuf QTL putatifs, pour la stabilité de la membrane cellulaire, situés sur les chromosomes 1, 3, 7, 8, 9, 11 et 12. La variation phénotypique expliquée par les QTL individuels varie de 13,4% à 42,1%. Ces auteurs ajoutent que l'identification des QTL pour ce trait important sera utile dans la sélection pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse chez le riz (Tripathy et *al.*, 2000).

## **5. AMELIORATION GENETIQUE DU BLE DUR**

La sélection du blé dur est conduite par l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) conjointement avec l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC). Elle repose sur l'utilisation de la descendance provenant des croisements faits à la Station Centrale d'Oued Smar (Alger) et des introductions venant du Centre International de la Recherche Agronomique des Régions Arides (ICARDA), du Centre Arabe des Etudes des Zones Arides (ACSAD) et du Centre International d'Amélioration du Maïs et du Blé (Cimmyt) en particulier (Nouar, 2015).

Zeghouane et *al.*, (2014) rapportent que les nouvelles variétés issues de ces croisements sont testées. Les tests variétaux portent notamment sur la productivité, le rythme de développement, la qualité du grain et la résistance aux maladies, à la sécheresse et à la verse. Pour l'analyse des rendements, il est important de signaler que le comportement des variétés

est très marqué par les conditions climatiques et il est impératif de l'apprécier sur plusieurs années et localités (Meziani et *al.*, 2011 ; Haddad et *al.*, 2016).

## **5.1. OBJECTIFS DE L'AMELIORATION GENETIQUE DU BLE DUR**

### **5.1.1. AMELIORATION DU POTENTIEL DE RENDEMENT**

Le rendement, exprimé en poids des graines produites par unité de surface, est un caractère complexe résultant de la contribution d'organes végétatifs et reproducteurs liés entre eux positivement ou négativement, et participant, à des degrés variables, dans son élaboration (Sayar et *al.*, 2007). L'amélioration du rendement est réalisable suite à la sélection directe ou indirecte sur la base des composantes (Canterell et Haro Arias, 1986). La sélection directe utilise le rendement lui-même qui est mesuré après la récolte de la plante. Cette sélection d'après Bouzerzour et *al.*, (2002) n'assure pas la stabilité ni la tolérance aux stress.

La sélection de génotypes plus performants et plus stables est confrontée à la faible héritabilité du rendement grain et à la présence d'interaction génotype x milieux significative qui réduit de l'efficacité d'utilisation du rendement comme seule critère de sélection (Bouzerzour et Dekhili, 1995 ; Kirigwi et *al.*, 2004; Benmahammed et *al.*, 2010 ; Menad et *al.*, 2011 , Haddad et *al.*, 2016). De ce fait, le rendement devient un critère de sélection complexe et peu reproductible. D'où il est nécessaire de tester le matériel végétal à travers un éventail de sites pendant plusieurs saisons, pour obtenir des résultats relativement précis (Kadi et *al.*, 2010 ; Meziani et *al.*, 2011 ; Haddad et *al.*, 2016).

Le rendement en grains peut être estimé en fonction de ses trois composantes, à savoir : le nombre d'épis par unité de surface, le nombre de grains par épis et le poids du grain (Moayadi et *al.*, 2010). La connaissance de la corrélation génétique entre le rendement en grains et ses composantes est d'une grande importance pour les sélectionneurs afin de développer une stratégie de sélection appropriée pour améliorer les caractères complexes et polygéniques tels que le rendement en grains qui montre peu de réponse à la sélection directe. Plusieurs études ont été menées afin d'analyser la nature des actions géniques contrôlant les caractères complexes dont le rendement en grains (Fellahi et *al.*, 2013a ; Fellahi et *al.*, 2013b ; Fellahi et *al.*, 2016).

### 5.1.2. AMELIORATION DE L'ADAPTABILITE

La stabilité du rendement est un critère important pour le développement d'une variété et c'est un objectif de sélection très important dans les environnements contraignants (Brancourt-Hulmel et *al.*, 1994 ; Bouzerzour et *al.*, 2002). Brancourt-Hulmel et *al.*, (1994) rapportent que la stabilité phénotypique caractérise l'importance des fluctuations du rendement observées pour un même génotype cultivé dans différents milieux. Ces fluctuations dépendent des effets des milieux et des interactions génotype x milieux.

L'étude de la stabilité du rendement en grain nécessite de lier la notion de régularité de production à des caractères morphologiques, facilement mesurables sur la plante. Plusieurs études ont identifiés des caractères phénologiques, morphologiques et physiologiques qui participent à la tolérance aux divers stress et à la régularité de la production (Bouzerzour et *al.*, 1998 ; Fellah et *al.*, 2002).

Ces caractères ne peuvent, en toute rigueur, être utilisés en sélection qu'après que leur rôle effectif dans la tolérance ait été vérifié, et que leur héritabilité soit suffisante pour donner prise à la sélection (Monneveux et This, 1995). Plusieurs caractères sont rapportés dans la littérature et ils sont préconisés pour être utilisés dans un programme de sélection en condition de sécheresse, dont :

- ✓ La précocité à l'épiaison (Ali Dib, 1992 ; Bouzerzour et *al.*, 1998 ; Ben Salem et *al.*, 1997; Bahlouli et *al.*, 2001 ; Megherbi et *al.*, 2012)
- ✓ La précocité à la maturité (Abbassene et *al.*, 1998 ; Kandic et *al.*, 2009)
- ✓ l'efficacité d'utilisation de l'eau (Osakabe et *al.*, 2014)
- ✓ La biomasse (Bouzerzour et *al.*, 1998 ; Haddad et *al.*, 2016)
- ✓ L'indice de récolte (Bouzerzour et *al.*, 1998 ; Richards et *al.*, 2002)
- ✓ La hauteur de la plante (Fellahi et *al.*, 2013d ; Ahmad et *al.*, 2016)
- ✓ Le poids des épis (Haddad et *al.*, 2016)
- ✓ La longueur de l'épi (Subhashchandra et *al.*, 2009 ; Iftikhar et *al.*, 2012)
- ✓ La longueur de la coléoptile (El Jaafari, 2000)
- ✓ La surface de la feuille étendard (Akhtar et Chowdhry, 2006)
- ✓ L'ajustement osmotique (Morgan, 1984 ; Tangpremsri et *al.*, 1991; Monneveux et This 1995; Zhang et *al.*, 1999 ; Blum, 2016 ; Kara et Belkhiri, 2011).
- ✓ La stabilité de la membrane plasmique (Hemantaranjan et *al.*, 2014)

- ✓ La teneur relative en eau (Kara et Belkhir., 2011 ; Houasli et *al.*, 2014 ; Rad et *al.*, 2013).
- ✓ La senescence de la feuille étandard (Kandic et *al.*, 2009, Belkherchouche et *al.*, 2015)
- ✓ la fluorescence chlorophyllienne (Havaux et *al.*, 1988 ; Hamli et *al.*, 2015)
- ✓ La température du couvert végétal (Oulmi et *al.*, 2016)
- ✓ La viabilité du pollen (Sigh et *al.*, 2012).

Vu l'existence d'une multitude de caractères candidats à la réalisation d'une meilleure stabilité du rendement en grain, il est nécessaire aussi de vérifier leur efficacité comme caractères réellement capables de jouer un rôle effectif dans la stabilité de la production. Les analyses de la régression et de corrélation ainsi que les analyses en composantes principales et, de manière générale, les méthodes d'analyse multidimensionnelles sont parmi les techniques statistiques les plus utilisées pour cerner les variables qui contribuent le plus aux variations observées au niveau du rendement en grain dans un environnement donné (Bouzerzour et *al.*, 1998 ; Mansouri et *al.*, 2018).

## **5.2. NATURE GENETIQUE DES CARACTERES D'ADAPTATION**

La méthode de sélection à employer pour développer de nouveaux génotypes dépend principalement de la nature de l'action des gènes impliqués dans l'expression des caractères quantitatifs d'importance économique (Akhtar et *al.*, 2006 ; Patel et *al.*, 2010 ; Fellahi, 2013). Al-azab, (2013) ajoute que l'étude de la nature des actions génétiques contrôlant les caractères d'adaptation de blé sous stress hydrique est l'objectif de plusieurs études en raison de son importance dans l'identification des parents appropriés pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse. Le rendement est l'un des caractères les plus complexes et le plus important économiquement. Ainsi, l'information sur le contrôle génétique du rendement et de ses composantes est très utile pour les programmes de sélection (Fellahi et *al.*, 2017). Singh et Kumar (2014) mentionnent la présence des effets de dominance pour le rendement grain chez le blé.

En revanche, Ullah et *al.*, (2010) montrent l'importance de l'effet génique de nature additive dans le contrôle de ce paramètre. Cependant, le rapport des variances de AGC / ASC a révélé que la variance génétique non additive est plus importante pour le rendement grain que la variance additive (Shiri et *al.*, 2010). Selon Khayatnezhad et *al.*, (2010), la sélection est plus efficace lorsqu'elle est effectuée sur les composantes de rendement plutôt que le rendement lui-même. Cependant Laala et *al.*, (2017) rapportent que la sélection précoce n'est

pas plus efficace pour le rendement que pour les composantes. Elle l'est plutôt pour la hauteur et la durée de la phase végétative.

Hannachi et *al.*, (2013) mentionnent que d'autres caractères, comme la durée de la phase végétative, et l'indice de récolte reçoivent beaucoup d'attention en sélection. L'action des gènes impliqués dans le contrôle de la transmission de ces caractères a été étudiée par de nombreux chercheurs. Des effets géniques non-additifs révèlent une importance pour le poids de 1000 grains (Akram et *al.*, 2011), le nombre de grains par épi, le nombre d'épis par unité de surface (Saed et *al.*, 2010) et l'indice de récolte (Seboka et *al.*, 2009). Tandis que l'additivité est impliquée dans le contrôle de la durée de la phase végétative d'après Akram et *al.*, (2011) ; Hannachi et *al.*, (2013) ; Hammad et *al.*, (2013) ainsi que Fellahi et *al.*, (2017).

L'information sur la nature et l'ampleur des effets géniques présents dans le matériel de sélection est nécessaire pour déterminer la méthode de sélection à choisir pour une meilleure exploitation du potentiel génétique des différents caractères de la plante. Parmi ces caractères, la hauteur des plantes est un trait très important pour améliorer la production de blé (Akhtar et *al.*, 2006). Singh et Kumar (2014) rapportent l'implication de la dominance partielle dans le contrôle génétique de ce caractère.

Par contre, Kaukab et *al.*, (2014) notent la présence des effets de dominance complète pour la hauteur de la plante. Tandis que, Ullah et *al.*, (2010) mentionnent que la hauteur de la plante est contrôlée par l'effet additif des gènes. Les effets du gène additif ou additif x additif sont importants pour la hauteur des plantes pour améliorer le rendement grain dans les deux croisements étudiés par Akhtar et *al.*, (2006). La tolérance à la sécheresse est un caractère complexe qui est contrôlé par un nombre important de gènes et leurs expressions sont influencées par divers éléments environnementaux (Nezhadahmadi et *al.*, 2013).

L'identification des gènes responsables des caractères morphologiques et physiologiques, et leur localisation sur les chromosomes n'est pas encore possible, mais leur mode d'héritabilité et la nature d'action des gènes sont rapportés (Roy et Basu, 2009). L'importance des effets de dominance dans le contrôle de la teneur en chlorophylle et la surface de la feuille étendard sous les conditions de stress hydrique est rapportée par (Qabil, 2017).

Rad et *al.*, (2013) confirment une large contribution de l'action des gènes non additif à la conductance stomatique. Schonfeld et *al.*, (1988) signalent des effets géniques de nature additive pour la teneur relative en eau chez le blé. Dhanda et Munjal, (2009) montrent l'implication de la dominance dans le contrôle génétique de la stabilité de la membrane cellulaire. Les effets additif x additifs pour la température du couvert végétal sont les plus répandus et significatifs pour tous les croisements étudiés par Saint-Pierre et *al.*, (2010). Tandis que l'enroulement foliaire et l'ajustement osmotique montrent une héritabilité monogénique (Roy et Basu, 2009).

### **5.3. CHOIX DES PARENTS A CROISER**

Le choix des parents est la première étape du programme de sélection végétale par hybridation (Kabir et *al.*, 2015). Le choix des parents appropriés à utiliser dans les croisements artificiels est l'une des principales décisions auxquelles sont confrontés les sélectionneurs pour une meilleure exploitation de la variabilité génétique disponible et le développement de génotypes recombinants plus performants que les parents (Bertan et *al.*, 2007). En effet, les parents transmettent leurs gènes à la descendance et le comportement de cette dernière est lié aux différents gènes transmis.

Plusieurs études ont tenté de prédire le comportement de la descendance en fonction de celui des parents. Ces tentatives ont été couronnées de succès dans le domaine du transfert de la résistance aux maladies cryptogamiques et la qualité technologique, mais elles ont été peu concluantes en ce qui concerne le rendement et d'une manière générale tous les caractères quantitatifs à hérédité complexe (Benmahammed, 2005 ; Fellahi et *al.*, 2016 ; Hannachi et *al.*, 20017).

Le choix raisonné de lignées parentales de base et les modalités d'inter croisement constituent en fait les 2 opérations de base de la création d'une population artificielle pour une espèce autogame (Thomas et *al.*, 1991). Le choix des parents à croiser doit tenir compte de plusieurs caractéristiques dont entre autres la diversité génétique et l'aptitude à la combinaison (Khodadadi et *al.*, 2011 ; Kabir et *al.*, 2015).

#### **5.3.1. DIVERSITE GENETIQUE**

Dans tout schéma d'amélioration génétique, le sélectionneur ne peut agir qu'en présence d'une certaine diversité génétique des caractères (Lefort-Buson et *al.*, 1988). La diversité

génétique est la base de l'amélioration des plantes et la sélection dépend de l'existence d'une variabilité appropriée pour le caractère sélectionné (Khayatnezhad et *al.*, 2010). De ce fait, le choix des géniteurs selon He-Zhong, (1991) est basé sur la diversité génétique qui est une source de gènes nouveaux nécessaires pour augmenter la variabilité génétique de base.

Les distances génétiques sont estimées par l'analyse multivariée qui intègre l'information apportée par plusieurs caractères d'intérêts sous la forme d'un seul indice dit distance génétique. La distance génétique entre génotypes est un moyen de prévision de la variabilité intra et inter combinaisons hybrides issues des croisements entre ces génotypes (Cruz et Regazzi, 1994).

Thomas et *al.*, (1991) rapportent que les parents rassemblant, de façon connue au préalable, des caractéristiques très diverses ont permis de créer une population montrant une plus grande variabilité. L'estimation de la distance génétique aide l'améliorateur à mieux comprendre l'organisation du germoplasme, à augmenter l'efficacité de l'échantillonnage des génotypes et à indiquer les meilleures combinaisons parentales à utiliser (Bertan et *al.*, 2009). L'évaluation de la diversité génotypique ou phénotypique peut être effectuée à partir de l'étude des généalogies des variétés considérées.

Le sélectionneur a donc intérêt à rechercher une certaine distance génétique pour favoriser la complémentarité en croisement et, par là même, un hétérosis plus important (Lefort-Buson et *al.*, 1988). L'hétérosis ou la vigueur hybride, est l'augmentation des performances de l'hybride par apport aux parents (Springer et Stupar, 2007). C'est un phénomène qui résulte de la complémentarité des apports génétiques des parents. De ce point de vue, les hypothèses ou plutôt les mécanismes génétiques pour expliquer la liaison entre vigueur et degré d'hétérozygotie peuvent être présentés en deux grands groupes :

- La complémentarité pour des gènes à des locus différents, qui recouvre les mécanismes de la dominance et de l'épistasie,
- La complémentarité pour des gènes allèles, qui correspond au mécanisme de la superdominance (Gallais, 2009).

Selon Coors and Pandey, (1999), l'hétérosis le plus effectif est obtenue chez les populations issues de parents génétiquement très divergents. Dans ce contexte les marqueurs moléculaires tels que les SSR sont utilisés pour mesurer la distance génétique entre lignées et déterminer les groupes de lignées les plus divergents (Zhan et *al.*, 2006 ; Kirouani et *al.*,

2018). Shamsuddin, (1985) trouve une corrélation positive entre la divergence génétique entre les parents et l'hétérosis. L'hétérosis pour un caractère donné est alors d'autant plus élevé que les parents de l'hybride sont complémentaires pour les locus impliqués dans la variation de ce caractère.

Cette complémentarité est liée à l'éloignement génétique entre les parents des hybrides, qui peut être estimé par le calcul de distances (Picard et *al.*, 1992). Pour le blé, les premières études de l'hétérosis ont débuté en 1919 avec les travaux de Freeman, qui notait que l'intensité du phénomène était fonction du croisement effectué (Picard et *al.*, 1992). Il faut réaliser beaucoup de croisements et accorder plus d'attention à la descendance présentant l'hétérosis du rendement le plus élevé (Hannachi et *al.*, 2016).

La capacité d'exploiter l'hétérosis (vigueur hybride) chez le blé a toujours été difficile en raison de la forte consanguinité du blé (Whitford et *al.*, 2013), et des difficultés de production des semences F1 (Picard et *al.*, 1992). Une meilleure compréhension des mécanismes génétiques sous-jacents de l'hétérosis représente une étape clé vers un développement systématique de groupes complémentaires de lignées présentant une hétérosis élevée (Whitford et *al.*, 2013). La manipulation de l'hétérosis est considérée comme une approche vitale pour améliorer le potentiel de rendement du blé et est aussi considérée comme une stratégie sûre pour surmonter les obstacles du rendement du blé (Noorka et *al.*, 2013).

La génétique quantitative et diverses méthodes d'analyses statistiques sont utilisées par les programmes d'amélioration comme aides à la sélection de combinaisons de lignées parentales qui montrent un effet hétérosis chez la descendance, augmentant les possibilités d'obtention de recombinants potentiellement plus performants et donc plus attractifs (Balzarini et *al.*, 2002; Milligan et *al.*, 2003 ; Lstiburek et *al.*, 2005 ; Flachenecker et *al.*, 2006; Piepho et Williams, 2006). La méthode la plus usitée pour choisir les parents à croiser est basée sur les performances propres ce qui n'aboutit pas généralement à des résultats satisfaisants (Allard, 1960).

En effet lorsqu'on cherche à améliorer les potentialités génétiques de la descendance, le problème, le plus complexe est de faire un choix judicieux des parents à l'intérieur du pool génétique disponible. Ceci est en partie due au fait que le rendement est un caractère complexe, polygénique, soumis à des interactions génotype x environnements très complexes (Kadi et *al.*, 2010 ; Haddad et *al.*, 2016). De plus la sélection des parents doit être aussi basée

sur l'aptitude à la combinaison pour produire des lignées présentant de meilleures potentialités. L'aptitude à la combinaison est liée à l'accumulation des gènes favorables chez les parents sélectionnés et à la part de la variabilité héritable qui est déduit de l'analyse des actions géniques (Carvalho et *al.*, 2003).

### 5.3.2. APTITUDES A LA COMBINAISON

L'aptitude à la combinaison dans les croisements est définie comme la capacité des parents à se combiner pendant le processus de fécondation de sorte que les gènes favorables ou les caractères sont transmis à leurs descendances (Kabir et *al.*, 2011). Depuis que l'aptitude à la combinaison a été introduite en 1942, elle a été largement adoptée en sélection des plantes pour comparer les performances des lignées en combinaisons hybrides (Fasaha et *al.*, 2016). Deux types d'aptitude à la combinaison, générale (AGC) et spécifique (ASC), sont reconnues en génétique quantitative (Kabir et *al.*, 2014).

Sprague et Tatum (1942) ont introduit le concept de l'aptitude générale à la combinaison (AGC) et l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC). Ils ont défini ces termes comme suit : "Le terme (AGC)"est utilisé pour désigner la performance moyenne d'une lignée en combinaison hybride. Le terme "ASC" est utilisé pour désigner les cas dans lesquels certaines combinaisons sont relativement meilleures ou pire que ce que l'on pourrait attendre sur la base de la performance moyenne des lignées concernées (Griffing, 1956). Les parents qui présentent une moyenne de l'aptitude à la combinaison élevée dans les croisements sont considérés comme ayant une bonne AGC, tandis que si leur potentiel de combinaison est bien lié à un croisement particulier, ils sont considérés comme ayant une bonne ASC (Fasaha et *al.*, 2016).

L'AGC est une mesure de l'action additive des gènes (Olfati et *al.*, 2012) tandis que l'ASC est dû à l'effet de dominance ou l'effet épistatique des gènes (Kabir et *al.*, 2012a), (effet non-additif des gènes) (Labdi et *al.*, 2015). L'aptitude à la combinaison conduit à l'identification des parents ayant des effets AGC et à localiser des combinaisons de croisements montrant des effets ASC élevés, ceci aide à choisir les parents à inclure dans les programmes d'hybridation ou de sélection des populations (Patel et *al.*, 2010). Akbar et *al.*, (2009) notent que les parents ayant une AGC élevée se révèlent plus efficaces pour produire des hybrides à haut rendement.

Le succès d'identifier les lignées parentales qui combinent bien pour produire des hybrides productifs dépend des effets de l'aptitude à la combinaison spécifique et des actions spécifiques de gènes qui contrôlent les traits à améliorer. La variance du rapport GCA / SCA est utile pour estimer la variabilité existante, que ce soit en raison de l'action additive ou non additive ou des deux types d'actions des gènes. (Akbar *et al.*, 2009). 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).

La sélection des lignées parentales doit aussi, si possible, tenir compte de l'adaptabilité à la variation environnementale qui peut s'exprimer sous formes de différences en termes de sols et de conditions climatiques. Plusieurs modèles statistiques relatifs à l'appréciation de l'adaptabilité et la stabilité sont utilisés dans ce contexte dont entre autres les techniques de la régression conjointe et l'analyse AMMI (Additive main effect and Multiplicative Interaction) (Finlay et Wilkinson, 1963 ; Crossa *et al.*, 1991 ; Felício *et al.*, 1998).

#### **5.4. ACTIONS GENIQUES**

Les informations au sujet de la nature des actions géniques sont importantes et doublement utiles pour le sélectionneur, car elles permettent premièrement de décider de la stratégie de sélection la plus appropriée à développer et deuxièmement de déterminer le degré d'héritabilité des caractères d'intérêts nécessaire à la prévision du progrès à faire en sélection (Oury *et al.*, 2000, Fellahi, 2017). En effet la présence de la variabilité génétique associée à une héritabilité élevée est directement utilisable en sélection et seulement quelques cycles de sélection aboutissent à la réalisation d'un progrès significatif de la moyenne du caractère sélectionné, dont le contrôle génétique est dans ce cas de nature additive. Par contre la présence de la variabilité génétique associée à une faible héritabilité est suggestive d'un contrôle génétique de nature non additive qui rend la sélection précoce peu effective, parce qu'une importante part de cette variabilité est non fixable (Hannachi, 2017 ; Fellahi, 2017).

En effet le contrôle des caractères quantitatifs est polygénique dont l'effet individuel est fait et peu perceptible entant que tel. Il n'est pas possible de suivre la ségrégation de chaque gène concerné individuellement, en appliquant la génétique des caractères qualitatifs qui utilise l'analyse des ratios. De plus la variation des caractères quantitatifs comporte une part environnemental de nature non génétique et donc non héritable.

Pour pallier à ces contraintes des modèles biométriques sont utilisés pour analyser la nature de l'action des gènes impliqués dans le contrôle des caractères quantitatifs. Ces modèles sont aptes à monter le degré de similitude ou de différence intra-familles et inter-familles et générations. Ils permettent de déterminer les parts génétiques et non génétiques de la variabilité.

L'analyse des moyennes des générations de bases est un de ces modèles qui permet de déterminer les composantes de la variation, additive, dominance et leurs interactions (épistasies) additive x additives, additive x dominances et dominance x dominances et la composante environnementale. Parmi ces composantes seules celles de nature additive et additive x additive sont hérissables et fixables alors que les composantes de dominance x dominances et additive x dominances sont hérissables et non fixables. La composante environnementale non fixable et non hérissable (Jinks et Jones, 1958).

## **CHAPITRE II**

***ESTIMATION DES PARAMETRES  
GENETIQUES DES CARACTERES  
MORPHO-PHYSIOLOGIQUES ET  
AGRONOMIQUES PAR ANALYSE DES  
GENERATIONS DE BASE.***

## CHAPITRE II. ESTIMATION DES PARAMETRES GENETIQUES DES CARACTERES MORPHO-PHYSIOLOGIQUES ET AGRONOMIQUES PAR ANALYSE DES GENERATIONS DE BASE.

### ملخص

أجريت هذه التجربة على مستوى محطة التجارب الزراعية للمعهد التقني للمحاصيل الكبرى (ITGC) بسطيف خلال الموسم الزراعي 2018/2017. يهدف هذا البحث إلى التحليل الوراثي للصفات المورفوفسيولوجية في الأجيال الأساسية من القمح الصلب (*Triticum durum* Desf.): P1, P2, F1, F2, BC1, BC2 تم الحصول عليها عن طريق تهجين بين صنفين Bousselam و Oumrabie 05. تم انتاج الاجيال F1، BC1 و BC2 خلال الموسم الزراعي 2017/2016، اما الجيل F2 فاشتق من التلقيح الذاتي للجيل الأول خلال الموسم الزراعي 2017/2016. يكشف تحليل التباين عن وجود تباين جيني كبير بين الأجيال الأساسية الستة لجميع المتغيرات التي تم تحليلها. تظهر دراسة قوة الهجين الآثار المترتبة على الأفعال الجينية المضيفة والسيادية في السيطرة الوراثية للصفات التي تمت دراستها. تختلف قيم درجة السيادة وفقًا للصفة بين السيادة الغير المكتملة والسيادة الفائقة. إن معاملات الارتباط العالية نسبيًا الموجودة بين المردود الحبي، الكتلة الحيوية، وزن السنابل، عدد السنابل في النبات الواحد وعدد الحبوب في النبات الواحد تجعلها ذات أهمية كبيرة كمعيار للاختبار. القيم العالية لمعامل درجة التوريث والاستجابة للاختبار التي اتخذتها بعض الصفات تشير إلى أن هذه الصفات مثيرة للاهتمام للاختبار. تشير النتائج التي قدمها المعامل F إلى أهمية الأليلات السيادية في وراثة مدة المرحلة الخضرية، محتوى اليخضور، نسبة التحطم الخلوي، درجة حرارة الغطاء النباتي، الكتلة الحيوية ووزن السنابل، عدد السنابل في النبات الواحد وعدد الحبوب في النبات عدد الحبوب في السنبل، وزن ألف حبة، المردود الحبي ومؤشر الحصاد وأهمية الأليلات المتنحية في وراثة المساحة الورقية، المحتوى النسبي المائي وطول النبتة. يشير اختبار  $X^2$  وكذلك اختبارات المقياس A و B و C و D إلى أن نموذج سيادة-إضافة غير مناسب لشرح وراثة المتغيرات قيد التحليل. وهذا يتطلب إدراج المعلمات الوراثية التي تحدد وجود تفاعل الجينات باستخدام نموذج 6 المعلمات. ويلاحظ وجود تفاعل جيني تكميلي لمحتوى اليخضور وتفاعل جيني مكرر 2 لكل من مدة المرحلة الخضرية، المحتوى النسبي المائي، درجة حرارة الغطاء النباتي، الكتلة الحيوية ووزن السنابل، عدد الحبوب في النبات والمردود الحبي. استنادا إلى نتائج هذه الدراسة يمكننا أن نستنتج أن الصفات التي تم تحليلها تظهر نظام وراثي معقد لذلك يجب تأجيل الاختبار لهذه الصفات وممارسته على أجيال أكثر تقدما، للاستفادة من تقليل التغير السيادي، تقدير أفضل للأفعال الوراثية المضيفة واحتمالات التجاوزات الناشئة من وجود التفاعل الوراثي مضيف×مضيف [i]معنوي.

**الكلمات المفتاحية:** *Triticum durum*، تحليل الاجيال الأساسية، الصفات المورفوفيزيولوجية، درجة السيادة، التوريث، التفاعل غير الأليلي.

## RESUME

L'expérimentation a été conduite au niveau de la Station Expérimentale Agricole de l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC) de Sétif au cours de la campagne agricole 2017/2018. Cette investigation cible l'analyse génétique des caractères morpho-physiologiques chez les générations de base de blé dur (*Triticum durum* Desf.) : P1, P2, F1, F2, BC1, BC2 d'un croisement réalisé entre deux variétés Bousselam et Oumrabie 05. Les générations F1, BC1 et BC2 ont été produites au cours de la campagne 2016/2017, la génération F2 dérive de l'autofécondation de la génération F1 produite au cours de la campagne 2016/2017. L'analyse de la variance révèle la présence d'une variabilité génétique appréciable entre les six générations de base pour l'ensemble de variables analysées. L'étude de l'effet d'hétérosis montre l'implication des effets géniques additifs et de dominance dans le contrôle génétique des caractères étudiés. Les valeurs du degré de dominance varient selon le caractère entre la dominance incomplète et la superdominance. Les coefficients de corrélations assez élevés présents entre le RDT, la BIO, le PE, le NE, le NG, la TCV et la TRE, les rendent d'un grand intérêt comme critères de sélection. Les valeurs élevées d'héritabilité au sens large et de la réponse à la sélection prises par certains caractères suggèrent que ces caractères sont intéressants pour la sélection. Les résultats donnés par le coefficient F indiquent l'importance des allèles dominants dans l'hérédité de la DPV, la CHL, les DOC, la TCV, la BIO, le NE, le PE, le NG, le NGE, le PMG, le RDT et l'IR et l'importance des allèles récessifs dans l'hérédité de la SFE, la TRE et la PHT. Le test du  $X^2$  ainsi que les tests d'échelle A, B, C et D indiquent que le modèle d'additivité-dominance n'est pas adéquat pour expliquer l'hérédité des variables soumises à l'analyse. Ce qui impose d'inclure les paramètres génétiques spécifiant la présence de l'épistasie en utilisant le modèle à 6 paramètres. On note la présence d'une épistasie de type complémentaire pour le contenu en CHL, et une épistasie de type duplicate pour la DPV, la TRE, la TCV, la BIO, le PE, le NG et le RDT. En se basant sur les résultats de cette étude on peut conclure que les caractères analysés expriment un comportement génétique complexe, ce qui implique que la sélection précoce serait peu efficace, elle doit être reportée et pratiquée sur des générations plus avancées, pour bénéficier de la réduction de la variance de dominance, d'une meilleure estimation des effets géniques additifs et des possibilités de transgressions qui émergent suite à la présence d'interaction génique de type additive x additive [i] significative.

**Mots clés :** *Triticum durum*, analyse de générations de base, caractères morpho-physiologiques, degré de dominance, héritabilité, interaction non-allélique.

## ABSTRACT

The experiment was conducted at the Field Crop Institute, Agricultural Experimental Station, Setif, Algeria (ITGC-AES), during the 2017-2018 cropping season. This investigation targeted the genetic analysis of morpho-physiological traits in durum wheat basic-generation (*Triticum durum* Desf.): P1, P2, F1, F2, BC1 and BC2 of a cross made between two varieties Bousselam and Oumrabie05. The F1, BC1 and BC2 generations were produced during the 2016/2017 season, the F2 generation derives from the self-fertilization of the F1 generation produced during the 2016/2017 season. The analysis of variance revealed the presence of an appreciable genetic variability between the six basic-generations for all analyzed variables. The study of the effect of heterosis showed the implication of both additive and dominance gene effects in the genetic control of the studied traits. Average degree of dominance values varied, from partial to over dominance. The high correlation coefficients present between the grain yield, above ground biomass, spikes weight, spikes number, grains number per plant, canopy temperature and relative water content made them of great interest as selection criteria. The high values of broad sense heritability and expected response to selection taken by some traits suggest that these characters are interesting for selection. The results given by the coefficient F indicated the importance of dominant alleles in the inheritance of days to heading, chlorophyll content, percentage of damaged cells, canopy temperature, above ground biomass, number of spikes, spikes weight, number of grains, number of grains per spike, thousand-kernel weight, grain yield and harvest index and the importance of recessive alleles in the inheritance of leaf area, relative water content and plant height. X<sup>2</sup> tests and A, B, C, D scaling revealed the inadequacy of the simple additive-dominance model to explain the inheritance of the analyzed variables, what imposed to include genetic parameters specifying the presence of epistasis using the six-parameter genetic model. Complementary epistasis for chlorophyll content and duplicate epistasis for days to heading, relative water content, canopy temperature, above ground biomass, spikes weight, number of grains and grain yield were observed. Based on the results of this study it can be concluded that the analyzed characters express a complex genetic behavior which implies that early selection would be less efficient and so to recommend delaying selection to advanced generations to benefit from the reduction of dominance variance, better estimation of additive gene effects and to exploit transgressive segregants due to significant additive x additive gene interaction.

**Key words:** *Triticum durum*, generation mean analysis, morpho-physiological traits, degree of dominance, heritability, non-allelic interaction.

## INTRODUCTION

Le blé dur (*Triticum Durum* Desf.) est cultivé sur environ 17 millions d'hectares dans le monde. Il s'agit d'une culture importante dans le bassin méditerranéen, qui est la plus grande zone de production de blé dur au monde, le plus important marché d'importation de blé dur et le plus gros consommateur de produits à base de blé dur. Dans le bassin méditerranéen, le blé dur est principalement cultivé sous conditions pluviales, où les cultures sont souvent exposées à des contraintes environnementales. Les hautes températures et la sécheresse lors du remplissage du grain limitent souvent l'expression du potentiel de rendement (Nazco et al., 2012). Sa production peut être améliorée par la mise au point de géotypes améliorés, capables de produire un meilleur rendement dans diverses conditions et contraintes agroclimatiques (Inamullah et al., 2006).

Le rendement en grain est un caractère complexe contrôlé par de nombreux gènes et il est fortement influencé par des facteurs environnementaux (Gaynor, 2010). Shi et al., (2009) indiquent qu'il est directement déterminé par les composantes de rendement (telles que le nombre d'épis par plante, le nombre de grains par épi, le poids de mille grains), et indirectement affectée par d'autres caractères (tels que la biomasse, l'indice de récolte, l'architecture de la plante, l'adaptation, la résistance aux stress biotiques et abiotiques). Les caractères liés au rendement montrent une hérédité moins complexe et donc ils sont plus gérable par le sélectionneur (Gaynor, 2010 ; Adel et Ali, 2013). Par conséquent, la connaissance de la structure génétique et du mode de transmission de rendement et de ses composantes est cruciale pour le choix adéquat de la stratégie de sélection pour le développement de cultivars performants et tolérants à la sécheresse (Kiani et al., 2007 ; Zdravković et al., 2011). Les informations sur les effets géniques, y compris les effets géniques moyens (m), additifs et de dominance (d et h) et les trois types d'interactions géniques non alléliques, à savoir, additif x additif (i), additif x dominance (j) et dominance x dominance (l) sont très importantes (Magda et Abd El-Rahman, 2013).

L'analyse des générations de base est une technique simple mais utile pour estimer ces effets génétiques (Mather et Jinks, 1982 ; Singh et Singh, 1992 ; Kearsey et Pooni, 1996.). L'acquisition d'informations génétiques de nombreuses générations est plus cohérente que celles d'une génération. Ainsi, les six générations, y compris les deux parents, la première et la deuxième génération, ainsi que les backcross 1 et 2, fournissent des informations génétiques détaillées pour les variétés étudiées (Mahpara et al., 2018). Sur la base des

paramètres génétiques évalués par Erkul et *al.*, (2010), la sélection dans les générations avancées pourrait être efficace pour le nombre de grains par épi, le poids du grain, le nombre d'épis par plante et le rendement en grain, en raison de la prépondérance de la dominance et des effets épistatiques dans le contrôle génétique de ces caractères. Said, (2014) Trouve des effets géniques de nature additive x additive [i] et dominance x dominance [1] significatifs pour le nombre d'épis, le rendement biologique, le rendement en grains, la teneur relative en eau et le contenu en chlorophylle.

Outre les effets géniques, les sélectionneurs ont besoin d'informations sur l'hétérosis, la dépression hybride, l'héritabilité, le gain génétique de la sélection (Said, 2014) et le nombre de facteurs effectifs (Sprague, 1963) contrôlant le rendement et les différents caractères associés. La connaissance du degré d'hétérosis et de la dépression hybride joue un rôle déterminant dans le choix de la méthode de sélection. L'exploitation de l'hétérosis est considérée comme l'une des réalisations exceptionnelles de l'amélioration des plantes (Zaazaa et *al.*, 2012). 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 (Falconer et MacKay, 1996). Le gain génétique attendu montre le degré de gain obtenu pour un caractère sous une pression de sélection particulière. Un gain génétique élevé associé à des estimations élevées de l'héritabilité offrent les meilleures possibilités de sélection dans les premières générations (Singh et Chatrath, 1992 ; Wannows et *al.*, 2015).

La présente étude vise à obtenir des informations utiles et à évaluer la variabilité génétique, l'héritabilité, l'hétérosis, la dépression hybride, le nombre de facteurs effectifs et l'action des gènes impliqués dans le contrôle génétique des caractères morpho-physiologiques à travers l'analyse de six générations de base, et à déterminer la meilleure méthode de sélection à utiliser dans les stratégies d'amélioration efficaces chez le blé dur.

## **MATERIEL ET METHODES**

### **1. SITE EXPERIMENTAL**

L'expérimentation a été conduite durant la campagne agricole 2017/2018 au niveau de la station expérimentale de l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC) de Sétif. Ces coordonnées géographiques sont 36° 09' N et 5° 22' E, avec une altitude de 1081 m. Le site expérimental est soumis au régime climatique des hauts plateaux qui se caractérisent par un été chaud et sec et un hiver froid et humide, une pluviométrie irrégulière, des gelées printanières très fréquentes et des vents chauds et desséchants en fin de cycle des céréales.

La texture du sol est argileuse à limono argileuse, la teneur en calcaire total dépasse 35%, le taux de la matière organique est de 1.87%. La densité apparente est de 1.35 g cm<sup>-3</sup>. La capacité au champ est de 25% et le point de flétrissement se situe à 12% (Chennafi et *al.*, 2006 ; Chennafi et *al.*, 2008b).

Les techniques culturales adoptées sont celles préconisées par la station ITGC de Sétif. Le précédent cultural est une jachère travaillée. La parcelle portant l'essai est labourée le mois de Septembre, avec une charrue à soc réversible. Le labour profond est repris par deux fois avec un cover-crop 8/16 disques, les deux passages sont espacés dans le temps.

Au mois de Novembre, l'engrais phosphaté (super 46%) est épandu à raison de 100 Kg ha<sup>-1</sup>. Cette opération est suivie par un cultivateur et une barre désherbeuse pour niveler le sol. Le semis est réalisé après traçage des différents blocs de l'essai. L'expérimentation a été fertilisée avec 100 Kg ha<sup>-1</sup> d'urée à 35% au stade tallage. Le désherbage a été effectué manuellement.

### **2. MATERIEL VEGETAL ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL**

L'expérimentation porte sur le suivi de 6 générations de base P1, P2, F1, F2, BC1 et BC2 (Figure 5) issues d'un croisement entre deux variétés Bousselam et Oumrabie 05.

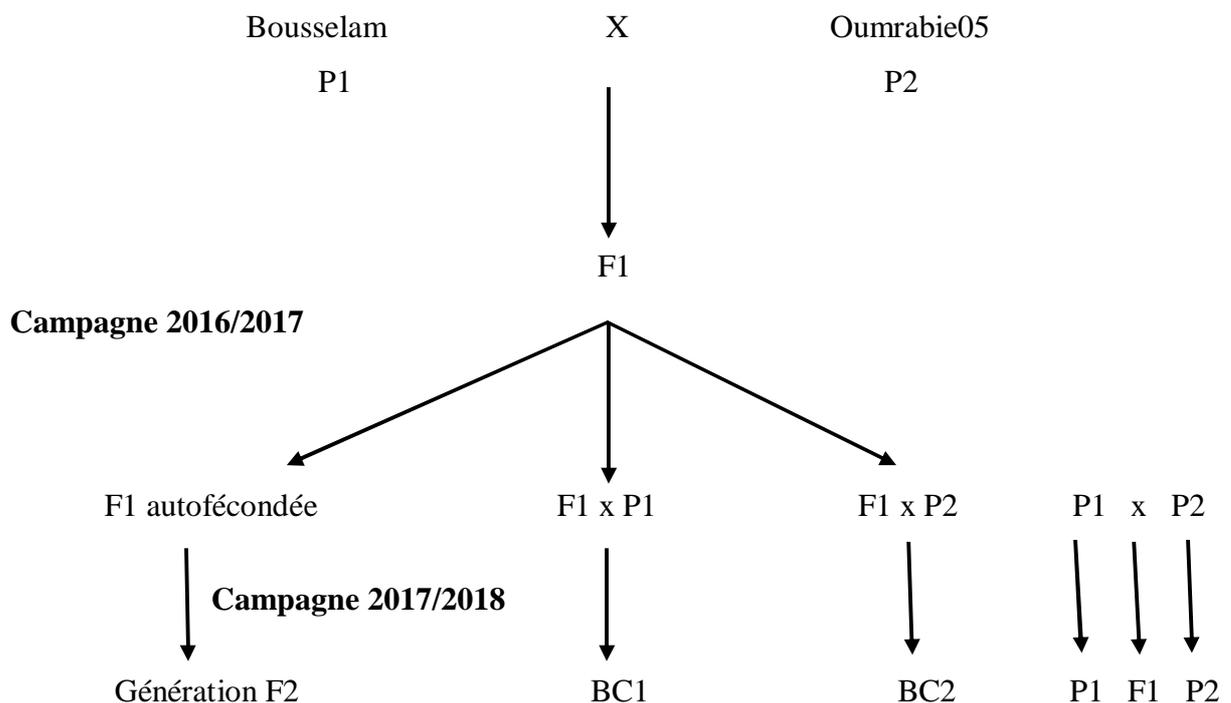
Bousselam : C'est une variété dont le pédigrée est Heider/Martes//Huevos de Oro. Elle est d'origine ICARDA-CIMMYT et sélectionnée par la Station ITGC de Sétif,

Oumrabie 05 : C'est une variété syrienne, issue du croisement entre JoriC69 et Haurani, dont le pédigrée JoriC69/Haurani L0589-4L-2AP-5AP-0AP. Elle est d'origine ICARDA-CIMMYT et sélectionnée par la Station ITGC de Sétif.

Les six générations ont été mises en culture manuellement le 09/12/2017 dans un dispositif en blocs complètement randomisé avec trois répétitions. La parcelle élémentaire, est de 3 rangs de 5 m de long, avec 20 cm d'écartement entre rangs successifs et un espace de 10 cm entre graines pour les parents, et d'un rang de mêmes dimensions pour les hybrides et les backcross 1 et 2. Tandis que la parcelle élémentaire pour les populations F2 est de 30 rangs. Le nombre de plantes échantillonné est de 5 par répétition pour les parents, 5 plantes pour la F1, 10 plantes pour les BC1 et BC2 et 30 pour la génération F2.

Les générations BC1 et BC2 ont été produites le mois d'Avril 2017, en utilisant la F1 (obtenue au cours de la campagne 2015/2016) comme femelle et les parents croisés comme source de pollen. La génération F2 dérive de l'autofécondation de la génération F1 produite au cours de la campagne 2016/2017. Alors que la semence de la génération F1 a été obtenue après un croisement réalisé au cours de la campagne 2016/2017 (figure 5).

### Campagne 2015/2016



**Figure 5.** Diagramme séquentiel de développement des différentes générations étudiées.

### 3. MESURES ET NOTATIONS

Les caractéristiques suivantes ont été mesurées aussi bien pour la population F2 que pour les générations de base :

✓ La durée de la phase végétative (DPV, j) en nombre de jours calendaires comptés à partir du 1<sup>ier</sup> janvier à la date de sortie de 50% des épis, de moitié, hors de la gaine de la feuille étendard.

✓ La surface de la feuille étendard (SFE, cm<sup>2</sup>), selon Spagnoletti-Zeuli et Qualset, (1990) est égale au produit de la longueur par la plus grande largeur de la feuille étendard, mesurées sur un échantillon de 5 feuilles prises au hasard au stade épiaison pour les parents et la génération F1, 30 feuilles pour la F2 et 10 feuilles pour les BC1 et BC2 par le coefficient de 0.607.

$$\text{SFE (cm}^2\text{)} = 0.607 (\text{L} \times \text{l})$$

Où : SFE = surface moyenne de la feuille étendard (cm<sup>2</sup>), L = longueur moyenne de la feuille étendard (cm), l = largeur moyenne de la feuille étendard (cm), 0,607 = coefficient de régression de la surface estimée à partir du papier grammage sur celle déduite par le produit (L x l).

✓ La teneur relative en eau (TRE, %) a été mesurée Selon la méthode de Barrs, (1968), au stade épiaison, sur la dernière feuille entièrement développée pour déterminer l'état hydrique des plantes. La feuille échantillonnée par génération et répétition est coupée au niveau de la base du limbe et directement pesée pour avoir le poids de la matière fraîche (PF, mg). Elle est ensuite placée dans un tube à essai contenant de l'eau distillée, à l'abri de la lumière à la température ambiante du laboratoire pendant 24 heures, pour atteindre l'état turgide. La feuille est à nouveau pesée, après avoir pris soin de l'essuyer de l'excès d'eau avec du papier buvard, pour obtenir le poids turgide (PT, mg). L'échantillon est enfin mis à sécher dans une étuve, à 70°C pendant 48 heures afin de déterminer le poids sec (PS, mg). La teneur relative en eau est calculée par la formule suivante (la formule de Clarke et McCaig, 1982) :

$$\text{TRE (\%)} = [(\text{PF}-\text{PS}) / (\text{PT}- \text{PS})] \times 100$$

✓ Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (DOC, %) a été déterminé sur les deux dernières feuilles entièrement développées, prises au hasard par génération et répétition. Ces échantillons sont lavés à l'eau courante. Les feuilles sont découpées en segments de 1 cm de long. Un échantillon de 10 segments du limbe foliaire est mis dans un tube à essai et lavé par trois avec de l'eau distillée pour enlever les poussières adhérentes qui influent sur les

résultats du test. A Chaque tube on ajoute 10 ml d'eau distillée déminéralisée. Les tubes, ainsi traités, sont périodiquement agités manuellement et laissés à la température ambiante du laboratoire. Une première lecture est faite (EC1) avec le conductimètre 24 heures après. Les tubes sont ensuite mis au bain marie, dont la température est portée à 100°C, pendant 60 minutes. Une deuxième lecture de la conductivité est faite 24 heures après le passage des échantillons dans le bain marie (EC2). Le pourcentage de cellules endommagées par le stress hydrique est estimée, selon la procédure décrite par Bajji et *al.*, (2001), comme suit :

$$\% \text{ DOC} = 100 (\text{EC1} / \text{EC2})$$

- ✓ Le contenu en chlorophylle (CHL, CCI) de la feuille étandard a été mesurée au stade épiaison à l'aide d'un chlorophylle- mètre portable de marque CCM-200 (Opti-Sciences, 8 Winn Avenue. Hudson, NH03051. USA) à raison de cinq lectures par génotype, dont la moyenne est retenue pour l'analyse.
- ✓ La température de la canopée (TCV, °C) est mesurée au stade début remplissage, à raison de trois lectures par génotype et répétition. Le thermomètre portable, à infrarouge, utilisé est de marque Teletemp (Modèle AG-42, Teletemp Corp., Fullerton, CA).
- ✓ La hauteur de la plante (PHT, cm), est prise à maturité, du niveau du sol au sommet de la strate moyenne des épis par plante, barbes non incluses.
- ✓ La biomasse aérienne (BIO, g) est déterminée à maturité, à partir du poids sec de la plante.
- ✓ Le poids des épis (PE, g) est déterminé par pesage des épis de chaque plante.
- ✓ Le nombre d'épis par plante (NE) est déterminé par comptage des épis présents dans chaque plante.
- ✓ Le rendement grain par plante (RDT, g) est déterminé après avoir décortiqué les épis de chaque plante.
- ✓ Le nombre de grains produit par plante (NGP), est déduit du comptage des graines produites par plante.
- ✓ Le poids de 1000 grains (PMG, g), est déterminé par calcul :

$$\text{PMG(g)} = \left( \frac{\text{RDT grains} \times 1000}{\text{NGP}} \right)$$

✓ Le nombre de grains par épi (NGE), estimé par le rapport entre le nombre de grains sur le nombre d'épis produit par plante.

✓ L'indice de récolte (IR, %), est déterminé par le rapport du rendement en grains sur la biomasse aérienne :

$$\mathbf{IR (\%)} = \left( \frac{\mathbf{RDT\ grains}}{\mathbf{Biomasse\ aérienne}} \right) \mathbf{x100}$$

#### 4. ANALYSE DES DONNEES

##### 4.1. ANALYSE DE LA VARIABILITE ET DES PERFORMANCES DES GENERATIONS DE BASE

Toutes les variables mesurées sont traitées par l'analyse de la variance pour tester l'effet génération. L'effet global génération est subdivisé entre générations non ségrégantes (P1, P2 et F1) et ségrégantes (F2, BC1 et BC2). Les différences intra-génération non ségrégantes et intra-génération ségrégantes sont testées par contrastes :

- Générations homogènes vs générations hétérogènes
- F1 vs (P1+P2)/2
- P1 vs P2
- F2 vs (BC1+BC2)/2
- BC1 vs BC2

Le squelette du modèle de la table de l'analyse de la variance est indiqué au tableau 2. Les coefficients des différents contrastes sont donnés au tableau 3. La somme des carrés des écarts du contraste est déduite selon Steel et Torrie, (1982) comme suit :

$$\mathbf{SCE} = (\sum \mathbf{ciYi})^2 / \mathbf{r\sum ci^2}$$

Où :

ci = coefficients du contraste

Yi = total calculé sur les 5 répétitions de la génération et du caractère analysés

r= nombre de répétitions

∑= sommation

**Tableau 2.** Squelette de la table de l'analyse de la variance adoptée (Steel et Torrie, 1982).

Source de variation	ddl
Répétitions	4
Génération	5
Génération homogène	2
F1 vs (P1+P2)/2	1
P1 vs P2	1
Génération hétérogène	2
F2 vs (BC1 + BC2)/2	1
BC1 vs BC2	1
Homogène vs hétérogène	1
Résiduelle	20

**Tableau 3.** Coefficients des contrastes calculés pour les différentes comparaisons des moyennes des différentes générations (Steel et Torrie, 1982).

Comparaisons	P1	P2	F1	F2	BC1	BC2
F1 vs PM	1	1	-2	0	0	0
P1 vs P2	1	-1	0	0	0	0
F2 vs (BC1+BC2)/2	0	0	0	2	-1	-1
BC1 vs BC2	0	0	0	0	1	-1
Homogène vs hétérogène	1	1	1	-1	-1	-1

Lorsque l'analyse de la variance indique un effet génération significatif, l'analyse génétique des différentes générations de base est effectuée pour déterminer les paramètres génétiques utilisant pour cela les moyennes et les variances des générations, déduites de l'analyse de la variance.

#### 4.2. HÉTÉROSI

L'hétérosis en valeur absolue et en valeur relative est déterminée par la différence entre les moyennes de la F1 ( $\bar{x}F1$ ) et celle du parent moyen [ $(\bar{x}P1 + \bar{x}P2)/2 = \bar{x}PM$ ] (Halloran et al., 1979):

$$\text{Hétérosis en valeur absolue} = (\bar{x}F1 - \bar{x}PM)$$

$$\text{Hétérosis en valeur relative} = 100[(\bar{x}F1 - \bar{x}PM) / \bar{x}PM]$$

L'hétérobeliosité, en valeur absolue et en valeur relative, est déterminée par la différence entre les moyennes de la F1 ( $\bar{x}_{F1}$ ) et celle du parent supérieur ( $\bar{x}_{Ps}$ ) (Halloran *et al.*, 1979):

$$\text{Hétérobeliosité en valeur absolue} = (\bar{x}_{F1} - \bar{x}_{Ps})$$

$$\text{Hétérobeliosité en valeur relative} = 100[(\bar{x}_{F1} - \bar{x}_{Ps}) / \bar{x}_{Ps}]$$

L'erreur standard (SE) de l'hétérobeliosité et celle de l'hétérobeliosité sont déduites comme suit :

$$SE_{\text{hétérobeliosité}} = \sqrt{\sigma^2_{F1} + \left(\frac{\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2}}{2}\right)}$$

$$SE_{\text{hétérobeliosité}} = \sqrt{\sigma^2_{F1} + \sigma^2_{Ps}}$$

Pour tester la signification statistique de l'hétérobeliosité et l'hétérobeliosité, les valeurs du  $t_{\text{obs}}$  sont ainsi déduites :

$$t_{\text{obs}} = (\bar{x}_{F1} - \bar{x}_{PM}) / SE_{\text{hétérobeliosité}}$$

$$t_{\text{obs}} = (\bar{x}_{F1} - \bar{x}_{Ps}) / SE_{\text{hétérobeliosité}}$$

Les valeurs du  $t_{\text{obs}}$  sont à comparer aux valeurs du  $t_{\text{tab}}$  au seuil de 5% de probabilité.

### 4.3. DEPRESSION HYBRIDE

La dépression hybride ou inbreeding dépression (ID) est déterminée par la différence entre les moyennes des générations F1 et F2 comme suit, (Halloran *et al.*, 1979) :

$$ID = (\bar{x}_{F1} - \bar{x}_{F2})$$

$$ID (\%) = 100 * (\bar{x}_{F1} - \bar{x}_{F2}) / \bar{x}_{F1}$$

L'erreur standard de la dépression hybride (ID) est calculée comme suit :

$$SE_{ID} = \sqrt{\sigma^2_{F1} + \sigma^2_{F2}}$$

#### 4.4. HERITABILITES

L'héritabilité au sens large ( $h^2_{bs}$ ) est déterminée par les composantes de la variance selon la formule donnée par Acquah (2007) :

$$h^2_{bs} = (\sigma^2_{F2} - \sigma^2_E) / \sigma^2_{F2}$$

Avec :

$\sigma^2_{F2}$  = variance de la génération F2

$\sigma^2_E$  = variance environnementale estimée par la moyenne des variances des parents ( $\sigma^2_{P1}$  et  $\sigma^2_{P2}$ ) et de la génération F1 ( $\sigma^2_{F1}$ , comme indiqué par Halloran et al., (1979) :

$$\sigma^2_E = 0.25 * (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + 2\sigma^2_{F1})$$

La variance de  $h^2_{bs}$  ( $\sigma^2_{h^2}$ ) a été calculée comme suit :

$$\sigma^2_{h^2} = 2(a+b+c) / (\sigma^2_{F2})^2$$

Les quantités a, b et c ont été déduites par les formules introduites par Halloran et al. (1979), comme suit :

$$a = (\sigma^2_{BC1} + \sigma^2_{BC2})^2 / df_{F2} + 2$$

$$b = (\sigma^2_{BC1})^2 / df_{Bc1} + 2$$

$$c = (\sigma^2_{BC2})^2 / df_{Bc2} + 2$$

L'erreur standard de l'héritabilité a été estimée par la racine carrée de la variance de l'héritabilité :

$$SE_{h^2} = \sqrt{\sigma^2_{h^2}}$$

La signification statistique de l'héritabilité a été testée par le test t :

$$t \text{ calculé} = h^2_{bs} / SE_{h^2}$$

À comparer au t de table au seuil de 5% pour les ddl de la résiduelle de l'anova des générations de base.

#### 4.5. REPONSE A LA SELECTION OU GAIN GENETIQUE

La réponse à la sélection (R) d'un caractère donné est déterminée par la formule suivante (Acquaah, 2007) :

$$R = k * h^2 bs * \sqrt{\sigma^2_{F2}}$$

Où  $k = 2.06$  pour une intensité de sélection de 5%. R est exprimé en % de la moyenne de la génération F2 ( $R_{\%F2}$ ) comme suit :

$$R_{\%F2} = 100 * (R / \bar{x}_{F2})$$

#### 4.6. MODELE A 3 ET 6 PARAMETRES

##### 4.6.1. MODELE A TROIS PARAMETRES

Les paramètres [m], [d], et [h], qui constituent le modèle à trois paramètres ainsi que leurs standards erreurs ont été estimés par la méthode des moindres carrés implantée dans le logiciel Tnaustat (<http://sourceforge.net/projects/dosbox/>). En utilisant les valeurs de ces trois paramètres les valeurs attendues des 6 générations de bases ont été déduites et comparées aux valeurs moyennes observées utilisant le test du Chi<sup>2</sup> pour tester la validité du simple modèle d'additivité –dominance comme le suggère Cavalli (1952). Les estimateurs des valeurs moyennes attendues des différentes générations sont comme suit, selon Mather et Jinks, (1982) :

$$\bar{x}_{P1} = m - [d]$$

$$\bar{x}_{P2} = m + [d]$$

$$\bar{x}_{F1} = m + [h]$$

$$\bar{x}_{B1} = m - 1/2d + 1/2h$$

$$\bar{x}_{B2} = m + 1/2d + 1/2h$$

$$\bar{x}_{F2} = m + 1/2h$$

Un chi<sup>2</sup> non significatif suggère que le simple modèle à trois paramètres est largement suffisant pour expliquer la variabilité génétique présente dans les 6 générations de base. Un X<sup>2</sup> significatif suggère que le simple modèle d'additivité-dominance (dit modèle à 3 paramètres) n'est pas valide pour expliquer les résultats de l'analyse génétique des différentes

génération et qu'il faut introduire les paramètres  $i$ ,  $j$  et  $l$  qui représentent les effets d'interaction di-géniques, en utilisant le modèle à 6 paramètres (Mather et Jinks, 1982).

#### 4.6.2. MODELE A 6 PARAMETRES

L'analyse des générations de base est abordée selon le modèle de Mather et Jinks (1982). Ce modèle stipule que la moyenne de la variable analysée d'une génération donnée est une fonction des paramètres génétiques suivants :

$$Y = m + \alpha[d] + \beta [h] + \alpha^2 [i] + 2 \alpha \beta [j] + \beta^2 [l]$$

Où :

$Y$  = la moyenne d'une génération donnée,

$m$  = la moyenne générale de toutes les générations analysées,

$d$  = effets additifs pondérés,

$h$  = effets de dominance pondérés,

$i$  = interaction des effets additifs x additifs (complémentarité),

$j$  = interaction des effets additifs x dominances,

$l$  = interaction des effets de dominance x dominances (duplication).

$\alpha$ ,  $2\alpha\beta$  et  $\beta^2$  = coefficients des paramètres génétiques.

#### 4.7. ESPERANCES MOYENNES

Pour le modèle à 6 paramètres, les espérances moyennes des différentes générations de base sont estimées selon Hayman (1958), comme suit :

$$\bar{x}_{P1} = m + (d) + (i)$$

$$\bar{x}_{P2} = m - (d) + (i)$$

$$\bar{x}_{F1} = m + (h) + (l)$$

$$\bar{x}_{F2} = m + \frac{1}{2}(h) + \frac{1}{4}(l)$$

$$\bar{x}_{BC1} = m - \frac{1}{2}(d) + \frac{1}{2}(h) + \frac{1}{4}(i) - \frac{1}{4}(j) + \frac{1}{4}(l)$$

$$\bar{x}_{BC2} = m + \frac{1}{2}(d) + \frac{1}{2}(h) + \frac{1}{4}(i) + \frac{1}{4}(j) + \frac{1}{4}(l)$$

#### 4.8. TEST D'ECHELLE OU SCALING TEST

Le modèle d'additivité – dominance doit satisfaire certaines conditions ou hypothèses restrictives dont essentiellement l'absence d'interaction entre gènes. La validité de ce modèle d'additivité – dominance est testée par le test d'ajustement dit «scaling test» dont les quantités A, B, C et D, composant ce test et leurs erreurs standards (SE) sont déterminées comme suit :

$$A = 2\bar{x}_{BC1} - \bar{x}_{P1} - \bar{x}_{F1}$$

$$SE_A = \sqrt{(4\sigma^2_{BC1} + \sigma^2_{P1} + \sigma^2_{F1})}$$

$$B = 2\bar{x}_{BC2} - \bar{x}_{P2} - \bar{x}_{F1}$$

$$SE_B = \sqrt{(4\sigma^2_{BC2} + \sigma^2_{P2} + \sigma^2_{F1})}$$

$$C = 4\bar{x}_{F2} - 2\bar{x}_{F1} - \bar{x}_{P1} - \bar{x}_{P2}$$

$$SE_C = \sqrt{(16\sigma^2_{F2} + 4\sigma^2_{F1} + \sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2})}$$

$$D = 2\bar{x}_{F2} - \bar{x}_{BC1} - \bar{x}_{BC2}$$

$$SE_D = \sqrt{(4\sigma^2_{F2} + \sigma^2_{BC1} + \sigma^2_{BC2})}$$

Dans le cas où le modèle d'additivité – dominance est valide, les quantités A, B, C, et D ne sont pas significativement différentes de zéro dans les limites de leurs SE respectifs, de par la comparaison des valeurs du t calculé ( $t_{obs} = A/SE_A$ ,  $t_{obs} = B/SE_B$ ,  $t_{obs} = C/SE_C$ ,  $t_{obs} = D/SE_D$ ) à celle du  $t_{tab}$  au seuil de 5% pour n ddl de l'erreur de l'anova des générations de base. Les six paramètres ou effets géniques sont déduits, selon Hayman (1958) des moyennes des différentes générations comme suit :

$$m = \bar{x}_{F2}$$

$$d = \bar{x}_{BC1} - \bar{x}_{BC2}$$

$$h = 2\bar{x}_{BC1} + 2\bar{x}_{BC2} - 4\bar{x}_{F2} + \bar{x}_{F1} - \frac{1}{2}\bar{x}_{P1} - \frac{1}{2}\bar{x}_{P2}$$

$$i = 2\bar{x}_{BC1} - 2\bar{x}_{BC2} - 4\bar{x}_{F2}$$

$$j = 2\bar{x}_{BC1} - \bar{x}_{P1} - 2\bar{x}_{BC2} + \bar{x}_{P2}$$

$$l = \bar{x}_{P1} + \bar{x}_{P2} + 2\bar{x}_{F1} + 4\bar{x}_{F2} - 4\bar{x}_{BC1} - 4\bar{x}_{BC2}$$

Les variances des 6 paramètres sont déduites comme suit :

$$\sigma^2 \mathbf{m} = \sigma^2 \mathbf{F2}$$

$$\sigma^2 (\mathbf{d}) = \sigma^2 \mathbf{BC1} + \sigma^2 \mathbf{BC2}$$

$$\sigma^2 (\mathbf{h}) = 4\sigma^2 \mathbf{BC1} + 4\sigma^2 \mathbf{BC2} + 16 \sigma^2 \mathbf{F2} + \sigma^2 \mathbf{F1} + \frac{1}{4}\sigma^2 \mathbf{P1} + \frac{1}{4} \sigma^2 \mathbf{P2}$$

$$\sigma^2 (\mathbf{i}) = 4\sigma^2 \mathbf{BC1} + 4\sigma^2 \mathbf{BC2} + 16 \sigma^2 \mathbf{F2}$$

$$\sigma^2 (\mathbf{j}) = 4\sigma^2 \mathbf{BC1} + 4\sigma^2 \mathbf{BC2} + \sigma^2 \mathbf{P1} + \sigma^2 \mathbf{P2}$$

$$\sigma^2 (\mathbf{l}) = 16\sigma^2 \mathbf{BC1} + 16\sigma^2 \mathbf{BC2} + 16 \sigma^2 \mathbf{F2} + 4\sigma^2 \mathbf{F1} + \sigma^2 \mathbf{P1} + \sigma^2 \mathbf{P2}$$

Les erreurs standards (SE) de ces paramètres sont déduites des variances respectives comme suit :

$$\mathbf{SE} (\mathbf{m}) = \sqrt{\sigma^2 \mathbf{m}}$$

$$\mathbf{SE} (\mathbf{d}) = \sqrt{\sigma^2 (\mathbf{d})}$$

$$\mathbf{SE} (\mathbf{h}) = \sqrt{\sigma^2 (\mathbf{h})}$$

$$\mathbf{SE} (\mathbf{i}) = \sqrt{\sigma^2 (\mathbf{i})}$$

$$\mathbf{SE} (\mathbf{j}) = \sqrt{\sigma^2 (\mathbf{j})}$$

$$\mathbf{SE} (\mathbf{l}) = \sqrt{\sigma^2 (\mathbf{l})}$$

La signification statistique des effets des 6 paramètres est testée par le test t. Les valeurs du  $t_{\text{obs}}$  sont obtenues comme suit :

$$t_{\text{obs}}(\mathbf{m}) = \frac{\mathbf{m}}{\mathbf{SE}(\mathbf{m})}$$

$$t_{\text{obs}}(\mathbf{d}) = \frac{\mathbf{d}}{\mathbf{SE}(\mathbf{d})}$$

$$t_{\text{obs}}(\mathbf{h}) = \frac{\mathbf{h}}{\mathbf{SE}(\mathbf{h})}$$

$$t_{\text{obs}}(\mathbf{i}) = \frac{\mathbf{i}}{\mathbf{SE}(\mathbf{i})}$$

$$t_{\text{obs}}(\mathbf{j}) = \frac{\mathbf{j}}{\mathbf{SE}(\mathbf{j})}$$

$$t_{obs}(1) = \frac{1}{SE(1)}$$

Les valeurs calculées du  $t_{obs}$  sont comparées aux valeurs du  $t$  de table au seuil de 5% de probabilité.

#### 4.9. COMPOSANTES DE LA VARIANCE GENETIQUE

Les composantes additive (D) et de dominance (H) de la variation sont déduites à partir des variances des générations F2 ( $\sigma^2F2$ ) et back crosses ( $\sigma^2BC1$  et  $\sigma^2BC2$ ) comme suit selon Mather et Jinks (1982) :

$$D = 4 \sigma^2F2 - 2(\sigma^2BC1 + \sigma^2Bc2)$$

$$H = 4 (\sigma^2F2 - 0.5\sigma^2D - \sigma^2E),$$

$$E = 1/4(\sigma^2P1 + \sigma^2P2 + 2 \sigma^2F1)$$

$$F = \sigma^2BC1 - \sigma^2Bc2$$

F = corrélation entre D et H en moyenne de tous les loci concernés (Mather et Jinks, 1982).

Le degré moyen de dominance est calculé comme suit :

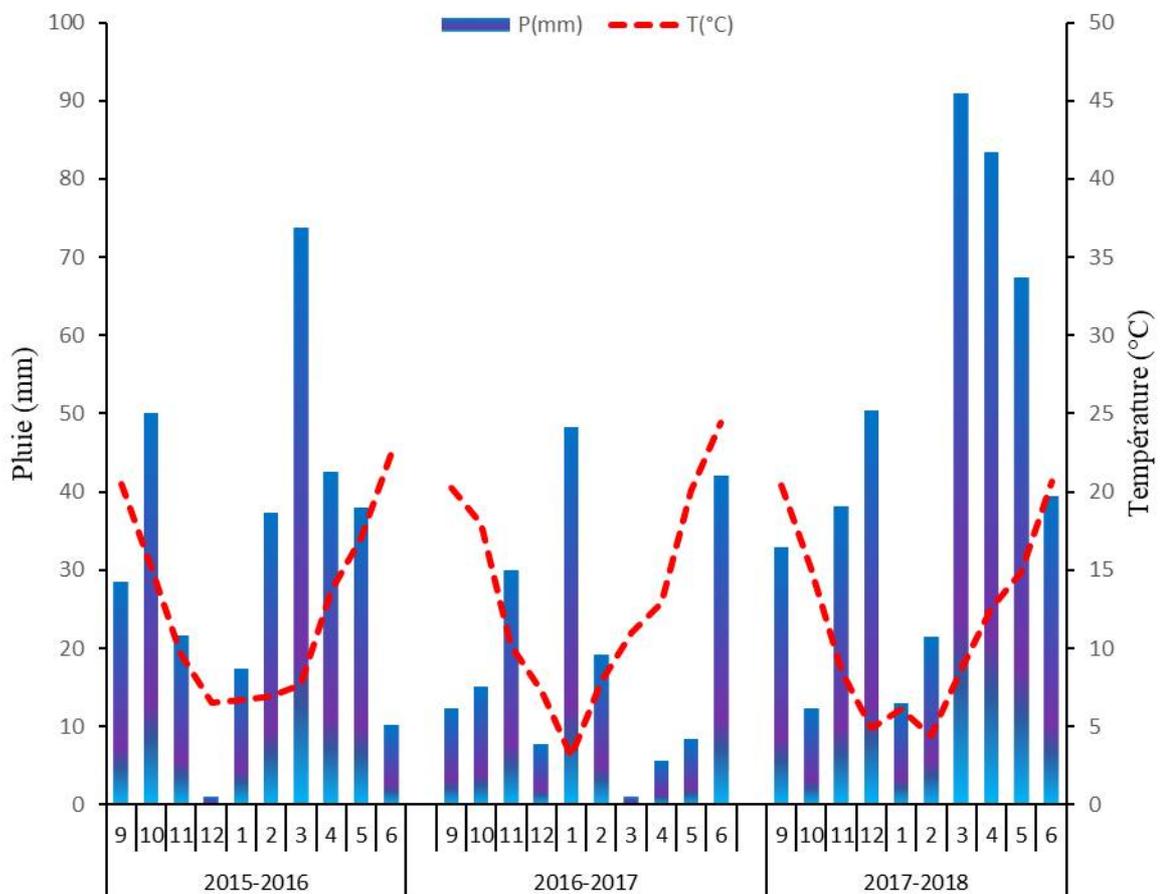
$$H/D = \sqrt{(\sigma^2H/\sigma^2D)}.$$

Les corrélations phénotypiques entre les différentes paires de variables analysées ont été calculées utilisant la procédure incluse dans le logiciel Past (Hammer et *al.*, 2001).

## RESULTATS ET DISCUSSION

### 1. CONDITIONS CLIMATIQUES

Les cumuls pluviométriques enregistrés entre septembre et juin, des trois campagnes agricoles 2015/2016, 2016/2017 et 2017/2018 sont de 319.71, 188.97 et 448.61 mm respectivement (Figure 6). Ces résultats montrent la grande variabilité des cumuls pluviométriques d'un mois à l'autre et d'une campagne à l'autre. La culture de blé dur est soumise à une forte variation des précipitations sous les conditions des régions semi-arides, ce qui induit une grande variation des rendements grains.



**Figure 6.** Pluviométrie et température moyenne mensuelle enregistrées au cours des trois campagnes d'études sur le site de l'ITGC de Sétif.

La campagne 2017/2018 était relativement favorable comparativement aux deux campagnes précédentes. Elle est la plus pluvieuse, elle a enregistré le cumul mensuel le plus élevé en mois de mars avec 90.92 mm, et le plus faible en mois d'octobre avec 12.26 mm. Elle se caractérise par un printemps et une fin de cycle pluvieuse (mois d'avril, mai et juin)

avec un cumul de 189.99 mm. Cette période coïncide avec le stade allant de l'épiaison au remplissage de grain.

L'analyse du régime thermique, révèle qu'au cours de la campagne 2017/2018, les mois de novembre à mars enregistrent des températures moyennes mensuelles inférieure à 10°C avec une température moyenne minimale de 4.4°C notée au cours du mois de février, La température moyenne se redresse à partir du mois d'avril, passant du dessous de 10°C à 20.7°C, enregistrée au cours du mois de juin (figure 6).

La température moyenne mensuelle présente une répartition bimodale, basse en hiver, ce qui limite la croissance de la plante, et ne permet pas à la plante de valoriser les eaux des pluies hivernales. Et élevée en été, ce qui fait raccourcir la durée de la phase de remplissage du grain. Haddad (2017) suggère que la sélection doit cibler des génotypes qui tolèrent les basses températures au cours de la phase végétative et les températures élevées au cours de la phase de reproduction.

## **2. ANALYSE DE LA VARIABILITE PHENOTYPIQUE INTRA ET INTER-GENERATIONS**

### **2.1. CARACTERES DE TOLERANCE DES STRESS ABIOTIQUES : LA TEMPERATURE DU COUVERT VEGETAL, LA TENEUR RELATIVE EN EAU, LE CONTENU EN CHLOROPHYLLE ET LES DOMMAGES OCCASIONNES A LA MEMBRANE CELLULAIRE**

L'analyse de la variance des valeurs estimées des tests indicateurs de la tolérance des stress abiotiques indique un effet génération significatif pour respectivement la température du couvert végétal, la teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle et les dommages occasionnés à la membrane cellulaire (Tableau 4).

Ces résultats suggèrent que des différences significatives, du point de vue réponse aux stress abiotiques, existent entre les générations évaluées. Les moyennes de la teneur relative en eau des différentes générations varient de 92.37%, moyenne du BC1 à 97.91%, moyenne de la F1, pour une valeur de la plus petite différence significative de 1.76% (Tableau 5). Pour le contenu en chlorophylle les valeurs moyennes des différentes générations varient de 42.52 CCI, moyenne de la variété Bousselam à 60.13 CCI, moyenne de la F1. La plus petite différence significative de cette variable est 1.29 CCI (Tableau 5).

**Tableau 4.** Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères mesurés liés à la tolérance des stress abiotiques : Effet génération et contrastes intra et inter générations homogènes et hétérogènes.

Source	ddl	TRE	CHL	DOC	TCV
Génération	5	23.84**	218.84**	123.83**	3.74**
Répétition	4	0.54	1.12	4.85	0.07
Homogène (Hom)	2	7.55*	412.47**	140.28**	5.92**
F1 vs ½(P1+P2)	1	12.29*	423.38**	137.17**	11.78**
P1 vs P2	1	2.81ns	401.96**	143.26**	0.06ns
Hétérogène (Het)	2	26.82**	46.97**	103.93**	3.19**
F2 vs ½(BC1+BC2)	1	51.35**	1.26ns	43.32*	5.46**
BC1 vs BC2	1	2.45ns	92.72**	164.43**	0.9**
Hom vs Hét	1	50.57**	175.45**	130.42**	0.51**
Résiduelle	20	1.78	0.96	8.6	0.05

TRE=teneur relative en eau de la feuille étendard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étendard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C), ns,\*, \*\*= effets non significatif et significatif au seuil de 5 et 1%, respectivement.

Pour le pourcentage de dommages cellulaires, les valeurs moyennes des différentes générations varient de 5.65%, moyenne de la génération F1 à 18.55%, moyenne du BC1, avec une plus petite différence significative de 3.87% (Tableau 4). Pour la température du couvert végétal, les moyennes varient de 16.08°C, valeur de la génération F1 à 18.04°C, valeur observée de la variété Bousselam, avec une plus petite différence significative de 0.31°C (Tableau 5).

Pour ces quatre variables, la sélection est désirable dans le sens des valeurs élevées de la teneur relative en eau et du contenu en chlorophylle, et dans le sens inverse pour les DOC et la température du couvert végétal. Les meilleures valeurs désirables des quatre variables sont observées chez la génération F1, suggérant la présence d'un effet d'hétérosis ; alors que les valeurs relativement moins désirables sont notées soit chez les parents soit chez les BC. Ces différences, entre générations, sont d'origines génétique et environnementale.

L'analyse des contrastes (Tableau 4) indique que des différences significatives existent aussi bien entre les générations homogènes (Parents et F1) qu'entre les générations hétérogènes (F2 et BC). Les moyennes des générations homogènes sont de 96.63%, 52.61, 9.92% et 17.33°C ; alors que celles des populations hétérogènes sont de 94.27%, 47.60 CCI, 13.87% et 16.81°C, respectivement pour la teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle, les dommages occasionnés à la membrane cellulaire et la température du couvert végétal (Tableau 5).

**Tableau 5.** Moyennes et valeurs extrêmes (max, min) observées et erreur standard la moyenne des caractéristiques liées à la tolérance des stress abiotiques des six générations de base.

Génération	Paramètres	TRE	CHL	DOC	TCV
Bousselam	Moyenne	96.52	42.52	15.85	18.04
	Max	97.14	42.80	18.71	18.20
	Min	95.00	42.20	13.46	18.00
	Se	0.39	0.10	1.17	0.04
Mrb5	Moyenne	95.46	55.20	8.28	17.88
	Max	96.81	55.50	9.94	18.00
	Min	94.52	54.40	7.01	17.80
	Se	0.38	0.21	0.67	0.05
F1	Moyenne	97.91	60.13	5.65	16.08
	Max	98.63	60.30	6.90	16.20
	Min	96.88	60.00	4.85	15.80
	Se	0.30	0.06	0.45	0.08
F2	Moyenne	96.65	47.37	16.50	16.22
	Max	99.00	58.70	31.19	17.20
	Min	85.90	40.50	2.80	15.40
	Se	1.46	2.14	3.84	0.24
BC1	Moyenne	92.37	44.57	18.55	17.20
	Max	97.37	49.70	22.22	19.40
	Min	90.48	38.70	14.64	15.20
	Se	0.90	1.78	1.08	0.50
BC2	Moyenne	93.79	51.35	6.57	17.80
	Max	96.55	55.70	9.21	19.60
	Min	90.32	46.60	4.08	17.00
	Se	0.94	1.53	0.88	0.35
Ppds5%		1.76	1.29	3.87	0.31

TRE=teneur relative en eau de la feuille étendard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étendard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C), Se = standard erreur de la moyenne

Comparativement au parent moyen, la génération F1 gagne 1.92% et 11.27 unités CCI pour la teneur relative en eau et le contenu en chlorophylle, et réduit les dommages occasionnés à la membrane cellulaire et la température du couvert végétal de 6.42% et 1.88°C, respectivement. Le parent Bousselam dévie significativement de Mrb5 pour la teneur relative en eau (+1.06%), le contenu en chlorophylle (-12.68%) et les dommages occasionnés à la membrane cellulaire (+7.57%) mais pas pour la température du couvert végétal (0.16°C) (Tableaux 4 et 16). Parmi les générations ségréantes ou hétérogènes, la F2 dévie significativement de la moyenne des BC de 3.57% pour la teneur relative en eau, de -0.59 CCI pour le contenu en chlorophylle et de -1.48°C pour la température du couvert végétal et non significativement pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire avec un écart de

3.94%. Le BC1 dévie non significativement du BC2 pour la teneur relative en eau (-1.42%), et significativement de -6.78 CCI pour le contenu en chlorophylle, 1198% pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire et de -0.36°C pour la température du couvert végétal (Tableaux 4 et 5).

Du point de vue variabilité intra génération, l'analyse des CV% indique que les générations homogènes sont moins variables que les générations hétérogènes (Tableau 6). En effet le CV prend les valeurs de 0.91, 0.88, et 0.68% pour la teneur relative en eau mesurée respectivement chez Bousselam, Mrb5 et la F1. Pour le même caractère les valeurs du CV sont de 2.19, 2.24 et 3.37% chez les BC1, BC2 et la F2 (Tableau 6). Pour le contenu en chlorophylle, le CV prend les valeurs de 0.51, 0.84, et 0.22% chez Bousselam, Mrb5 et la F1 et 8.93, 6.66 et 10.09% chez les BC1, BC2 et la F2 (Tableau 6).

**Tableau 6.** Variance, écart type et coefficient de variation des caractéristiques liés à la tolérance des stress abiotiques des six générations de base.

Génération	Paramètres	TRE	CHL	DOC	TCV
Bousselam	$\sigma^2p$	0.78	0.05	6.89	0.01
	$\sigma p$	0.88	0.22	2.63	0.09
	CV%	0.91	0.51	16.56	0.50
Mrb5	$\sigma^2p$	0.71	0.22	2.24	0.01
	$\sigma p$	0.84	0.46	1.50	0.11
	CV%	0.88	0.84	18.08	0.61
F1	$\sigma^2p$	0.44	0.02	1.00	0.03
	$\sigma p$	0.67	0.13	1.00	0.18
	CV%	0.68	0.22	17.74	1.11
F2	$\sigma^2p$	10.61	22.82	73.81	0.28
	$\sigma p$	3.26	4.78	8.59	0.53
	CV%	3.37	10.09	52.06	3.24
BC1	$\sigma^2p$	4.09	15.83	5.82	1.27
	$\sigma p$	2.02	3.98	2.41	1.13
	CV%	2.19	8.93	13.00	6.44
BC2	$\sigma^2p$	4.43	11.68	3.85	0.62
	$\sigma p$	2.10	3.42	1.96	0.78
	CV%	2.24	6.66	29.85	4.39

TRE=teneur relative en eau de la feuille étandard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étandard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C),  $\sigma^2p$  = variance phénotypique,  $\sigma p$ = écart type, CV% = coefficient de variation en %.

Pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, les valeurs prises par le CV sont 16.56, 18.08, et 17.74%, respectivement chez Bousselam, Mrb5 et leur F1, et de 52.06, 13.00, et 29.85% en F2, BC1 et BC2. Pour la température du couvert végétal, les valeurs

présent par le CV sont 0.50, 0.61, et 1.11%, respectivement pour Bousselam, Mrb5 et leur F1, et de 3.24, 6.44, et 4.39% pour la F2, les BC1 et BC2 (Tableau 6).

Globalement, pour un même caractère la variabilité est plus élevée chez les générations hétérogènes que chez les générations homogènes suite à l'effet de la ségrégation. La comparaison inter caractères indique que la variabilité est plus élevée pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire que pour les trois autres caractères : La teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle et température du couvert végétal (Tableau 6).

## 2.2. PHENOLOGIE ET MORPHOLOGIE DE LA PLANTE : LA DUREE DE LA PHASE VEGETATIVE, LA SURFACE DE LA FEUILLE ETENDARD, LA HAUTEUR DE LA PLANTE ET LA BOMASSE AERIENNE

L'analyse de la variance des valeurs estimées des caractères liés à la phénologie et à la morphologie de la plante indique un effet génération significatif pour la durée de la phase végétative (DPV), la surface de la feuille étendard (SFE), la hauteur de la plante (PHT) et la biomasse aérienne (BIO) par plante (Tableau 7). Les valeurs moyennes prises par ces variables par génération varient de 119.6 j, durée de la phase végétative de Mrb5 à 127.0 jours qui est la durée moyenne de la phase végétative du parent Bousselam. La Ppds5% de cette variable est de 1.04 jours (Tableau 8).

**Tableau 7.** Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères mesurés liés à la morphologie de la plante : Effet génération et contrastes intra et inter générations homogènes et hétérogènes.

Source	ddl	DPV	SFE	PHT	BIO
Génération	5	34.11**	36.51**	427.2**	523.28**
Répétition	4	1.78	0.28	14.55	9.26
Homogène (Hom)	2	71.27**	61.63**	428.11**	36.85ns
F1 vs (P1+P2)/2	1	5.63**	104.16**	817.45**	3.54ns
P1 vs P2	1	136.9**	19.04**	38.42ns	70.23ns
Hétérogène (Het)	2	8.31**	90.96**	457.91**	1169.64**
F2 vs (BC1+BC2)/2	1	8.82**	35.75**	7.15**	1481.92**
BC1 vs BC2	1	0.39ns	18.36**	909.16**	858.4**
Hom vs Hét	1	18.82**	5.33ns	363.66**	203.84**
Résiduelle	20	0.62	1.57	12.01	26

DPV= durée de la phase végétative (jours), SFE= surface de la feuille étendard (cm<sup>2</sup>), PHT= hauteur de la plante (cm), BIO= biomasse aérienne par plante (g). ns, \* = effet non significatif et significatif au seuil de 5%, respectivement.

Les valeurs moyennes prises par la variable surface de la feuille étendard varient de 22.58 cm<sup>2</sup>, surface de la feuille étendard de la génération F1 à 29.31 cm<sup>2</sup>, surface de la feuille

étendard du BC1, avec une ppds5% de 1.65 cm<sup>2</sup>. La hauteur de la plante varie de 92.88, hauteur moyenne du parent Mrb5 à 116.95 cm, hauteur de la plante du BC1. La ppds5% de cette variable est de 4.57 cm. La biomasse par plante varie de 21.27 g, moyenne du BC2 à 53.85 g, valeur moyenne de la génération F2, avec une ppds5% de 6.73 g (Tableau 8).

**Tableau 8.** Moyennes et valeurs extrêmes (max, min) observées et erreur standard la moyenne des caractéristiques liées à la morphologie de la plante des six générations de base.

Génération	paramètres	DPV	SF	PHT	BIO
Bousselam	Moy	127.00	26.79	96.80	48.00
	Max	128.00	27.79	102.20	53.08
	Min	126.00	26.22	92.00	44.97
	Se	0.32	0.27	1.96	1.54
Mrb5	Moy	119.60	29.55	92.88	42.70
	Max	121.00	30.47	96.50	47.96
	Min	118.00	28.37	89.50	38.45
	Se	0.51	0.40	1.11	1.98
F1	Moy	124.60	22.58	110.50	44.32
	Max	126.00	23.73	113.00	47.49
	Min	123.00	21.67	107.00	40.13
	Se	0.51	0.44	1.16	1.72
F2	Moy	124.23	23.28	108.00	53.85
	Max	127.00	35.86	128.00	85.64
	Min	120.00	16.74	83.00	15.22
	Se	0.79	2.08	4.54	8.02
BC1	Moy	126.80	29.31	116.95	35.97
	Max	129.00	36.91	121.50	46.42
	Min	124.00	25.80	112.00	28.82
	Se	0.69	1.61	1.22	2.39
BC2	Moy	125.30	24.61	93.75	21.27
	Max	127.00	31.14	102.00	26.30
	Min	124.00	19.04	77.00	17.30
	Se	0.52	1.77	3.65	1.40
Ppds5%		1.04	1.65	4.57	6.73

DPV= durée de la phase végétative (jours), SFE= surface de la feuille étendard (cm<sup>2</sup>), PHT= hauteur de la plante (cm), BIO= biomasse aérienne par plante (g), se = erreur standard de la moyenne.

Les moyennes des générations homogènes sont de 123.73 j, 26.31 cm<sup>2</sup>, 100.06 cm et 45.01 g ; alors que celles des populations hétérogènes sont de 125.44 j, 25.73 cm<sup>2</sup>, 106.23 cm et 37.03 g/ plante pour, respectivement, la durée de la phase végétative, la surface de la feuille étendard, la hauteur de la plante et la biomasse aérienne par plante. Les différences entre générations pour ces variables sont significatives et en faveur des populations hétérogènes pour la durée de la phase végétative (1.71 jours), la hauteur de la plante (6.17 cm) et la

biomasse (7.98 g) et non significative pour la surface de la feuille étandard (0.57 cm<sup>2</sup>), (Tableaux 7 et 8).

La comparaison des moyennes intra-génération homogènes et intra-populations hétérogènes montre que la génération F1 dévie de 1.30 j, -5.59 cm<sup>2</sup>, 13.66 cm et 2.47 g de la moyenne du parent moyen, respectivement pour la durée de la phase végétative, la surface de la feuille étandard, la hauteur et la biomasse par plante. Ces écarts sont significatifs (Tableaux 7 et 16). La comparaison des moyennes des parents croisés indique que Bousselam est plus tardif de 7.40 j, présente une feuille étandard de plus réduite de -2.76 cm<sup>2</sup>, une hauteur de 3.92 cm et une biomasse de 4.30 g plus importantes que les valeurs moyennes mesurées de Mrb5 (Tableaux 7).

Chez les générations hétérogènes, la comparaison des moyennes de la génération F2 aux moyennes des BC indique que la F2 est plus précoce de 1.82 j, a une surface de la feuille étandard plus réduite de 3.17 cm<sup>2</sup>, associées à une hauteur et une biomasse plus importantes de 2.65 cm et 25.23 g, respectivement, que la moyenne des BC. Ces écarts sont significatifs pour la durée de la phase végétative, la surface de la feuille étandard, la hauteur de la plante et la biomasse aérienne. Le BC2 est plus précoce de 1.50 j, présente une surface de la feuille étandard plus réduite de 4.70 cm<sup>2</sup>, une hauteur et une biomasse plus réduites, respectivement, de 23.20 cm et 14.70 g. Ces écarts sont statistiquement significatifs comme l'indique l'analyse des contrastes (Tableaux 7 et 8).

Du point de vue variabilité intra génération, l'analyse des CV% indique que les générations homogènes sont moins variables que les générations hétérogènes (Tableau 9). Le CV des populations homogènes varie 0.56 à 0.95, de 2.27 à 4.36, de 2.35 à 4.53 et 7.17 à 10.37%, respectivement, pour la durée de la phase végétative, la surface de la feuille étandard, la hauteur de la plante et la biomasse aérienne des populations non ségréantes. Il varie, par contre, de 0.93 à 1.41, de 12.29 à 19.96, de 2.34 à 9.40 et 14.68 à 33.29%, respectivement, pour les mêmes caractères dans l'ordre cité ci-dessus, des populations ségréantes (Tableau 9). La comparaison inter caractères indique que la variabilité est plus élevée pour la biomasse aérienne, suivie de la surface de la feuille étandard et de la hauteur de la plante ; la durée de la phase végétative est le caractère qui présente la plus faible variabilité phénotypique (Tableau 9).

**Tableau 9.** Variance, écart type et coefficient de variation des caractéristiques liés à la morphologie de la plante des six générations de base.

Génération	paramètres	DPV	SF	PHT	BIO
Bousselam	$\sigma^2p$	0.50	0.37	19.22	11.84
	$\sigma p$	0.71	0.61	4.38	3.44
	CV%	0.56	2.27	4.53	7.17
Mrb5	$\sigma^2p$	1.30	0.81	6.17	19.60
	$\sigma p$	1.14	0.90	2.48	4.43
	CV%	0.95	3.05	2.67	10.37
F1	$\sigma^2p$	1.30	0.97	6.75	14.76
	$\sigma p$	1.14	0.98	2.60	3.84
	CV%	0.92	4.36	2.35	8.67
F2	$\sigma^2p$	3.08	21.60	102.97	321.30
	$\sigma p$	1.76	4.65	10.15	17.92
	CV%	1.41	19.96	9.40	33.29
BC1	$\sigma^2p$	2.40	12.98	7.47	28.50
	$\sigma p$	1.55	3.60	2.73	5.34
	CV%	1.22	12.29	2.34	14.84
BC2	$\sigma^2p$	1.34	15.59	66.51	9.74
	$\sigma p$	1.16	3.95	8.16	3.12
	CV%	0.93	16.05	8.70	14.68

DPV= durée de la phase végétative en jours, SFE= surface de la feuille étendard en cm<sup>2</sup>, PHT= hauteur de la plante en cm, BIO= biomasse aérienne par plante en g, se = erreur standard de la moyenne.  $\sigma^2p$  = variance phénotypique,  $\sigma p$ = écart type, CV% = coefficient de variation en %.

### **2.3. COMPOSANTES DU RENDEMENT ET POIDS DES EPIS : LE NOMBRE D'EPIS, LE NOMBRE DE GRAINS PAR EPI ET PAR PLANTE, LE POIDS DE 1000 GRAINS ET LE POIDS DES EPIS**

L'analyse de la variance des variables liées au rendement en grains dont le poids (PE) et le nombre d'épis (NE), le nombre de grains par épi (NGE) et par plante (NG), et le poids de 1000 grains (PMG) indique un effet génération significatif (Tableau 10). Les valeurs moyennes prises par ces variables par génération varient de 7.22 ( $\bar{x}BC2$ ) à 11.16 épis ( $\bar{x}BC1$ ), pour le nombre d'épis, de 17.88 ( $\bar{x}BC2$ ) à 31.57 g ( $\bar{x}F2$ ) pour le poids des épis, de 245.00 ( $\bar{x}BC2$ ) à 458.90 graines/plante ( $\bar{x}F2$ ) pour le nombre de grains par plante, de 37.89 ( $\bar{x}BC1$ ) à 46.63 graines ( $\bar{x}F2$ ) pour le nombre de grains par épi et de 39.22 ( $\bar{x}BC2$ ) à 61.57 g ( $\bar{x}Bousselam$ ) pour le PMG (Tableau 11). Les écarts entre ces valeurs moyennes extrêmes sont statistiquement significatifs en comparaison avec les valeurs prises par la plus petite différence significative qui sont 1.26 épis, 3.41 g, 49.6 graines, 2.62 grains et 2.4 g, respectivement pour le nombre d'épis, le poids des épis, le nombre de grains par épi et par

plante et le poids de 1000 grains (Tableau 11).

**Tableau 10.** Carrés moyens de l'analyse de la variance des composantes du rendement : Effet génération et contrastes intra et inter générations homogènes et hétérogènes.

Source	ddl	NE	PE	NG	NGE	PMG
Génération	5	4.42*	118.33**	23618.5**	45.4**	226.5**
Répétition	4	0.88	3.76	1048.57	2.12	2.73
Homogène (Hom)	2	0.6ns	19.27ns	253.07ns	29.13**	267.8**
F1 vs ½(P1+P2)	1	0.3ns	3.43ns	70.53ns	58.24**	0.74ns
P1 vs P2	1	0.9ns	35.16*	435.6ns	0.02ns	534.36**
Hétérogène (Het)	2	6.9**	211.95**	50555**	72.23**	166.06**
F2 vs ½(BC1+BC2)	1	0.97ns	372.77**	87215**	144.1**	50.96**
BC1 vs BC2	1	12.77**	50.85*	13894.26**	0.46ns	280.9**
Hom vs Hét	1	7.06*	128.96**	16475.95**	24.3*	264.63**
Résiduelle	20	0.91	6.69	1413.36	3.94	3.32

NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g). Ns, \*, \*\* = effets non significatif et significatif au seuil de 5 et 1% respectivement.

Les moyennes des générations homogènes sont de 8.60 épis, 28.67 g, 397.93 graines, 44.05 grains et 54.10 g, respectivement pour le nombre d'épis, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épi et le poids de 1000 grains ; alors que celles des populations hétérogènes sont de 9.44 épis, 23.18 g, 332.70 grains, 41.64 graines et 47.32 g, respectivement, pour les mêmes caractères dans l'ordre ci-dessus cité. Les différences entre générations non ségréantes et ségréantes pour ces variables sont significatives et en faveur des populations hétérogènes pour le nombre d'épis (0.84 épis) et en faveur des populations homogènes pour le poids des épis (5.49 g), le nombre de grains par plante (65.13 grains), le nombre de grains par épi (2.40 grains) et le poids de 1000 grains (6.78 g), (Tableaux 10 et 11).

La comparaison des moyennes intra-génération homogènes et intra-populations hétérogènes montre que la génération F1 dévie de -0.30, -1.02, 4.60, -4.18 et -0.47 g de la moyenne du parent moyen, respectivement pour le nombre d'épis, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épie et le poids de 1000 grains. Seul l'écart du NGE est significatif, suggérant la présence de la dominance partielle, agissant dans le sens de la réduction de ce caractère (Tableaux 10 et 16). La comparaison des moyennes des parents croisés indique que Bousselam présente des épis significativement plus lourds de 3.75 g, et un poids de 1000 grains plus élevé de 14.92 g que Mrb5. Les écarts entre ces deux génotypes pour le nombre d'épis, le nombre de grains par plante et le nombre de grains par épi ne sont pas significatifs (Tableaux 10 et 11).

**Tableau 11.** Moyennes et valeurs extrêmes (max, min) observées et erreur standard la moyenne des composantes du rendement des six générations de base.

Génération	paramètres	NE	PE	NG	NGE	PMG
Bousselam	Moy	8.40	30.88	389.80	45.48	61.57
	Max	9.00	33.72	438.00	48.67	62.43
	Min	7.00	29.08	359.00	41.44	60.27
	Se	0.40	0.91	13.82	1.23	0.36
Mrb5	Moy	9.00	27.13	403.00	45.40	46.95
	Max	10.00	28.55	460.00	46.00	48.10
	Min	8.00	25.53	359.00	44.70	44.76
	Se	0.45	0.62	18.07	0.26	0.61
F1	Moy	8.40	27.99	401.00	41.26	53.79
	Max	9.00	30.90	423.00	45.00	55.35
	Min	8.00	26.73	376.00	39.66	52.00
	Se	0.24	0.74	9.51	0.97	0.65
F2	Moy	9.93	31.57	458.90	46.63	50.77
	Max	14.00	49.30	689.00	62.50	56.71
	Min	4.00	8.57	210.00	35.00	34.00
	Se	1.21	4.41	58.29	2.99	2.12
BC1	Moy	11.16	20.09	294.20	37.89	51.97
	Max	15.00	26.13	365.00	45.00	56.10
	Min	8.00	13.73	204.00	29.14	41.28
	Se	0.81	1.77	23.52	2.34	1.96
BC2	Moy	7.22	17.88	245.00	40.41	39.22
	Max	9.22	23.90	287.00	46.67	44.63
	Min	4.00	13.30	205.00	32.13	31.84
	Se	0.68	1.56	11.66	2.06	1.71
Ppds5%		1.26	3.41	49.60	2.62	2.40

NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g). Se = erreur standard de la moyenne.

La comparaison des moyennes de la génération F2 aux moyennes des BC indique que les écarts sont significatifs et en faveur de la génération F2 pour le poids des épis (+12.49 g), le nombre de grains par plante (+189.30 grains), le nombre de grains par épi (+7.48 grains) et le poids de 1000 grains (+5.18 g). L'écart du nombre d'épis (0.74 épis) n'est pas significatif comme l'indique l'analyse des contrastes (Tableaux 10 et 11). L'analyse des écarts entre les moyennes des BC indiquent que le BC1 dévie significativement du BC2 pour le nombre d'épis (+3.94 épis), le poids des épis (+2.21 g), le nombre de grains par plante (49.20 grains) et le poids de 1000 grains (+12.75 g) et non significativement pour le nombre de grains par épi (-2.52 grains, tableaux 9 et 10). L'analyse des CV% indique que les générations homogènes sont moins variables que les générations hétérogènes (Tableau 12).

**Tableau 12.** Variance, écart type et coefficient de variation des composantes du rendement des six générations de base.

Génération	paramètres	NE	PE	NG	NGE	PMG
Bousselam	$\sigma^2p$	0.80	4.10	954.70	7.61	0.67
	$\sigma p$	0.89	2.02	30.90	2.76	0.82
	CV%	10.65	6.56	7.93	6.06	1.33
Mrb5	$\sigma^2p$	1.00	1.93	1632.50	0.33	1.86
	$\sigma p$	1.00	1.39	40.40	0.58	1.36
	CV%	11.11	5.12	10.03	1.27	2.90
F1	$\sigma^2p$	0.30	2.76	452.50	4.69	2.09
	$\sigma p$	0.55	1.66	21.27	2.17	1.45
	CV%	6.52	5.94	5.30	5.25	2.69
F2	$\sigma^2p$	7.31	97.07	16988.99	44.70	22.39
	$\sigma p$	2.70	9.85	130.34	6.69	4.73
	CV%	27.21	31.21	28.40	14.34	9.32
BC1	$\sigma^2p$	3.27	15.63	2765.73	27.27	19.12
	$\sigma p$	1.81	3.95	52.59	5.22	4.37
	CV%	16.21	19.68	17.88	13.78	8.41
BC2	$\sigma^2p$	2.28	12.17	680.00	21.30	14.71
	$\sigma p$	1.51	3.49	26.08	4.62	3.83
	CV%	20.92	19.51	10.64	11.42	9.78

NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g).  $\sigma^2p$  = variance phénotypique,  $\sigma p$ = écart type, CV% = coefficient de variation en %.

Le CV des populations homogènes varie de 6.52 (F1) à 11.11(Mrb5), de 5.12 (Mrb5) à 6.56 (Bousselam), de 5.3 (F1) à 10.03 (Mrb5), de 1.27 (Mrb5) à 6.06 (Bousselam) et 1.33 (Bousselam) à 2.90% (Mrb5), respectivement, pour le nombre d'épis, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains et pour le poids de 1000 grains. Il varie, par contre, de 16.21 (BC1) à 27.21(F2), de 19.51(BC2) à 31.21(F2), de 10.64 (BC2) à 28.40 (F2) et 8.4 (BC1) à 9.78% (BC2), respectivement, pour les mêmes caractères dans l'ordre cité ci-dessus, des populations ségrégantes (Tableau 12). La comparaison intercaractères indique que la variabilité est globalement plus élevée pour le nombre d'épis, suivi du poids des épis, du nombre de grains par plante, du nombre de grains par épi et du poids de 1000 grains (Tableau 12).

#### 2.4. RENDEMENT ET INDICE DE RECOLTE : RDT ET IR

L'analyse de la variance du rendement en grains (RDT) et de l'indice de récolte (IR) indique un effet génération significatif (Tableau 13). Les valeurs moyennes prises par ces variables par génération varient de 22.27 ( $\bar{x}$ BC2) à 24.78 g ( $\bar{x}$ Bousselam), pour le rendement

en grains et de 43.85 ( $\bar{x}$ F2) à 51.68% ( $\bar{x}$ Bousselam) pour l'indice de récolte (Tableau 14). Les écarts entre les valeurs moyennes extrêmes sont statistiquement significatifs en comparaison avec les valeurs prises par la plus petite différence significative qui sont 4.06 g et 3.56%, respectivement pour le rendement en grains et l'indice de récolte (Tableau 14).

**Tableau 13.** Carrés moyens de l'analyse de la variance du rendement et de l'indice de récolte : Effet génération et contrastes intra et inter générations homogènes et hétérogènes.

Source	ddl	RDT	IR
Génération	5	119.85**	47.95**
Répétition	4	2.24	22.91
Homogène (Hom)	2	25.81ns	28.96*
F1 vs (P1+P2)/2	1	1.01ns	33.39*
P1 vs P2	1	50.63*	93.33**
Hétérogène (Het)	2	137.73**	2.25ns
F2 vs (BC1+BC2)/2	1	221.14**	36.19*
BC1 vs BC2	1	161.2**	6.81ns
Hom vs Hét	1	165.21**	99.01**
Résiduelle	20	7.23	5.16

RDT = rendement (g), IR=Indice de récolte (%). Ns, \*, \*\* = effets non significatif et significatif au seuil de 5 et 1% respectivement.

Les moyennes des générations homogènes sont de 22.69 g pour le rendement en grains et 50.35% pour l'indice de récolte, alors que celles des populations hétérogènes sont de 18.00 g pour le rendement en grains et 46.05% pour l'indice de récolte. Les écarts sont significatifs et en faveur des populations non ségréantes aussi bien pour le rendement en grains (+4.69 g) que pour l'indice de récolte (+4.30%). Entre les générations non ségréantes, la différence entre les moyennes de la F1 et du PM n'est significative pour le rendement (+0.55 g), mais elle l'est pour l'indice de récolte (2.17%).

La différence entre les moyennes des parents croisés est significative aussi bien pour le rendement en grains (4.50 g), que pour l'indice de récolte (4.11%) et faveur de Bousselam (P1). Entre les générations ségréantes, la différence entre les moyennes de la F2 et celles des BC est significative pour le rendement en grains (+8.14 g), qui est en faveur de la F2 et pour l'indice de récolte (-3.30%) en faveur des BC. La différence entre les moyennes des BC n'est significative que pour le rendement (8.03 g), en faveur du BC1 et non significative pour l'indice de récolte (-1.66%, Tableaux 13 et 14). Le CV du rendement en grains des populations homogènes varie de 5.74 (Bousselam) à 16.98 (F1) et de 3.86 (Mrb5) à 10.59 (F1) pour l'indice de récolte. Il varie, par contre, de 10.83 (BC2) à 33.43(F2), pour le rendement et de 8.24(F2) à 12.94% (BC1), pour l'indice de récolte des populations

ségrégantes (Tableau 15). La comparaison inter caractères indique que la variabilité est globalement plus élevée pour le rendement en grains que pour l'indice de récolte (Tableau 15).

**Tableau 14.** Moyennes et valeurs extrêmes (max, min) observées et erreur standard la moyenne du rendement et de l'indice de récolte des six générations de base.

<b>Génération</b>	<b>paramètres</b>	<b>RDT</b>	<b>HI</b>
Bousselam	Moy	24.76	51.68
	Max	26.40	56.40
	Min	23.10	49.59
	Se	0.64	1.24
Mrb5	Moy	20.26	47.57
	Max	22.00	50.37
	Min	18.50	45.45
	Se	0.69	0.82
F1	Moy	23.06	51.79
	Max	26.59	57.41
	Min	17.45	43.48
	Se	1.75	2.45
F2	Moy	23.43	43.85
	Max	36.50	55.85
	Min	6.50	35.70
	Se	3.50	1.61
BC1	Moy	17.16	47.88
	Max	21.30	54.48
	Min	11.60	36.67
	Se	1.30	2.77
BC2	Moy	10.20	48.40
	Max	11.50	59.03
	Min	8.70	42.97
	Se	0.49	2.41
	Ppds5%	4.06	3.56

RDT = rendement (g), IR=Indice de récolte (%).Se = standard erreur de la moyenne.

**Tableau 15.** Variance, écart type et coefficient de variation du rendement et de l'indice de récolte des six générations de base.

Génération	paramètres	RDT	HI
Bousselam	$\sigma^2p$	2.02	7.67
	$\sigma p$	1.42	2.77
	CV%	5.74	5.36
Mrb5	$\sigma^2p$	2.41	3.37
	$\sigma p$	1.55	1.84
	CV%	7.67	3.86
F1	$\sigma^2p$	15.33	30.09
	$\sigma p$	3.91	5.49
	CV%	16.98	10.59
F2	$\sigma^2p$	61.35	13.04
	$\sigma p$	7.83	3.61
	CV%	33.43	8.24
BC1	$\sigma^2p$	8.43	38.37
	$\sigma p$	2.90	6.19
	CV%	16.92	12.94
BC2	$\sigma^2p$	1.22	29.16
	$\sigma p$	1.10	5.40
	CV%	10.83	11.16

RDT = rendement (g), IR=Indice de récolte (%).  $\sigma^2p$  = variance phénotypique,  $\sigma p$ = écart type, CV% = coefficient de variation en %.

### 3. HETEROSIS ET DEPRESSION HYBRIDE

#### 3.1. HETEROSIS

Selon Mather et Jinks (1971), le terme hétérosis a été introduit pour la première fois par Shull (1914), il désigne la déviation de la moyenne de la F1 de celle des parents croisés dite moyenne du parent moyen ou de la moyenne du meilleur parent. Lorsque l'écart de la génération F1 est déduit relativement à la meilleure variété du moment, l'hétérosis est dite hétérosis économique. L'effet d'hétérosis est surtout exploité en amélioration des plantes allogames. Chez les plantes autogames il est indicateur de la présence possible de transgresseurs chez la descendance des populations en ségrégations. L'analyse de l'effet d'hétérosis indique que seuls la teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle, les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, la surface de la feuille étendard et la hauteur de la plante présentent un effet d'hétérosis significatif (Tableau 16).

L'effet d'hétérosis est positif pour la teneur relative en eau (+1.92% ou 2.00%), le contenu en chlorophylle (+11.20 CCI ou 23.06%) et la hauteur de la plante (+15.60 cm ou 16.52%) et négatif pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire (-6.40% ou 2.00%) et la surface de la feuille étendard (-5.5 cm ou 18.84%) (Tableau 16). Ces résultats

suggèrent que ces caractères sont sous contrôle d'actions géniques génétique de nature non additive ou de dominance et que la dominance partielle ou complète agit dans le sens de l'augmentation des valeurs moyennes de la teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle et la hauteur de la plante, et dans le sens inverse pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire et la surface de la feuille étandard. Les autres caractères ne présentent pas d'effet d'hétérosis significatif, suggérant une action génétique de nature additive.

L'analyse de l'effet d'hétérobeltiosis indique qu'en fait la teneur relative en eau, les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, la surface de la feuille étandard et la hauteur de la plante, en plus du poids de 1000 grains, présentent un effet d'hétérobeltiosis significatif, suggérant la présence de la superdominance dans le contrôle génique de ces caractères. Les valeurs absolues de cet effet sont de 1.39% pour la teneur relative en eau, -10.2% pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, -6.9 cm<sup>2</sup> pour la surface de la feuille étandard, 13.7 cm pour la hauteur de la plante et -7.79 g pour le poids de 1000 grains. En valeurs relatives l'effet est de 1.44% pour la teneur relative en eau, -64.38% pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, -15.71% pour la surface de la feuille étandard, 14.15% pour la hauteur de la plante et -12.64% pour le poids de 1000 grains (Tableau 16).

Le caractère qui montre un effet d'hétérosis significatif, contrôlé principalement par la présence d'effets géniques additifs et non additifs, produit des ségrégants dans les générations avancées, selon Comstock et Robinson, (1952). Selon ces auteurs si l'effet d'hétérosis est dû à la prédominance de la dominance partielle ou complète, il est possible de sélectionner, en générations avancées, des lignées homozygotes présentant une hétérosis fixée. En présence d'épistasie de type dominance x dominances, l'hétérosis n'est présente que chez les lignées hétérozygotes (Sprague et Eberhart, 1977).

La manifestation de l'hétérosis est susceptible d'être sujette à des effets de l'environnement et à l'interaction génotype x environnements selon Frankel, (1983), d'où il est nécessaire de s'assurer de la répétabilité de ce paramètre, sous les conditions pour lesquelles les futures variétés sont destinées. Sous de telles conditions le choix doit aller vers les hybrides qui montrent une hétérosis significative associée à une dépression hybride faible ou non significative, qui est indicatrice des possibilités de transgressions.

**Tableau 16.** Hétérosis et hétérobeltiosis, en valeurs absolues et relatives, et dépression hybride des différents caractères mesurés des six générations de base.

Traits	Hétérosis				Hétérobeltiosis				Dépression hybride			
	F1-PM	%	SE	tobs	F1- PS	%	SE	tobs	F1- F2	(%)	SE	tobs
TRE	<b>1.92*</b>	2.00	0.38	<b>4.99</b>	<b>1.39*</b>	1.44	0.25	<b>5.49</b>	1.26	1.29	4.78	0.26
CHL	<b>11.2*</b>	23.06	2.36	<b>4.77</b>	4.93	8.93	2.81	1.75	12.76	21.22	8.65	1.48
DOC	<b>-6.4*</b>	-53.20	0.20	<b>-31.32</b>	<b>-10.2*</b>	-64.38	0.20	<b>-51.02</b>	<b>-10.8*</b>	-192.33	0.56	<b>-19.5*</b>
TCV	-1.88	-10.47	1.09	-1.73	-1.96	-10.86	1.10	-1.78	-0.14	-0.87	3.32	-0.04
DPV	1.30	1.05	1.48	0.88	-2.40	-1.89	1.34	-1.79	0.37	0.29	2.09	0.18
SF	<b>-5.5*</b>	-19.84	1.25	<b>-4.48</b>	<b>-6.9*</b>	-15.71	1.16	<b>-6.03</b>	-0.70	-3.11	4.75	-0.15
PHT	<b>15.6*</b>	16.52	4.41	<b>3.55</b>	<b>13.7*</b>	14.15	5.10	<b>2.69</b>	2.50	2.26	10.47	0.24
BIO	-1.03	-2.27	5.52	-0.19	-3.68	-7.67	5.16	-0.71	-9.53	-21.51	18.33	-0.52
NE	-0.30	-3.45	1.10	-0.27	-0.60	0.00	1.05	-0.57	-1.53	-18.25	2.76	-0.56
PE	-1.01	-3.49	2.40	-0.42	-2.89	-9.35	2.62	-1.10	-3.58	-12.78	9.99	-0.36
NG	4.60	1.16	41.79	0.11	-2.00	2.87	37.51	-0.05	-57.90	-14.44	132.07	-0.44
NGE	-4.18	-9.20	2.94	-1.42	-4.22	-9.28	3.51	-1.20	-5.37	-13.01	7.03	-0.76
PMG	-0.47	-0.87	1.83	-0.26	<b>-7.79*</b>	-12.64	1.66	<b>-4.69</b>	3.02	5.61	4.95	0.61
RDT	0.55	2.43	4.19	0.13	-1.70	-6.88	4.17	-0.41	-0.37	-1.60	8.76	-0.04
IR	2.17	4.37	5.97	0.36	0.11	0.22	6.15	0.02	7.94	15.34	6.57	1.21

$t_{\text{tab}5\%}$ , ddl erreur= 2.08, TRE=teneur relative en eau de la feuille étandard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étandard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C), DPV=durée de la phase végétative (jours), SFE= surface de la feuille étandard (cm<sup>2</sup>), PHT= hauteur de la plante (cm), BIO= biomasse aérienne par plante (g), NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g), RDT = rendement (g), IR=Indice de récolte (%). \*= hétérosis significatif au seuil de 5%.

### **3.2. DEPRESSION HYBRIDE**

La dépression hydrique est, en valeur absolue, la déviation de la moyenne de la F1 de celle de la génération F2. Elle représente la réduction de la valeur de la génération F2 sous l'effet de l'inbreeding ou de l'autofécondation. Les valeurs positives indiquent une réduction de la valeur de la F2 et des valeurs négatives indiquent au contraire une augmentation de la moyenne de la génération F2 comparativement à la valeur moyenne de la F1 de référence.

L'étude des valeurs de la dépression hybride montre que seule les dommages occasionnés à la membrane cellulaire présentent une dépression hybride significative, de -10.8%, suggérant que la F2 se montre plus tolérante en moyenne que la génération F1 qui monte des effets d'hétérosis et d'hétérobeltiosis significatifs. Les valeurs moyennes des autres caractères restent, en F2, assez proches des valeurs moyennes de la génération F1 (Tableau 16).

### **4. HERITABILITE AU SENS LARGE ( $h^2_{BS}$ ) ET REPOSE ATTENDUE DE LA SELECTION (R)**

Sur la base des résultats d'un seul environnement et d'un seul croisement, et comparativement aux valeurs prises par l'erreur standard, les valeurs de l'héritabilité au sens large ( $h^2_{BS}$ ) de la teneur relative en eau (0.94\*), le contenu en chlorophylle (1.00\*), les dommages occasionnés à la membrane cellulaire (0.96\*), la hauteur de la plante (0.91\*), la biomasse aérienne (0.95\*), le nombre d'épis (0.92\*), le poids des épis (0.97\*), le nombre de grain par plante (0.95\*), le nombre de grains par épi (0.90\*) et le rendement en grains (0.86\*) sont significatives, variant de 0.86\* à 1.00\* et sont considérées comme élevées, étant supérieures à 70% (Fellahi et al. 2017, Tableau 17). Ces valeurs sont assez proches de celles rapportées par Salmi et al., (2015) qui restent supérieures à 70% (élevées), pour la durée de la phase végétative et la hauteur de la plante, situées entre 50 et 70% (moyennes), pour la surface de la feuille étandard et le nombre de grains par épi, et inférieures à 50% (faibles) pour le rendement grain et la biomasse aérienne, qui sont d'un grand intérêt en sélection du blé dur.

En dehors d'un effet environnement et d'une interaction significatifs, qui surestiment la valeur de l' $h^2_{BS}$ , les valeurs élevées de ce paramètre suggèrent que le phénotype mesuré est une bonne représentation du génotype, à l'inverse les faibles valeurs sont indicatrices d'un effet plus environnemental que génétique dans l'expression du caractère mesuré. De ce fait, la

sélection précoce des caractères qui présentent une héritabilité élevée serait probablement plus efficace comparativement à la sélection des caractères à faible héritabilité.

**Tableau 17.** Héritabilité au sens large ( $h^2_{bs}$ ), variance ( $\sigma^2_{h^2}$ ), standard erreur ( $SE_{h^2}$ ), test t de l'héritabilité ( $t_{h^2}$ ) et réponse attendue de la sélection en valeur absolue (R) et relativement à la moyenne de la génération F2 ( $R\%_{\bar{x}F2}$ ).

	$h^2_{bs}$	a	b	c	$\sigma^2_{h^2}$	$SE_{h^2}$	$t_{h^2}$	R	$R\%_{\text{moy}}$
TRE	0.94*	3.30	0.76	0.89	0.09	0.30	3.18	6.33	6.55
CHL	1.00*	34.40	11.40	6.20	0.20	0.45	2.23	9.81	20.71
DOC	0.96*	4.25	1.54	0.67	0.00	0.05	19.76	17.03	103.20
TCV	0.92 <sup>ns</sup>	0.16	0.07	0.02	6.60	2.57	0.36	1.00	6.18
DPV	0.64 <sup>ns</sup>	0.64	0.26	0.08	0.21	0.45	1.41	2.33	1.87
SF	0.96 <sup>ns</sup>	37.10	7.66	11.05	0.24	0.49	1.97	9.23	39.64
PHT	0.91*	248.80	2.54	201.10	0.09	0.29	3.10	18.93	17.53
BIO	0.95*	66.49	36.92	4.32	0.00	0.05	20.85	35.17	65.32
NE	0.92*	1.40	0.49	0.24	0.08	0.28	3.25	5.11	51.45
PE	0.97*	35.13	11.11	6.73	0.01	0.11	9.15	19.69	62.38
NG	0.95*	539685	347694	21018	0.01	0.08	11.96	254	55.50
NGE	0.90*	107.22	33.80	20.63	0.16	0.40	2.24	12.44	26.67
PMG	0.93 <sup>ns</sup>	52.00	16.61	9.83	0.31	0.56	1.65	9.02	17.76
RDT	0.86*	4.23	3.23	0.07	0.00	0.06	13.55	13.83	59.03
HI	0.69 <sup>ns</sup>	207.26	66.90	38.65	0.69	0.83	0.83	7.82	17.82

$t_{\text{tab}5\%}$ , ddl erreur= 2.08, TRE=teneur relative en eau de la feuille étandard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étandard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C), DPV= durée de la phase végétative (jours), SFE= surface de la feuille étandard (cm<sup>2</sup>), PHT= hauteur de la plante (cm), BIO= biomasse aérienne (g), NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g), RDT = rendement en grains (g), IR=Indice de récolte (%). ns, \*= héritabilité non significative et significative au seuil de 5%, respectivement

La réponse attendue de la sélection (R) ou gain génétique est l'amélioration de la valeur génotypique de la fraction sélectionnée comparativement à la valeur génotypique de la population de base d'où a été sélectionnée. La réponse à la sélection dépend de la variabilité génétique disponible dans la population de base, de l'effet masquant de l'environnement et l'intensité de sélection ou du pourcentage des individus sélectionnés relativement à la taille de la population de base (Acquaah, 2007). La réponse attendue de la sélection (R) est déduite par le produit de l'héritabilité, la différentielle de la sélection mesurée en unité d'écart type (racine carré de la variance du caractère ciblé par la sélection) par l'intensité de sélection (Falconer, 1982).

La réponse à la sélection monocaractère, en valeur absolue, R, et relativement à la moyenne de la population F2 (R%) associée aux valeurs prises par l'héritabilité au sens large

sont de 6.33% (6.55%) pour la teneur relative en eau, 9.81 unités CCI (20.71%) pour le contenu en chlorophylle, 17.03% (103.20%) pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, 18.93 cm (17.53%) pour la hauteur de la plante, 35.17 g (62.32%) pour la biomasse aérienne, 5.11 épis (51.45%) pour le nombre d'épis, 16.69 g (62.38%) pour le poids des épis, 254 grains (55.50%) pour le nombre de grains par plante, 12.44 graines (26.67%) pour le nombre de grains par épis, 13.83 g (59.03%) pour le rendement en grains (Tableau 17). Salmi et *al.*, (2015) rapportent des valeurs de la réponse attendue de la sélection de 11.5 cm pour la hauteur de la plante, de 6.1 grains pour le nombre de grains par épis, et 8.8% pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire.

Selon McVetty et Evans (1980), une réponse à la sélection élevée en valeur, suggère que le caractère sélectionné est sous contrôle génétique de nature additive et que la sélection précoce serait probablement efficace pour améliorer le caractère sélectionné. Cependant si cette valeur est faible, elle indique que le caractère sélectionné est sous contrôle génique de nature non additive, la sélection pour l'exploitation de l'effet d'hétérosis est plus efficace. Selon Benmahammed et *al.*, (2008), la présence d'interaction génotype x environnement réduit de l'efficacité de la sélection monocaractère ceci conduit les sélectionneurs à utiliser, en parallèle ou indépendamment du rendement grain, des approches multicaractères. Laala et *al.*, (2009) trouvent que la sélection multicaractères est relativement plus efficace que celle sur base d'un seul caractère. Dans des conditions similaires Fellahi et *al.*, (2013) rapportent des valeurs de l'héritabilité de 65.34% pour la hauteur de la plante, de 60.42% pour le poids de 1000 grains et de 56.30% pour le nombre de grains par épi. Ces résultats restent relativement comparables aux résultats de la présente étude. Basées sur les résultats d'une seule année, des valeurs élevées de l'héritabilité au sens large sont rapportées aussi pour la hauteur par Tripathi et *al.*, (2011), pour le poids de 1000 grains par Ashraf et *al.*, (2002) et pour le nombre de grains par épi par Abinasa et *al.*, (2011).

## **5. ANALYSE GENETIQUE**

### **5.1. TEST DE VALIDITE DU MODELE D'ADDITIVITE-DOMINANCE**

L'ajustement des données au simple modèle d'additivité-dominance à trois paramètres indique le paramètre [m] est significatif pour l'ensemble des variables soumises à l'analyse, le paramètre [d] l'est aussi pour l'ensemble des caractères sauf le nombre d'épis, alors que le paramètre [h] n'est pas significatif pour l'ensemble des variables analysées (Tableau 18). Ces résultats suggèrent que la variation notée chez les différentes variables étudiées est d'origine

génétique suite à la signification du paramètre [m], et que l'action de nature additive est prépondérante dans le contrôle génétique de la plupart de ces variables, alors que l'action génique de nature non-additive n'est pas prépondérante.

Le test du  $X^2$  indique cependant que le modèle d'additivité- dominance n'est pas adéquat pour expliquer la variation d'origine génétique exprimée par les variables analysées. En effet le test du  $X^2$  est significatif à hautement significatif pour toutes les variables analysées suggérant l'implication d'interactions non-alléliques dans l'hérédité des caractères mesurés (Tableau 17). Yadav et *al.*, (1998) rapportent eux aussi que le simple modèle d'additivité-dominance n'était pas adéquat pour expliquer la variation de l'ensemble des caractères analysés.

L'adéquation de l'échelle de mesure doit satisfaire deux conditions qui sont l'additivité d'action des gènes et l'indépendance des composantes hérissables de celles qui sont non hérissables. Les tests des effets de l'échelle de mesure établis par Hayman et Mather (1955) fournissent l'information de la présence ou l'absence d'interaction ou épistasie. Ainsi la non-conformité du simple modèle d'additivité-dominance est aussi suggérée par les tests d'échelle A, B, C et D. En effet pour chaque variable analysée il y a au moins un test d'échelle qui est significatif vu que le t calculé est largement supérieur au t de table dont la valeur seuil est de 2.08, dans les limites des valeurs prises par l'erreur standard associée à chaque test (Tableau 19).

En effet pour la durée de la phase végétative, les tests B et D sont significatifs, pour la surface de la feuille étandard se sont les tests A, C et D qui le sont et pour le poids de 1000 grains, les quatre tests sont significatifs (Tableau 19). Lorsque les tests A et B sont significatifs ils suggèrent la présence des interactions de types additive x additive [i], additive x dominances [j], et dominance x dominances [l], (Hayman, 1958). Le test C, lorsqu'il est significatif, il indique la présence d'interaction de type dominance x dominances. Le test D, lorsqu'il est significatif, il indique la présence d'interaction de type additive x additive. Ces résultats suggèrent que le simple modèle d'additivité-dominance n'est assez robuste pour expliquer l'hérédité des variables analysées, suite à la présence d'interaction di-géniques et de ce fait qu'il est nécessaire d'inclure les paramètres génétiques spécifiant la présence de l'épistasie en utilisant le modèle à 6 paramètres comme le préconise Hayman(1958).

**Tableau 18.** Valeurs moyennes des paramètres génétiques [m], [d], [h] et test du X<sup>2</sup> de validité du simple modèle d'additivité-dominance (à 3 paramètres).

Traits	Paramètres	[m]	[d]	[h]	X <sup>2</sup>
TRE	valeur	95.99	1.53	1.92	86.11**
	SE	3.02	0.27	7.35	
	t.obs	31.76**	5.99*	0.26 <sup>ns</sup>	
CHL	valeur	48.86	-6.34	11.27	20934.31**
	SE	4.82	0.11	12.16	
	t.obs	10.15**	-55.32**	0.93 <sup>ns</sup>	
DOC	valeur	12.06	3.79	-6.42	571.91**
	SE	3.61	0.68	14.02	
	t.obs	3.34**	5.6*	-0.46 <sup>ns</sup>	
TCV	valeur	17.96	0.08	-1.88	105.91**
	Se	0.53	1.37	3.47	
	t.obs	0.92**	0.03*	2.75 <sup>ns</sup>	
DPV	Valeur	123.3	3.7	1.3	924.41**
	SE	1.75	1.93	8.12	
	t.obs	1.80**	0.30**	4.60 <sup>ns</sup>	
SF	Valeur	28.17	-1.38	-5.59	163.67**
	SE	4.64	5.34	21.47	
	t.obs	4.8**	0.24**	12.23 <sup>ns</sup>	
PHT	Valeur	94.84	1.96	15.66	190.98**
	SE	9.26	0.13	0.70	
	t.obs	9.26**	0.13**	0.7 <sup>ns</sup>	
BIO	valeur	45.35	2.65	-1.03	302.30**
	SE	13.72	1.25	28.99	
	t.obs	3.31*	2.11*	-0.04 <sup>ns</sup>	
NE	valeur	8.7	-0.3	-0.3	42.70**
	SE	2.49	0.3	6.04	
	t.obs	3.49*	-1 <sup>ns</sup>	-0.05 <sup>ns</sup>	
PE	valeur	29.01	1.87	-1.01	187.77**
	SE	7.95	0.55	17.62	
	t.obs	3.65*	3.41*	-0.06 <sup>ns</sup>	
NG	valeur	396.4	-6.6	4.6	4931.76**
	SE	102.8	2.37	223.39	
	t.obs	3.86*	-2.78*	0.02 <sup>ns</sup>	
NGE	valeur	45.44	0.64	-4.18	24.40**
	SE	6.61	0.13	16.57	
	t.obs	6.88**	4.92*	-0.25 <sup>ns</sup>	
PMG	valeur	54.26	7.31	-0.47	47346.65**
	SE	5.06	0.36	13.08	
	t.obs	10.73**	20.58**	-0.04 <sup>ns</sup>	
RDT	valeur	22.51	2.25	0.55	481.32**
	SE	6.07	0.47	13.06	
	t.obs	3.71*	4.78*	0.04 <sup>ns</sup>	
IR	valeur	49.63	2.06	2.17	148.43**
	SE	5.88	0.74	16.79	
	t.obs	8.45**	2.77*	0.13 <sup>ns</sup>	

t tab 5%= 2.08, X<sup>2</sup> tab 5%, 3 ddl =7.81, TRE=teneur relative en eau de la feuille étandard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étandard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C), DPV= durée de la phase végétative (jours), SFE= surface de la

feuille étandard (cm<sup>2</sup>), PHT= hauteur de la plante (cm), BIO= biomasse aérienne (g), NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g), RDT = rendement en grains (g), IR=Indice de récolte (%). ns, \*= test t non significatif et significatif au seuil de 5%, respectivement

**Tableau 19.** A, B, C, D tests d'échelle de la validité du modèle d'additivité-dominance à trois paramètres.

Variable	Test	Echelle	SE	t.obs	Variable	Test	Echelle	SE	t.obs
DPV	A	2.00	1.15	1.74 <sup>ns</sup>	NE	A	5.52	1.24	4.46**
	B	6.40	1.03	6.22**		B	-2.96	1.08	-2.73*
	C	1.13	1.74	0.65 <sup>ns</sup>		C	5.53	2.12	2.61*
	D	-3.63	0.89	-4.10**		D	1.49	1.24	1.20 <sup>ns</sup>
SF	A	9.25	2.34	3.96**	PE	A	-18.69	2.76	-6.77**
	B	-2.92	2.57	-1.14 <sup>ns</sup>		B	-19.37	2.41	-8.04**
	C	-8.37	3.54	-2.36**		C	12.29	7.43	1.65 <sup>ns</sup>
	D	-7.35	2.40	-3.07**		D	25.17	3.97	6.35**
TRE	A	-9.68	1.37	-7.06**	NG	A	-202.40	37.25	-5.43**
	B	-5.79	1.41	-4.09**		B	-314.00	26.25	-11.96**
	C	-1.20	2.51	-0.48 <sup>ns</sup>		C	240.80	99.70	2.42*
	D	7.13	1.51	4.74**		D	378.60	51.09	7.41**
CHL	A	-13.51	2.52	-5.36**	NGE	A	-10.96	3.66	-3.00*
	B	-12.63	2.17	-5.81**		B	-5.82	3.09	-1.89 <sup>ns</sup>
	C	-28.51	3.50	-8.15**		C	13.12	5.40	2.43*
	D	-1.19	2.41	-0.49 <sup>ns</sup>		D	14.95	3.29	4.55**
DOC	A	15.60	1.98	7.90**	PMG	A	-11.43	2.86	-3.99**
	B	-0.78	1.48	-0.52 <sup>ns</sup>		B	-22.29	2.58	-8.63**
	C	30.59	6.48	4.72**		C	-13.02	3.76	-3.46**
	D	7.88	3.29	2.40**		D	10.35	2.52	4.10**
TCV	A	0.92	0.72	1.28 <sup>ns</sup>	RDT	A	-13.50	2.62	-5.16**
	B	1.80	0.50	3.57**		B	-22.93	2.01	-11.41**
	C	-3.20	0.42	-7.60**		C	2.57	6.77	0.38 <sup>ns</sup>
	D	-2.96	0.48	-6.23**		D	19.50	3.02	6.45**
PHT	A	26.60	2.86	9.30**	HI	A	-7.72	4.79	-1.61 <sup>ns</sup>
	B	-15.88	5.40	-2.94*		B	-2.57	4.28	-0.60 <sup>ns</sup>
	C	21.32	8.09	2.64*		C	-27.43	5.77	-4.76**
	D	5.30	4.60	1.15 <sup>ns</sup>		D	-8.57	2.91	-2.94*
BIO	A	-20.38	4.09	-4.98**					
	B	-44.48	3.28	-13.55**					
	C	36.05	13.76	2.62*					
	D	50.46	6.83	7.39**					

t<sub>tab5%</sub>, ddl erreur= 2.08, TRE=teneur relative en eau de la feuille étandard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étandard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C), DPV= durée de la phase végétative (jours), SFE= surface de la feuille étandard (cm<sup>2</sup>), PHT= hauteur de la plante (cm), BIO= biomasse aérienne (g), NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g), RDT = rendement en grains (g), IR=Indice de récolte (%). ns, \*= test t non significatif et significatif au seuil de 5%, respectivement.

## 5.2. MODELE A 6 PARAMETRES : ESTIMATION DES EFFETS GENIQUES

En utilisant les moyennes observées des six générations, les différents paramètres génétiques dont l'effet moyen [m], l'effet additif [d], l'effet de dominance [h], les effets d'interaction de nature [i], [j], et [l] ont été déterminés et sont portés au tableau 20. L'effet moyen [m] est largement significatif pour l'ensemble des variables analysées. Il indique que la variation des différentes variables est en partie d'origine génétique. Les effets additifs [d], et de dominance [h] sont significatifs pour la durée de la phase végétative, le contenu en chlorophylle, les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, la biomasse aérienne, et le rendement en grains. Du point de vue amplitude, l'effet additif [d] est prépondérant que l'effet de dominance [h] dans le contrôle génétique de la durée de la phase végétative, la biomasse aérienne et le rendement en grains. Par contre l'effet de dominance [h] est plus prépondérant que l'effet additif [d] dans le contrôle génétique des dommages occasionnés à la membrane cellulaire. Les deux effets [d] et [h] sont significatifs et de même magnitude dans le contrôle génétique du contenu en chlorophylle (Tableau 20). La présence d'un effet de dominance [h] significatif associé à l'absence d'un effet additif [d] significatif sont notées dans le contrôle génétique de la teneur relative en eau, la température du couvert végétal, le poids des épis, le nombre de grains par plante et l'indice de récolte. Par contre la présence d'un effet additif [d] significatif associé à l'absence d'un effet de dominance [h] sont notées dans le contrôle génétique de la hauteur de la plante, le nombre d'épis et le poids de 1000 grains.

Les deux effets [d] et [h] sont non significatifs pour la surface de la feuille étandard, alors que les 5 effets [d], [h] [i], [j], et [l] ne sont pas significatifs pour le nombre de grains par épi. Pour ce dernier caractère, le modèle à 6 paramètres ne semble pas adéquat ; il faut tester d'autres modèles impliquant des interactions entre plus de deux loci (Tableau 20). Kumar et *al.*, (2017) notent aussi que le modèle à 6 paramètres n'était adéquat pas pour expliquer la variation observée dans les 6 générations de base pour le nombre de grains par épi, nécessitant de tester des modèles géniques voire plus. L'épistasie est présente dans le contrôle génétique de l'ensemble des variables étudiées hormis le nombre de grains par épi. En effet les effets géniques [i], [j], et [l] sont conjointement significatifs pour la durée de la phase végétative, la surface de la feuille étandard, la teneur relative en eau, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le poids de 1000 grains et le rendement grain.

**Tableau 20.** Valeurs estimées des différents paramètres génétiques, erreur standard de la moyenne et valeur t calculé.

Traits	Param	[m]	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	Epistasie
DPV	valeur	124.23	-1.50	8.57	7.27	-4.40	-15.67	
	SE	0.32	0.61	1.97	1.77	0.76	3.25	
	t obs	388.23**	-2.46*	4.35**	4.11*	-5.79**	-4.82*	Duplicate
SF	valeur	23.28	-4.70	9.11	14.70	12.17	-21.03	
	SE	0.85	2.39	5.89	5.87	2.4	10.2	
	t obs	27.39**	-1.97ns	1.55ns	2.50*	5.07**	-2.06*	
TRE	valeur	96.65	1.41	-12.35	-14.27	-3.89	29.74	
	SE	0.59	0.93	3.04	3.02	0.97	4.48	
	t obs	163.81**	1.52ns	-4.06*	-4.72*	-4.01*	6.64**	Duplicate
CHL	valeur	47.37	6.78	13.64	2.37	-0.88	23.76	
	SE	0.87	2.29	5.77	5.76	2.3	9.82	
	t obs	54.44**	2.96*	2.36*	0.41ns	-0.38ns	2.42*	Complément
DOC	valeur	16.50	-11.98	-22.19	-15.77	16.38	0.94	
	SE	1.57	3.27	9.11	9.07	3.34	14.61	
	t obs	10.51**	-3.66*	-2.44*	-1.74ns	4.90*	0.06ns	
TCV	valeur	16.22	0.36	4.04	5.92	-0.88	-8.64	
	SE	0.1	0.43	0.95	0.95	0.44	1.79	
	t obs	162.20**	0.84ns	4.25*	6.23**	-2.00*	-4.83*	Duplicate
PHT	valeur	108.00	-23.20	5.06	-10.60	42.48	-0.12	
	SE	1.85	5.68	13.92	13.56	5.79	24.71	
	t obs	58.38**	-4.08*	0.36ns	-0.78ns	7.34**	-0.01ns	
BIO	valeur	53.85	-14.70	-101.94	-100.91	24.10	165.77	
	SE	3.27	7.22	19.66	19.49	7.48	32.13	
	t obs	16.47**	-2.04*	-5.19*	-5.18**	3.22*	5.16**	Duplicate
NE	valeur	9.93	-3.94	-3.27	-2.97	8.48	0.41	
	SE	0.49	1.33	3.33	3.31	1.36	5.72	
	t obs	20.27**	-2.96*	-0.98ns	-0.90ns	6.24**	0.07ns	
PE	valeur	31.57	-2.21	-51.36	-50.35	0.68	88.41	
	SE	1.8	4.35	11.44	11.28	4.55	19.18	
	t obs	17.54**	-0.51ns	-4.49*	-4.46*	0.15ns	4.61*	Duplicate
NG	valeur	458.90	-49.20	-752.60	-757.20	111.60	1273.60	
	SE	23.8	56.25	169.38	147.36	60.27	295.93	
	t obs	19.28**	-0.87ns	-4.44*	-5.14**	1.85ns	4.30*	Duplicate
NGE	valeur	46.63±	2.53±	-34.08±	-29.90±	-5.14	46.68	
	SE	1.22	8.96	20.61	18.58	9.01	40.34	
	t obs	38.22**	0.28ns	-1.65ns	-1.61ns	-0.57ns	1.16ns	
PMG	valeur	50.77	-12.74	-21.18	-20.70	10.86	54.42	
	SE	0.86	3.52	13.31	7.85	3.57	25.94	
	t obs	59.04**	-3.62*	-1.59ns	-2.64*	3.04*	2.10*	
RDT	valeur	23.43	-6.97	-38.45	-39.00	9.43	75.42	
	SE	1.38	3.29	9.4	8.58	3.45	16.19	
	t obs	16.98**	-2.12*	-4.09*	-4.55*	2.73*	4.66*	Duplicate
HI	valeur	43.85	0.52	19.31	17.14	-5.16	-6.85	
	SE	1.06	6.74	5.23	4.13	6.78	30.92	
	t obs	41.37**	0.08ns	3.69*	4.15*	-0.76ns	-0.22ns	

t tab 5% = 2.08, X<sup>2</sup> tab 5%, 3 ddl = 7.81, TRE = teneur relative en eau de la feuille étandard (%), CHL = Contenu en chlorophylle de la feuille étandard (CCI), DOC = Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV = température du couvert végétal (°C), DPV = durée de la phase végétative (jours), SFE = surface de la feuille étandard (cm<sup>2</sup>), PHT = hauteur de la plante (cm), BIO = biomasse aérienne (g), NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG = nombre de grains par plante, NGE = nombre de grains par épi, PMG = poids de 1000 grains (g), RDT = rendement en grains (g), IR = Indice de récolte (%). ns, \* = test t non significatif et significatif au seuil de 5%, respectivement.

Ces résultats suggèrent que les trois types d'épistasie contribuent au contrôle génétique de la durée de la phase végétative, la surface de la feuille étandard, la teneur relative en eau, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le poids de 1000 grains et le rendement en grains. Il y a prépondérance de l'épistasie de type A x D, de signe négative pour la durée de la phase végétative, et de signe positif pour la surface de la feuille étandard et le poids de 1000 grains (Tableau 20).

Il y a prépondérance de l'épistasie de type A x A, de signe positif pour la température du couvert végétal et de signe négative pour la biomasse aérienne. Il y a prépondérance de l'épistasie de type D x D, de signe positive pour la teneur relative en eau et le rendement en grains (Tableau 20). Des effets géniques [i] et [I] significatifs et de signes contraires contribuent au contrôle génétique du poids des épis et du nombre de grains par plante, avec prépondérance de l'effet [I] pour le poids des épis et prépondérance de l'effet [i] pour le nombre de grains par plante. L'épistasie de type [j] contribue positivement et significativement au contrôle génétique des dommages occasionnés à la membrane cellulaire, de la hauteur de la plante et du nombre d'épis ; alors que l'épistasie de type [i] contribue positivement et significativement au contrôle génétique de l'indice de récolte, et l'épistasie de type [I] contribue positivement et significativement au contrôle génétique du contenu en chlorophylle (Tableau 20).

Selon Kearsey et Pooni (1996) la présence d'effet génique additif (d) significatif suggère que la sélection précoce peut être efficace. Dans le cas de la présente étude aucun des 15 caractères analysés ne montre la prépondérance de contrôle génétique de nature additive. Ceci indique la prépondérance de la dominance et donc suggère de reporter la sélection à des générations plus avancées où la ségrégation est moins importante. Selon Kearsey et Pooni (1996) la prédominance de la dominance émerge lorsque les gènes contrôlant le caractère considéré sont dispersés chez les parents, ceci réduit de l'estimation de l'effet génique additif en comparaison de l'estimation de l'effet génique de dominance. Les résultats de la présente étude indiquent donc que suite à la prépondérance de l'effet de dominance, les gènes contrôlant les la plupart des variables analysées sont dispersés chez les parents.

L'analyse des signes des effets géniques permet de déterminer le type d'épistasie présente. En effet, selon Kearsey et Pooni, (1996) des signes opposés des effets géniques [h] et [l] sont indicateurs d'une épistasie de type duplicate. L'épistasie de type duplicate est produite par deux gènes non-allèles qui tendent à annuler l'action de l'un par l'autre et vice-versa lorsqu'ils forment une combinaison hybride, diluant leur produit final. Une telle interaction est notée entre un homozygote et un hétérozygote ou entre deux hétérozygotes, d'où la désignation d'interactions A x D et D x D (Mather et Jinks, 1982).

Les résultats de la présente étude indiquent que l'épistasie de type duplicate intervient dans le contrôle génétique de la durée de la phase végétative, la teneur relative en eau, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le poids des épis, le nombre de grains par plante et le rendement. Selon Kearsey et Pooni, (1996) ce type d'interaction génique limite l'amplitude de la variabilité des caractères étudiés et de ce fait affecte négativement l'efficacité de la sélection précoce pratiquée dès la génération F2.

De ce fait la sélection des caractères ci-dessus cités doit être reportée et pratiquée sur des générations plus avancées telles que les F7 voire F8 et plus, pour bénéficier de la réduction de la variance de dominance qui est d'origine génétique mais non fixable, d'une meilleure estimation des effets géniques additifs et des possibilités de transgressions qui émergent suite à la présence d'interaction génique de type additive x additive [i] significative, comme c'est le cas des caractères : La durée de la phase végétative, la teneur relative en eau, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le poids des épis, le nombre de grains par plante et le rendement en grains (Tableau 20). Selon Kearsey et Pooni, (1996) les effets géniques [h] et [l] de même signe sont indicateurs d'une épistasie de type complémentaire. L'épistasie de type complémentaire intervient entre deux gènes non-allèles qui se complètent dans leur action pour produire le phénotype ou effet, effet qui est dû à leurs actions concomitantes mais pas individuellement (Mather et Jinks, 1982). L'analyse des résultats de la présente étude indiquent la présence de ce type d'épistasie complémentaire pour le contenu en chlorophylle (Tableau 20). Ce type d'épistasie est source de transgressions dans la descendance.

Comparativement à ce qui est rapporté dans la littérature, les résultats de la présente étude corroborent partiellement les résultats de Ferrari et *al.*, (2018) qui trouvent un effet génique additif [d] non significatif pour le rendement en grains, associé à des effets géniques de dominance [h] et de dominance x dominance [l] significatifs qui contribuent le plus au

contrôle génétique de ce caractère. Pour ce même caractère Ljubiccic et *al.*, (2016) rapportent un contrôle génétique faisant intervenir une interaction génique de nature duplicate, ce qui fait suggérer à ces auteurs de proposer de retarder la sélection de ce caractère à cause de la faible variabilité et la forte probabilité d'une faible efficacité de la sélection précoce, en F2 voire F3. Chapman and McNeal (1971), Bhatt (1972), Law et *al.*, (1978), ainsi que Dhanda et Sethi (1996) rapportent des effets épistatiques de type duplicate pour la plupart des caractères analysés. Dans de telles situations Sharma et Sharma, (1995) proposent d'éviter la sélection précoce, de réaliser des croisements biparentaux entre les plantes F2 qui sont désirables pour les caractères d'intérêts, et débiter la sélection en générations avancées pour profiter la fixation du matériel sous sélection, de la meilleure expression de la variation de nature additive, la minimisation de la variation de nature non additive, non fixable et de la fixation de l'hétérosis sous forme de transgresseurs.

L'information sur le contrôle génétique des caractères d'intérêts est utile pour les programmes de sélection. Singh et Kumar (2014) mentionnent la présence des effets de dominance pour le rendement grain chez le blé. En revanche, Ullah et *al.*, (2010) montrent l'importance de l'effet génique de nature additive dans le contrôle de ce paramètre. Cependant, le rapport  $\sigma^2\text{GCA}/\sigma^2\text{SCA}$  a révélé que la variance génétique non additive est plus importante pour le rendement grain que la variance additive (Shiri et *al.*, 2010). Khayatnejada et *al.*, (2010) mentionnent que la sélection est plus efficace lorsqu'elle est effectuée sur les composantes de rendement plutôt que le rendement lui-même. Cependant Laala et *al.*, (2017) rapportent la sélection précoce n'est pas plus efficace pour le rendement que pour les composantes. Elle l'est plutôt pour la hauteur et la durée de la phase végétative.

Hannachi et *al.*, (2013) mentionnent que d'autres caractères, comme la durée de la phase végétative, et l'indice de récolte reçoivent beaucoup d'attention en sélection. L'action des gènes impliqués dans le contrôle de la transmission de ces caractères a été étudiée par de nombreux chercheurs. Des effets géniques non-additif révèlent une importance pour le poids de 1000 grains (Akram et *al.*, 2011), le nombre de grains par épi, le nombre d'épis par unité de surface (Saed et *al.*, 2010) et l'indice de récolte (Seboka et *al.*, 2009). Tandis que l'additivité est impliquée dans le contrôle de la durée de la phase végétative d'après Akram et *al.*, (2011) ; Hannachi et *al.*, (2013) ; Hammad et *al.*, (2013) ainsi que Fellahi et *al.*, (2017).

L'information sur la nature et l'ampleur des effets géniques présents dans le matériel de sélection est nécessaire pour déterminer la méthode de sélection à choisir pour une meilleure

exploitation du potentiel génétique des différents caractères de la plante. Parmi ces caractères, la hauteur des plantes est un trait très important pour améliorer la production de blé (Akhtar et *al.*, 2006). Singh et Kumar (2014) rapportent l'implication de la dominance partielle dans le contrôle génétique de ce caractère.

Par contre, Kaukab et *al.*, (2014) notent la présence des effets de dominance complète pour la hauteur de la plante. Tandis que, Ullah et *al.*, (2010) mentionnent que la hauteur de la plante est contrôlée par l'effet additif des gènes. Les effets du gène additif ou additif x additif sont importants pour la hauteur des plantes pour améliorer le rendement grain dans les deux croisements étudiés par Akhtar et *al.*, (2006). La tolérance à la sécheresse est un caractère complexe qui est contrôlé par un nombre important de gènes et leurs expressions sont influencées par divers éléments environnementaux (Nezhadahmadi et *al.*, 2013).

L'identification des gènes responsables des caractères morphologiques et physiologiques, et leur localisation sur les chromosomes n'est pas encore possible, mais leur mode d'héritabilité et la nature d'action des gènes sont rapportés (Roy et Basu, 2009). L'importance des effets de dominance dans le contrôle de la teneur en chlorophylle et la surface de la feuille étandard sous les conditions de stress hydrique est rapportée par (Qabil, 2017). Schonfeld et *al.*, (1988) signalent des effets géniques de nature additive pour la teneur relative en eau chez le blé. Dhanda et Munjal, (2009) montrent l'implication de la dominance dans le contrôle génétique de la stabilité de la membrane cellulaire. Les effets additif x additifs pour la température du couvert végétal sont les plus répandus et significatifs pour tous les croisements étudiés par Saint Pierre et *al.*, (2010). Tandis que l'enroulement foliaire et l'ajustement osmotique montrent une héritabilité mono génique (Roy et Basu, 2009). Kumar et *al.*, (2017) rapportent des effets géniques de nature duplicate pour un ensemble de caractères agronomiques dont la hauteur de la plante, le nombre de grains par épi, le poids de 1000 grains, le nombre d'épis et le rendement par plante.

Les informations au sujet de la nature des actions géniques sont importantes et doublement utiles pour le sélectionneur, car elles permettent premièrement de décider de la stratégie de sélection la plus appropriée à développer et deuxièmement de déterminer le degré d'héritabilité des caractères d'intérêts nécessaire à la prévision du progrès à faire en sélection (Oury et *al.*, 2000, Fellahi, 2017). En effet la présence de la variabilité génétique associée à une héritabilité élevée est directement utilisable en sélection et seulement quelques cycles de sélection aboutissent à la réalisation d'un progrès significatif de la moyenne du caractère

sélectionné, dont le contrôle génétique est dans ce cas de nature additive. Par contre la présence de la variabilité génétique associée à une faible héritabilité est suggestive d'un contrôle génétique de nature non additive qui rend la sélection précoce peu effective, parce qu'une importante part de cette variabilité est non fixable (Hannachi, 2017 ; Fellahi, 2017).

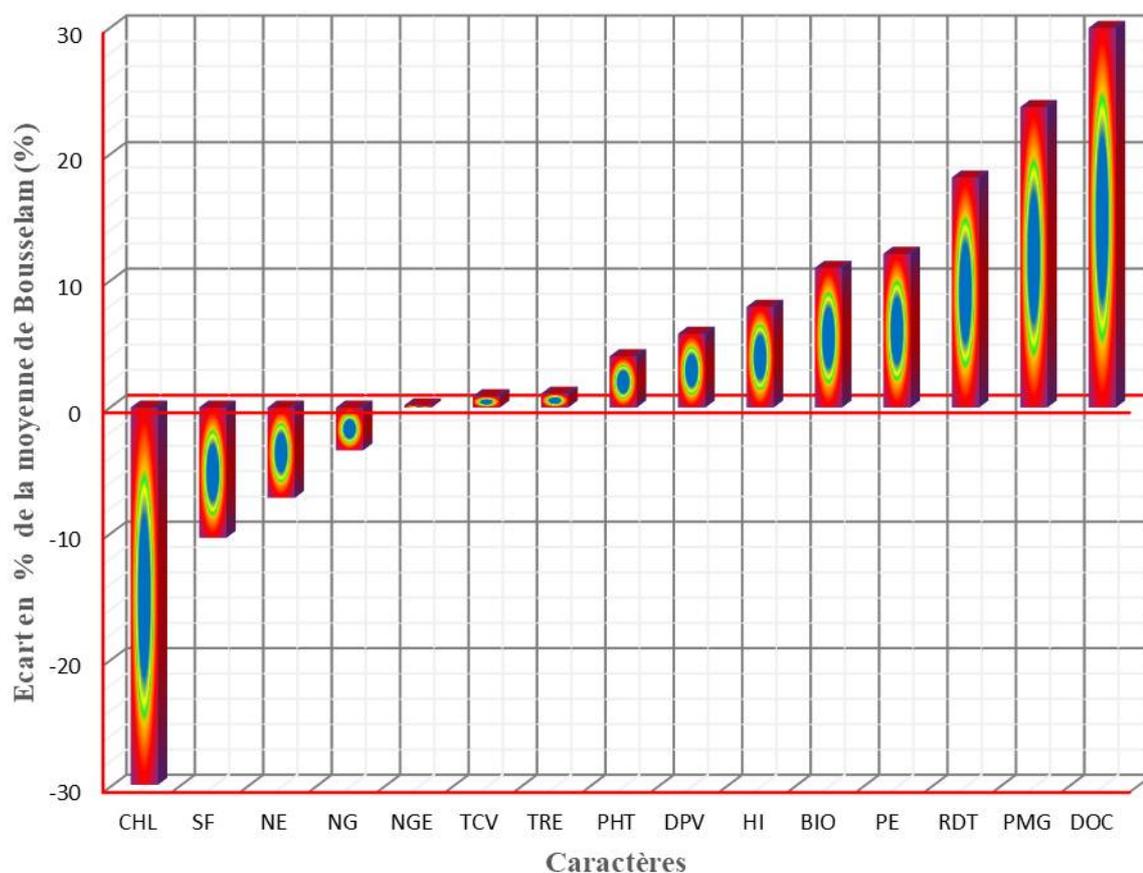
Snape (1987) fait observer, qu'en étudiant la nature des actions géniques contrôlant les caractères agronomiques tels que le rendement et ses composantes, c'est fréquent de trouver que les effets additifs sont non significatifs ou s'ils sont significatifs, ils sont de moindre importance en valeur que les effets de dominance et les interactions géniques. Cette situation assez fréquente s'explique par la dispersion des gènes impliqués dans le contrôle génétique du caractère étudié chez les parents.

Globalement et sur la base des résultats de cette étude on peut conclure que les caractères analysés expriment un comportement génétique complexe qui implique que la sélection précoce serait peu efficace et qu'il faut la retarder, une fois la variance de dominance diminue et que l'amplitude de la variabilité devient plus appréciable. Ces résultats sont aussi l'expression des différences qui existent entre les lignées parentales croisées. En effet dans un efficient programme d'amélioration les croisements doivent intervenir entre des parents très contrastés pour les caractères agronomiques d'intérêts (Ginkel et Ortiz, 2018). Dans ce contexte les différences entre les parents croisés sont indiquées en figure 7.

Cette figure indique le peu de divergence entre les deux parents pour le nombre d'épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épi, la température du couvert végétal, la teneur relative en eau, la hauteur de la plante, la durée de la phase végétative et l'indice de récolte, donc l'écart reste inférieur à 10%. Par contre on note une meilleure divergence pour les écarts du contenu en chlorophylle, des dommages occasionnés à la membrane cellulaire, de la surface de la feuille étandard, de la biomasse aérienne, du poids des épis, du rendement en grains et du poids de 1000 grains qui sont supérieur à 10%, et pour lesquels, il y a possibilité d'amélioration dans la descendance des populations évaluées.

Suite à la prépondérance des effets non additifs, il est suggéré de faire des inter-croisements entre plantes F2 et des backcrosses pour augmenter la variabilité, et conduire le matériel sous sélection jusqu'à minimisation de la ségrégation, pour pouvoir exploiter la variance additive. Ces inter-croisements sont nécessaires pour briser les liaisons géniques indésirables, lorsqu'elles sont présentes. En effet Yadav et *al.*, (1998) mentionnent que les

croisements biparentaux entre plantes F2 voire F3 accroissent la fréquence des sujets transgresseurs des différents caractères agronomiques ciblés par la sélection.



**Figure 7.** Divergence entre les caractéristiques des parents croisés Bousselam et Mrb5 (% de la moyenne de Bousselam).

(TRE=teneur relative en eau de la feuille étandard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étandard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C), DPV= durée de la phase végétative (jours), SFE= surface de la feuille étandard (cm<sup>2</sup>), PHT= hauteur de la plante (cm), BIO= biomasse aérienne (g), NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g), RDT = rendement en grains (g), IR=Indice de récolte (%)).

### 5.3. COMPOSANTES GENETIQUES DE LA VARIATION ET HERITABILITE AU SENS ETROIT ( $h^2Bs$ )

L'étude des valeurs prises par les composantes additive (D), non additive ou de dominance (H) et environnementale (E) indique la prépondérance de la composante D pour la durée de la phase végétative, la teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle, la hauteur de la plante, le nombre d'épis par plante, et le nombre de grains par épi dont les valeurs du ratio D/H varient de 1.7 à 44.4. La prépondérance de la composante H est observée pour la température du couvert végétal, le poids de 1000 grains, le rendement en grains et l'indice de

récolte. Pour la surface de la feuille étendard, les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, la biomasse aérienne, le poids des épis et le nombre de grains par plante, les deux composantes de la variance génétique sont même grandeurs.

**Tableau 21.** Valeurs estimées des composantes D, H et E de la variation, corrélation F entre H et D, héritabilité au sens étroit ( $h^2_{ns}$ ) et degré de dominance  $\sqrt{H/D}$  associées aux différentes variables étudiées.

Traits	D	H	E	F	$h^2_{ns}$	$\sqrt{H/D}$
DPV	4.84	1.75	1.10	1.06	0.63	0.60
SF	29.28	24.74	0.78	-2.61	0.53	0.92
TRE	25.39	10.72	0.59	-0.34	0.69	0.65
CHL	36.27	18.46	0.07	4.16	0.66	0.71
DOC	275.92	267.73	2.78	1.97	0.50	0.99
TCV	2.67	4.32	0.02	0.66	0.38	1.27
PHT	263.90	154.82	9.72	-59.04	0.62	0.77
BIO	1208.72	1193.18	15.24	18.76	0.50	0.99
NE	18.12	9.42	0.60	0.99	0.64	0.72
PE	332.68	288.63	2.89	3.47	0.53	0.93
NG	61064.49	57665.13	873.05	2085.73	0.51	0.97
NGE	81.64	1.84	4.33	5.97	0.93	0.15
PMG	21.93	39.00	1.68	4.41	0.35	1.33
RDT	226.10	241.89	8.77	7.21	0.47	1.03
HI	14.67	112.62	9.28	9.20	0.19	2.77

D = composante additive de la variation, H= composante non additive ou de dominance, E= composante environnementale, F= corrélation entre D et H,  $h^2_{ns}$ = héritabilité au sens étroit,  $\sqrt{H/D}$  = degré de dominance. (TRE=teneur relative en eau de la feuille étendard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étendard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C), DPV= durée de la phase végétative (jours), SFE= surface de la feuille étendard (cm<sup>2</sup>), PHT= hauteur de la plante (cm), BIO= biomasse aérienne (g), NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g), RDT = rendement en grains (g), IR=Indice de récolte (%)).

Comparativement à la variance génétique la composante environnementale est de faible valeur pour l'ensemble des variables étudiées. En effet le ratio (D+H)/E varie de 6.0 pour la durée de la phase végétative à 781.9 pour le contenu en chlorophylle (Tableau 21). En conséquence les valeurs prises par l'héritabilité au sens étroit ( $h^2_{ns}$ ) sont proportionnelles aux valeurs prises par la composante additive (D). Les valeurs prise par  $h^2_{ns}$  varient de 0.93 pour le nombre de grains par épi à 0.19 pour l'indice de récolte. Les valeurs de  $h^2_{ns}$  du rendement et de la biomasse aérienne sont de 0.47 et 0.50 (Tableau 21). Ces valeurs sont assez proches de celles rapportées par Dvojkovi et *al.*, (2010) qui rapportent des valeurs estimées de l'héritabilité au sens étroit variant de 0.35 à 0.42, pour le nombre de grains par épi ; de 0.50 pour rendement et 0.29 à 0.41 pour le poids de 1000 grains, selon le croisement. Novoselovic et *al.*, (2004) rapportent des valeurs  $h^2_{ns}$  variant pour la hauteur de la plante de

54 à 81%, pour le nombre d'épis de 9 à 76%, pour le nombre de grains par épi de 11 à 99.8%, pour rendement engrains de 21 à 78% et pour le poids d'un grain de 49.7 à 72%, selon la combinaison croisement x localité. La notion d'héritabilité est importante parce qu'elle détermine si les différences génotypiques sont d'ordre génétique ou d'ordre environnementales. Cette notion indique les possibilités d'amélioration induite par la sélection (Falconer, 1982).

Selon Mather et Jinks (1982) la formule de calcul du degré de dominance ( $h/d$ ) fut développée par Mather (1949). Les valeurs du degré de dominance supérieures à zéro mais inférieures à l'unité, indiquent la présence de la dominance partielle. Les valeurs égales à zéro indiquent la présence d'effet additif, les valeurs égales à l'unité suggèrent la dominance complète et celles supérieures à l'unité indiquent la superdominance. L'analyse des résultats de la présente étude indique que le degré de dominance est inférieur à l'unité, prenant les valeurs de 0.15, 0.60, 0.65, 0.71, 0.72, et 0.77, respectivement pour le nombre de grains par épi, la durée de la phase végétative, la teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle, le nombre d'épis, et la hauteur de la plante. Il est assez proche de l'unité pour la surface de la feuille étandard (0.92), les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, (0.99), le poids des épis (0.93), la biomasse aérienne (0.99), le nombre de grains par plante (0.97) et le rendement en grains (1.03). Il est largement supérieur à l'unité pour la température du couvert végétal (1.27), le poids de 1000 grains (1.33) et l'indice de récolte (2.77) (Tableau 21). Ces résultats suggèrent que la présence de la dominance incomplète, la dominance complète et la superdominance dans le contrôle génétique des trois groupes de variables citées dans l'ordre ci-dessus. Ils suggèrent aussi de retarder la sélection suite à la prépondérance de la dominance.

Les valeurs prises par le coefficient  $F$  qui mesure le degré d'association entre les valeurs des composantes  $D$  et  $H$  de la variance génétique sont positives pour la durée de la phase végétative, le contenu en chlorophylle, le dommages occasionnés à la membrane cellulaire, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le nombre d'épis, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épi, le poids de 1000 grains, le rendement en grains et l'indice de récolte et négatives pour la surface de la feuille étandard, la teneur relative en eau et la hauteur de la plante (Tableau 21). Les  $F$  positives suggèrent que les allèles dominants sont plus important en nombre que les allèles récessifs contrôlant le caractère considéré. L'inverse est noté pour les allèles récessifs pour des valeurs  $F$  négatives.

Ces résultats indiquent l'importance des allèles dominants dans l'hérédité de la durée de la phase végétative, le contenu en chlorophylle, les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le nombre d'épis, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épi, le poids de 1000 grains, le rendement en grains et l'indice de récolte et l'importance des gènes récessifs dans l'hérédité de la surface de la feuille étandard, la teneur relative en eau et la hauteur de la plante. Ces résultats corroborent ceux de Fellahi et *al.*, (2017) ; de Dorri, et *al.*, (2014) et de Shahrokhi et *al.*, (2011) qui rapportent des valeurs F positives pour la plupart des caractères étudiés, suggérant que la dominance est induite par des allèles dominants.

## 6. CORRELATIONS INTER CARACTERES

L'association entre deux variables quelconques est appelée corrélation simple et peut être estimée à partir des données non répliquées ainsi que les données répliquées. La corrélation simple est de trois types : 1) phénotypique, 2) génotypique et 3) environnementale. La corrélation phénotypique est la corrélation observable entre deux variables et elle inclut à la fois les effets génotypiques et environnementaux. La corrélation génotypique, en revanche, est l'association inhérente entre deux variables, elle peut être due à l'action pléiotropique des gènes, au linkage, ou plus probablement les deux. Alors que, la corrélation environnementale est entièrement due aux effets environnementaux (Singh, 1993). Les corrélations génotypiques et phénotypiques sont des méthodes statistiques importantes permettant de déterminer dans quelle mesure divers traits contribuant au rendement sont associés et lequel peut aider les sélectionneurs de blé à sélectionner pour des rendements plus élevés (Akram et *al.*, 2008 ; Fellahi et *al.*, 2013d).

L'analyse des corrélations entre les différentes variables mesurées chez les six générations indique que le rendement en grains par plante présente des liaisons positives et assez fortes avec la biomasse aérienne ( $r=0.962$ ,  $P=0.000$ ), le nombre d'épis ( $r=0.628$ ,  $P=0.000$ ), le poids des épis ( $r=0.893$ ,  $P=0.000$ ), le nombre de grains par plante ( $r=0.929$ ,  $P=0.000$ ), le poids de 1000 grains ( $r= 0.637$ ,  $P=0.000$ ) et la hauteur de la plante ( $r=0.311$ ,  $P=0.012$ ) (Tableau 22).

Le rendement en grains est un caractère complexe, caractérisé par une faible héritabilité et il est fortement influencé par l'environnement, ce qui rend la sélection directe sur la base de ce caractère peu efficace dans les milieux variables. Dans ce contexte, l'étude des corrélations fournit des informations utiles sur la contribution des composantes du rendement et des

caractères morpho-physiologiques dans l'amélioration du rendement en grains, et peuvent être utilisés comme critères de sélection indirecte. Les résultats suggèrent que l'expression d'un rendement en grain élevé est liée à une meilleure performance pour le nombre d'épis, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le poids de 1000 grains et la biomasse aérienne.

Des résultats similaires sont rapportés dans plusieurs travaux de recherche. Khan et Naqvi, (2013) montrent que le nombre d'épis et le nombre de grains par plante contribuent fortement au rendement en grain. Bouzerzour et *al.*, (1998) ; Benmahammed et *al.*, (2003) ; Hannachi et *al.*, (2013b) rapportent une corrélation positive entre la biomasse aérienne et le rendement. Akram et *al.*, (2008) ; Khan et Naqvi (2013) montrent que ce dernier est positivement lié au poids de mille grains.

L'étude des corrélations entre le rendement en grain et les caractères physiologiques indique une liaison positive et significative avec la teneur relative en eau ( $r=0.263$ ,  $P=0.034$ ) et une liaison négative et significative avec la température du couvert végétal ( $r=-0.330$ ,  $P=0.007$ ) (Tableau 22). Ces corrélations révèlent que les génotypes ayant une température du couvert végétal faible et une teneur relative en eau élevée se distinguent par un rendement en grain important, Ces résultats concordent avec ceux réalisé par Reynolds et *al.*, (2005) qui mentionnent qu'à partir du stade épiaison et durant la période de remplissage du grain, la température foliaire est corrélée négativement avec le rendement grain et que les basses températures du couvert végétal sont indicatives d'un potentiel hydrique foliaire élevé, ceci est confirmé par la liaison négative trouvée entre ces deux caractères physiologiques ( $r=-0.369$ ,  $P=0.003$ ).

La biomasse aérienne est significativement et fortement liée avec le nombre d'épis ( $r=0.648$ ,  $P=0.000$ ), le poids des épis ( $r=0.909$ ,  $P=0.000$ ), le nombre de grains par plante ( $r=0.944$ ,  $P=0.000$ ), le poids de 1000 grains ( $r=0.583$ ,  $P=0.000$ ), le rendement en grain ( $r=0.962$ ,  $P=0.000$ ) et la température du couvert végétal ( $r=-0.401$ ,  $P=0.001$ ). Les liaisons avec la hauteur de la plante ( $r=0.369$ ,  $P=0.002$ ), le nombre de grains par épi ( $r=0.375$ ,  $P=0.002$ ), l'indice de récolte ( $r=-0.342$ ,  $P=0.005$ ), la teneur relative en eau ( $r=0.253$ ,  $P=0.042$ ), le dommage occasionné à la membrane cellulaire ( $r=0.267$ ,  $P=0.032$ ) et le contenu en chlorophylle ( $r=-0.298$ ,  $P=0.016$ ) sont moins importantes (Tableau 22).

Considéré comme étant un caractère important pour l'adaptation à des milieux variables, la durée de la phase végétative présente des corrélations significatives mais de

faibles valeurs avec le dommage occasionné à la membrane cellulaire ( $r=0.333$ ,  $P=0.007$ ), le poids de mille grains ( $r=0.261$ ,  $P=0.036$ ), le contenu en chlorophylle ( $r=-0.250$ ,  $P=0.044$ ) et le nombre de grains par épi ( $r=-0.335$ ,  $P=0.006$ ) (Tableau 22). Globalement, ces résultats montrent que le choix de génotypes précoces à l'épiaison amène une réduction du dommage cellulaire, de la hauteur de la plante et du poids de mille grains et une amélioration du nombre de grains par plante, du nombre de grains par épi et du contenu en chlorophylle.

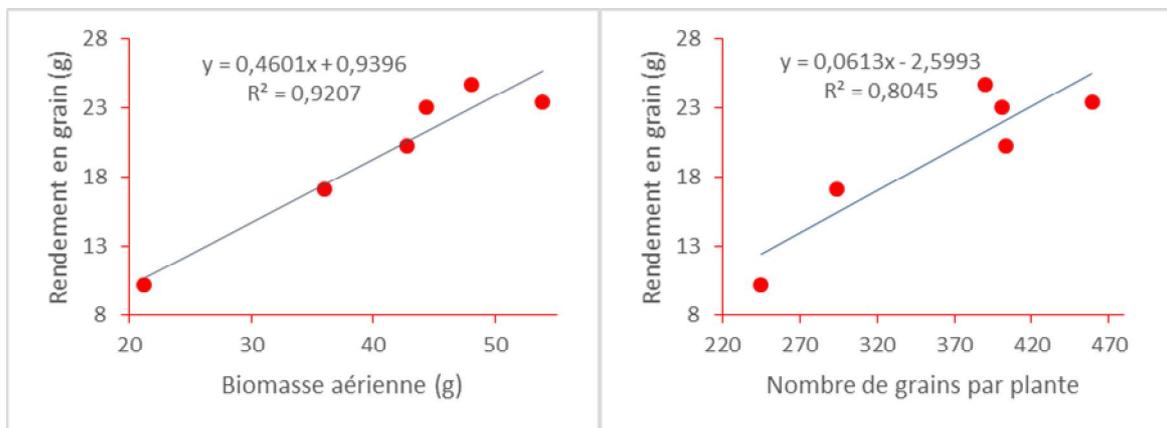
Les corrélations présentes chez les caractères physiologiques sont faibles à moyennes, ceci montre que ces caractères ont le moins d'influence sur les autres variables. Cependant, la température du couvert végétal présente des corrélations significatives mais moyenne avec la surface de la feuille étandard ( $r=0.329$ ,  $P=0.008$ ), l'indice de récolte ( $r=0.314$ ,  $P=0.011$ ), la teneur relative en eau ( $r=-0.369$ ,  $P=0.003$ ), la biomasse aérienne ( $r=-0.401$ ,  $P=0.001$ ), le poids des épis ( $r=-0.341$ ,  $P=0.005$ ), le nombre de grains par plante ( $r=-0.406$ ,  $P=0.001$ ), et le rendement en grain ( $r=-0.330$ ,  $P=0.007$ ) (Tableau 22).

Ces corrélations révèlent que les génotypes ayant une température du couvert végétal faible se distinguent par un rendement important, un poids des épis et de nombre de grains par plante élevés, une surface de la feuille étandard réduite, une teneur relative en eau et une biomasse aérienne importantes et un indice de récolte faible.

La teneur relative en eau hormis sa liaison avec la température du couvert végétal ( $r=-0.369$ ,  $P=0.003$ ), les corrélations observées de cette variable sont plutôt nuancées et de faibles valeurs avec le dommage occasionné à la membrane cellulaire ( $r=0.262$ ,  $P=0.035$ ), la biomasse aérienne ( $r=0.253$ ,  $P=0.042$ ), le nombre de grains par plante ( $r=0.291$ ,  $P=0.019$ ), le nombre de grains par épi ( $r=0.251$ ,  $P=0.044$ ) et le rendement en grain ( $r=0.263$ ,  $P=0.034$ ) (Tableau 22).

Le contenu en chlorophylle et le dommage occasionné à la membrane cellulaire, outre la liaison qui se trouve entre eux ( $r=-0.483$ ,  $P=0.000$ ), et qui montre que l'augmentation du dommage occasionné à la membrane cellulaire a pour effet de réduire le contenu en chlorophylle, ils sont liés avec le nombre d'épis par plante ( $r=-0.332$ ,  $P=0.001$  ;  $r=0.392$ ,  $P=0.007$ ) (Tableau 22). Ce qui suggère que les génotypes arborant un nombre d'épis par plante faible se caractérisent par un contenu en chlorophylle élevé et un dommage cellulaire faible.

Dans le cas de la présente étude, l'analyse des corrélations entre les différentes variables mesurées chez les six générations révèle que seules, le rendement en grains et la biomasse aérienne présentent des coefficients de corrélations assez élevés entre eux, d'une part, et avec les autres caractères comme le nombre et le poids des épis et le nombre de grains par plante d'autre part. Ces caractères se caractérisent par une héritabilité plus élevée que celle du rendement en grains, donc ils peuvent servir de critères de sélection indirecte pour l'amélioration du rendement, soit individuellement soit sous forme de combinaison de caractères. Ces résultats corroborent ceux de Fellahi et *al.*, (2016) qui proposent la combinaison constituée de la biomasse aérienne, du poids et du nombre des épis, comme critère de sélection indirecte pour améliorer le rendement en grains.



**Figure 8.** Liaisons entre la biomasse aérienne et le rendement en grain d'une part et entre le nombre de grains par plante et le rendement en grain, d'autre part.

**Tableau 22.** Valeurs estimées des coefficients de corrélations de Pearson entre les différentes variables étudiées (au-dessous de la diagonale, coefficients de corrélations, en dessus de la diagonale, probabilité).

	DPV	SFE	TRE	CHL	DOC	TCV	PHT	BIO	NE	PE	NG	NGE	PMG	RDT	IR
DPV		0.837	0.545	0.044	0.007	0.372	0.118	0.373	0.321	0.464	0.133	0.006	0.036	0.514	0.458
SFE	-0.026		0.072	0.025	0.796	0.008	0.981	0.623	0.114	0.344	0.477	0.217	0.789	0.857	0.636
TRE	-0.076	-0.225		0.954	0.035	0.003	0.579	0.042	0.737	0.065	0.019	0.044	0.320	0.034	0.886
CHL	<b>-0.250</b>	<b>-0.278</b>	-0.007		0.000	0.979	0.064	0.016	0.007	0.110	0.147	0.360	0.023	0.052	0.086
DOC	<b>0.333</b>	0.033	<b>0.262</b>	<b>-0.483</b>		0.231	0.078	0.032	0.001	0.095	0.086	0.820	0.022	0.058	0.288
TCV	0.113	<b>0.329</b>	<b>-0.369</b>	0.003	-0.151		0.061	0.001	0.196	0.005	0.001	0.021	0.177	0.007	0.011
PHT	0.196	0.003	-0.070	-0.231	0.220	-0.234		0.002	0.000	0.125	0.075	0.834	0.001	0.012	0.042
BIO	-0.112	-0.062	<b>0.253</b>	<b>-0.298</b>	<b>0.267</b>	<b>-0.401</b>	<b>0.369</b>		0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.005
NE	0.125	0.198	-0.042	<b>-0.332</b>	<b>0.392</b>	-0.162	<b>0.420</b>	<b>0.648</b>		0.000	0.000	0.398	0.001	0.000	0.108
PE	-0.092	-0.119	0.231	-0.200	0.209	<b>-0.341</b>	0.192	<b>0.909</b>	<b>0.555</b>		0.000	0.005	0.000	0.000	0.021
NG	-0.188	-0.090	<b>0.291</b>	-0.182	0.215	<b>-0.406</b>	0.223	<b>0.944</b>	<b>0.643</b>	<b>0.921</b>		0.000	0.000	0.000	0.056
NGE	<b>-0.335</b>	-0.155	<b>0.251</b>	-0.115	-0.029	<b>-0.286</b>	0.027	<b>0.375</b>	-0.107	<b>0.342</b>	<b>0.433</b>		0.475	0.004	0.815
PMG	<b>0.261</b>	0.034	0.125	<b>-0.281</b>	<b>0.283</b>	-0.169	<b>0.417</b>	<b>0.583</b>	<b>0.397</b>	<b>0.536</b>	<b>0.424</b>	0.090		0.000	0.727
RDT	-0.082	-0.023	<b>0.263</b>	-0.242	0.236	<b>-0.330</b>	<b>0.311</b>	<b>0.962</b>	<b>0.628</b>	<b>0.893</b>	<b>0.929</b>	<b>0.352</b>	<b>0.637</b>		0.467
IR	0.094	0.060	0.018	0.215	-0.134	<b>0.314</b>	<b>-0.253</b>	<b>-0.342</b>	-0.201	<b>-0.286</b>	-0.238	-0.030	-0.044	-0.092	

TRE=teneur relative en eau de la feuille étandard (%), CHL= Contenu en chlorophylle de la feuille étandard (CCI), DOC= Dommages occasionnés à la membrane cellulaire (%). TCV= température du couvert végétal (°C), DPV= durée de la phase végétative (jours), SFE= surface de la feuille étandard (cm<sup>2</sup>), PHT= hauteur de la plante (cm), BIO= biomasse aérienne (g), NE = nombre d'épis, PE = poids des épis (g), NG= nombre de grains par plante, NGE= nombre de grains par épi, PMG= poids de 1000 grains (g), RDT = rendement en grains (g), IR=Indice de récolte (%). Valeurs en gras significatives au seuil à 5%.

## CONCLUSION

Les résultats de la présente étude qui a été réalisée dans le but d'estimer les paramètres génétiques des caractères morpho-physiologiques chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) indiquent la présence d'une diversité génétique appréciable entre les six générations de base (P1, P2, F1, F2, BC1 et BC2) pour l'ensemble de variables analysées. Des différences significatives apparaissent entre les parents croisés pour le contenu en chlorophylle, le dommage cellulaire, la surface de la feuille étendard, la biomasse aérienne, le poids des épis, le rendement en grains et le poids de mille grains. En revanche, ces deux parents montrent le peu de divergence pour le nombre d'épis par plante, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épi, la température du couvert végétal, la teneur relative en eau, la hauteur de la plante, la durée de la phase végétative et l'indice de récolte. Cependant, dans un programme d'amélioration efficace, les croisements doivent être réalisés entre des parents rassemblant des caractéristiques très diverses pour les caractères agronomiques désirables.

L'étude de l'effet d'hétérosis montre une hétérosis positive pour la teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle et la hauteur de la plante et négative pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire et la surface de la feuille étendard. Ces résultats suggèrent que ces caractères sont sous contrôle d'actions géniques génétique de nature non additive ou de dominance. Les autres caractères ne présentent pas d'effet d'hétérosis significatif, suggérant une action génétique de nature additive. L'étude des valeurs de la dépression hybride montre que seul le dommage occasionné à la membrane cellulaire possède une dépression hybride significative et de signe négatif suggérant que la F2 se montre plus tolérante en moyenne que la génération F1. L'analyse des corrélations entre les différentes variables mesurées chez les six générations indique que seules, le rendement en grains et la biomasse aérienne présentent des coefficients de corrélations assez élevés entre eux, d'une part, et avec les autres caractères comme le nombre et le poids des épis et le nombre de grains par plante d'autre part. L'étude des corrélations entre le rendement en grain et les caractères physiologiques indique une liaison positive avec la teneur relative en eau et une liaison négative avec la température du couvert végétal. Ce qui révèle que les génotypes ayant une température du couvert végétal faible et une teneur relative en eau élevée produisent un rendement en grain plus important, Ces résultats suggèrent que la sélection indirecte monocaractère ou sous forme de combinaison de caractère se montre plus efficace dans l'amélioration du rendement en grain.

Dans la présente étude, les valeurs prises par l'héritabilité au sens large sont élevées pour la teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle, les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, la hauteur de la plante, la biomasse aérienne, le nombre d'épis, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épi et le rendement en grains. Ces résultats suggèrent qu'une grande partie de la variation observée chez les caractères concernés est plus d'origine génétique que d'origine environnementale. Les fortes valeurs de la réponse à la sélection prises par les caractères cités ci-dessus montrent que ces caractères sont facilement fixables dès les premières générations et que la sélection précoce sur la base de ces caractères serait probablement plus efficace pour améliorer le caractère sélectionné. Les valeurs du degré de dominance indiquent la présence de la dominance incomplète, la dominance complète et la superdominance dans le contrôle génétique des différentes variables et cela en fonction du caractère considéré. La valeur prise par l'héritabilité au sens étroit est élevée pour le nombre de grains par épi et moyenne à faible pour les autres variables. Les résultats donnés par le coefficient F indiquent l'importance des allèles dominants dans l'hérédité de la durée de la phase végétative, le contenu en chlorophylle, les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le nombre d'épis, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épi, le poids de 1000 grains, le rendement en grains et l'indice de récolte et l'importance des allèles récessifs dans l'hérédité de la surface de la feuille étandard, la teneur relative en eau et la hauteur de plante.

Le test du  $X^2$  ainsi que les tests d'échelle A, B, C et D indiquent que le modèle d'additivité-dominance n'est assez robuste pour expliquer l'hérédité des variables soumises à l'analyse. En effet le test du  $X^2$  est significatif à hautement significatif pour l'ensemble des variables analysées suggérant l'implication d'interactions non-alléliques dans l'hérédité de ces caractères. L'utilisation du modèle à 6 paramètres montre que l'effet moyen [m] est significatif pour tous les caractères étudiés. Tandis que l'importance des effets géniques (d), (h), (i), (j) et (l) et des interactions alléliques varie d'une variable à l'autre. L'analyse des résultats révèle que la prépondérance de l'effet génique de dominance est présente dans le contrôle des 15 caractères analysés. Ce qui montre que les gènes contrôlant la plupart des variables analysées sont dispersés chez les parents. L'analyse des signes des effets géniques permet de déterminer le type d'épistasie présente. Cependant, des signes opposés des effets géniques [h] et [l] sont indicateurs d'une épistasie de type duplicate. Les effets géniques [h] et [l] de même signe sont indicateurs d'une épistasie de type complémentaire. Cela suggère la présence d'une

épistasie de type complémentaire pour le contenu en chlorophylle, et une épistasie de type duplicate pour le contrôle génétique de la durée de la phase végétative, la teneur relative en eau, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le poids des épis, le nombre de grains par plante et le rendement.

En se basant sur les résultats de cette étude on peut conclure que les caractères analysés expriment un comportement génétique complexe, ce qui fait suggérer de retarder la sélection jusqu'à la fixation des effets géniques additifs, pour bénéficier de la réduction de la variance de dominance qui est d'origine génétique mais non fixable, d'une meilleure estimation des effets géniques additifs et des possibilités de transgressions qui émergent suite à la présence d'interaction génique de type additive x additive [i] significative.

**CHAPITRE III**

**ANALYSE DE LA VARIABILITE ET  
DES RELATIONS ENTRE LES  
PERFORMANCES DES F2 ET DES  
PARENTS**

## CHAPITRE III. ANALYSE DE LA VARIABILITE ET DES RELATIONS ENTRE LES PERFORMANCES DES F2 ET DES PARENTS

### ملخص

أجريت هذه الدراسة على مستوى محطة التجارب الزراعية للمعهد التقني للمحاصيل الكبرى (ITGC) بسطيف خلال الموسم الزراعي 2014/2013. وهي تهدف إلى تحليل الأداء المتوسط للعشائر F2 واثباتهم وتحديد طبيعة عمل الجينات المشاركة في التحكم في مختلف الصفات، من أجل اختيار طريقة الاختبار للاستخدام، لتطوير أصناف جديدة تتسم بالكفاءة والتكيف. تشير النتائج إلى وجود تباين كبير بين الستة عشائر F2 لغالبية المتغيرات المقاسة. تختلف F2 اختلافاً كبيراً عن اباؤهم بالنسبة لمجموعة الصفات المدروسة. توضح المقارنة بين أداء العشائر F2 وسلالاتهم الأبوية وجود تجاوزات داخل F2 لجميع الصفات المحللة، ويمكن ممارسة اختبار الأحادي الصفة بين العشائر F2 لتحسين طول السنبل، عدد الحبوب في السنبل، المساحة الورقية ونسبة التحطم الخلوي. بينما يمكن إجراء اختبار الأحادي الصفة داخل العشائر F2 لتحسين كل الصفات المدروسة. تشير نتائج الفرق بين متوسط F2 والاب المتوسط إلى وجود عمل الجينات المضاف للمساحة الورقية والكتلة الحيوية الهوائية مما يشير إلى أن الاختيار المبكر سيكون فعالاً في تحسين كلا المتغيرين. من ناحية أخرى، يجب تأخيرها لتحسين الصفة الأخرى التي تتميز بسلوك جيني معقد. يشير تحليل المسافة الإقليدية بين السلالات الأبوية إلى أن الأبوين الأكثر بعداً وراثياً هما Benimestina و Ofanto حيث إن عشيرتهم F2 هي من بين تلك التي تمت دراستها. لا تظهر هذه المسافة روابط مهمة مع التباين أو أداء الجيل F2 للصفات المقاسة. هذا يشير إلى أن الآباء، المتقاربين جداً في ميزة معينة أو البعيدين جداً، يمكنهم إعطاء عشيرة F2 ذات أداء عالي.

**كلمات مفتاحية:** *Triticum durum*، عمل الجينات، متجاوز، الانتخاب المبكر، الانتخاب المتأخر، المسافة الإقليدية.

## RESUME

La présente étude a été réalisée au niveau de la Station Expérimentale Agricole de l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC) de Sétif au cours de la campagne agricole 2013/2014. Elle a pour objectif de déterminer la nature des actions géniques impliquées dans le contrôle des différents caractères. Les résultats indiquent la présence d'une variabilité appréciable intra et inter populations F2 pour la majorité des variables mesurées. L'analyse comparée des performances des populations F2 et celles des parents montre la présence de transgresseurs suggérant que la sélection monocaractère peut être pratiquée pour améliorer la longueur de l'épi, le nombre de grain par épi, la surface de la feuille étendard et la stabilité membranaire. L'écart entre les moyennes de la F2 et du parent moyen indique la présence d'action génique de nature additive pour la surface de la feuille étendard et la biomasse aérienne. Ceci suggère que la sélection précoce serait probablement efficace pour améliorer ces deux variables. En revanche, il faut la retarder pour améliorer les autres caractères, qui se caractérisent par un déterminisme génétique complexe. L'analyse de la distance euclidienne entre les lignées parentales indique que les parents les plus distants génétiquement sont Benimestina et Ofanto. Cette distance ne montre pas de liaisons significatives que ce soit avec la variabilité ou les performances de la génération F2 pour les caractères mesurés. Ceci suggère que des parents, très proches pour une caractéristique donnée ou très distants, peuvent donner une descendance F2 performante.

**Mots clé :** *Triticum durum*, action génique, transgresseur, sélection précoce, sélection tardive, distance euclidienne.

## ABSTRACT

The present study was conducted at the experimental site of ITGC (Technical Institute of Field Crops) station of Setif during 2013/2014 cropping season. It aimed to analyze the average performance of F2 populations and their parents, and to determine the type of the gene actions involved in the control of different traits. The results indicated the presence of significant variability within and among F2 populations for the majority of measured variables. The F2 differed significantly from their parents for the set of studied characters. The comparative analysis of the performances of the F2 populations and their parents showed the presence of transgressors, suggesting that the single-character selection can be practiced to improve spike length, number of grains per spike, flag leaf area and cell membrane stability. Deviation between F2 and mi-parent averages indicated the presence of additive gene action for leaf area and above ground biomass suggesting that early selection would probably be effective improving these two variables. Selection needs to be delayed to improve the other traits, which are under complex genetic control. Analysis of the Euclidean distance between parental lines indicated that the most genetically distant parents are Benimestina and Ofanto. Euclidean distance did not show significant relationships with F5 variability for the measured characters, suggesting that parents, very close for a given characteristic or very distant can give a performing F2 progeny.

**Key words:** *Triticum durum*, gene action, transgressor, early selection, delayed selection, euclidean distance.

## INRODUCTION

L'objectif principal des programmes d'amélioration du blé dur dans les zones semi-arides est la sélection de génotypes associant un haut potentiel de rendement et une bonne adaptation aux variations du milieu de production, qui se caractérise par une multitude de stress abiotiques, notamment, le manque d'eau qui constitue l'une des principales contraintes climatiques limitant l'expression d'un rendement en grains élevé et stable. De ce fait, Learnmore et *al.*, (2016) rapportent que de nombreux efforts sont en cours de réalisation dans le monde entier pour atténuer la sécheresse par la sélection de variétés tolérantes.

En revanche Bahlouli et *al.*, (2009) indiquent que la sélection du blé dur des régions à fortes contraintes abiotiques a fait peu de progrès du point de vue amélioration du rendement grain et de l'adaptation. Cependant, le potentiel de rendement, la stabilité et la tolérance au stress hydrique sont des caractères quantitatifs complexes Saleem et *al.*, (2016), et leur sélection est entravée par une interaction génotype x environnement importante et une faible héritabilité. La sélection devrait être plus efficace si des caractéristiques aussi bien morphologique que physiologiques étroitement associées au rendement sous conditions de stress sont identifiées et utilisées comme critères de criblage dans le processus classique d'amélioration des plantes (Hamli et *al.*, 2015). Parmi ces caractéristiques figurent la stabilité de la membrane plasmique (Salmi et *al.*, 2015), le contenu en chlorophylle (Hannachi et *al.*, 2013a), la teneur relative en eau et la surface de la feuille étendard (Hamli et *al.*, 2015).

L'obtention de variétés qui possèdent la capacité de faire de meilleurs rendements et tolérantes au déficit hydrique passe par deux étapes successives : la création de la variabilité par croisements, et le suivi de la sélection dans la diversité créée par de centaines voire des milliers de lignées ségrégant qui en descendent. Ainsi par une sélection adéquate, une complémentarité entre les génomes locaux et étrangers à haut rendement permettrait d'obtenir des variétés capables de fournir des rendements stables et élevés (Djenadi, 2000 ; Martin et Gerald, 2002).

La sélection des parents à utilisés dans les croisements est basé sur la diversité génétique qui est une source de gènes nouveaux nécessaires pour l'exploitation du maximum de la variabilité génétique (He-Zhong, 1991 ; Bertan et *al.*, 2007). Les mesures de la distance génétique basées sur les caractères phénotypiques sont l'une des principales techniques multi-variées utilisées pour fournir les critères de choix des parents (Bertan et *al.*, 2007). Cependant, les lignées parentales performantes, adaptées, stables et génétiquement divergents produisent

une descendance offrant plus de possibles de sélectionner des lignées transgressives suite à la présence de l'hétérosis et à l'action complémentaire des gènes dominants (Carvalho et al., 2001; Carvalho F et al., 2003 ; Bertan, 2007). Selon Cowen et Frey (1987) une fraction élevée de ségrégation transgressive est le résultat d'une variance génétique élevée chez la descendance induite par la divergence des lignées parentales croisées.

Le succès de tout programme de sélection dépend de plusieurs facteurs, notamment l'ampleur de la variabilité génétique du caractère en cours d'amélioration (Nouri et al., 2011), de son héritabilité (Fellahi et al., 2013d), de l'analyse des coefficients des corrélations inter caractères (Abinasa et al., 2011), de sa réponse attendue à la sélection (Hamdi, 1992), des aptitudes à la combinaison des parents (Qabil, 2017) et de la nature des actions géniques (Farshadfar et al., 2012). L'effet génique de nature additive détermine l'héritabilité du caractère en question et constitue donc le facteur crucial qui permet de décider si le trait apparaîtra de la même manière dans la descendance ou non. Ceci est important pour accroître la diversité et renforcer la base génétique (Singh et Kumar, 2014).

Dans ce contexte, la connaissance de ces paramètres permet de faire un meilleur choix des parents à croiser, d'identifier les caractères à utiliser comme critères de sélection, de déterminer la ou les méthodes de sélection adéquates pour conduire les populations descendantes afin de réaliser le meilleur progrès possible et de pratiquer la sélection précoce ou tardive (Fellahi et al., 2016 ; Hannachi, 2017).

Les objectifs de cette recherche sont : L'évaluation de la variabilité phénotypique à l'intérieure des populations F2 et leurs parents, étudier les relations entre les performances moyennes des populations F2 et leurs parents, identifier des transgresseurs et estimer les effets géniques impliquées dans le contrôle des différents caractères afin de choisir la méthode de sélection la plus adéquate.

## MATERIEL ET METHODES

### 5. SITE EXPERIMENTAL, MATERIEL VEGETAL ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL

L'expérimentation a été conduite durant la campagne agricole 2013/2014 sur le site de la Station Expérimentale Agricole de l'Institut Technique des Grandes Cultures de Sétif (SEA-ITGC, Algérie, 36°5'N et 5°21'E, 1080 m).

Elle porte sur le suivi de 6 populations F<sub>2</sub> et leurs parents (Tableau 23), semés manuellement au mois de décembre 2013. Les populations F<sub>2</sub> proviennent des croisements réalisés au cours de la campagne 2011/2012 entre 12 génotypes. Ces génotypes sont : Megress, Boussem, Gtadur, MBB, Ofanto, Benimestina, MBB/Mexicali/, Boussem/Adnan-1, Jordan collection86/Ahlal/3/Massara 01, Lahn /Ch12003, Belioni/3/Ter-1 et Mrf1/Stj2.

**Tableau 23.** Liste des parents et des populations F<sub>2</sub> étudiés au cours de la campagne 2013/2014 sur le site expérimental de SEA-ITGC de Sétif.

N°	Nom/Pedigree	Obtenteur
P <sub>1</sub>	Megress = Ofanto/Waha//MBB	ITGC Sétif
P <sub>2</sub>	Boussem = Heider/Martes//Huevos de Oro	ITGC Sétif
P <sub>3</sub>	Gta durum = Crane/4/PolonicumPI <sub>185309</sub> //T.glutin en/2*Tc60/3/Gll	ITGC Guelma
P <sub>4</sub>	Mohamed Ben Bachir (MBB)	INRAA
P <sub>5</sub>	Benimestina = Lahn/Waha	INRAA C <sup>ne</sup>
P <sub>6</sub>	Ofanto = Adamello/Appulo	Italie
P <sub>7</sub>	MBB/Mexicali	INRAA C <sup>ne</sup>
P <sub>8</sub>	Boussem/Adnan1	INRAA C <sup>ne</sup>
P <sub>9</sub>	Jordan collection 86/Ahlal	INRAA C <sup>ne</sup>
P <sub>10</sub>	Massara1//Lahn/Ch1	INRAA C <sup>ne</sup>
P <sub>11</sub>	Belioni	INRAA
P <sub>12</sub>	Ter-1//Mrf1/Stj2	INRAA C <sup>ne</sup>
F <sub>2(1x2)</sub>	Megress x Boussem	ITGC Sétif
F <sub>2(3x4)</sub>	Gta dur x MBB	ITGC Sétif
F <sub>2(5x6)</sub>	Benimestina x Ofanto	ITGC Sétif
F <sub>2(7x8)</sub>	MBB/Mexicali x Boussem/Adnan1	INRAA C <sup>ne</sup>
F <sub>2(9x10)</sub>	Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1	INRAA C <sup>ne</sup>
F <sub>2(11x12)</sub>	Belioni x Ter1//Mrf1/Stj2	INRAA C <sup>ne</sup>

La parcelle élémentaire fait un rang de 5 m de long, 20 cm d'écartement entre rangs et un espace de 10 cm entre graines, pour les parents et de deux rangs de mêmes dimensions pour les populations F<sub>2</sub>. 10 plantes sont mesurées par parent et population F<sub>2</sub>.

Les techniques culturales adoptées sont un labour profond réalisé au mois d'avril 2013, avec une charrue à soc réversible, suivi de deux passages du cover-crop, pour reprendre le labour et détruire les adventices installées. Au mois de novembre, l'engrais de fond mono ammonium phosphate (MAP) est épandu à raison de 80 kg ha<sup>-1</sup>. Cette opération est suivie par un cultivateur et une barre désherbeuse pour niveler le sol et préparer le lit de semence. Au stade tallage (mois de février), l'engrais azoté est apporté à raison de 80 kg ha<sup>-1</sup> sous forme d'urée à 46%. Le désherbage a été effectué manuellement, juste après l'apport de l'engrais azoté.

## 6. NOTATIONS ET MESURES

Les notations et mesures sont déterminées par plante à raison de 10 plantes retenues par parent et population F<sub>2</sub>. Elles ont porté sur les caractéristiques suivantes :

- ✓ La durée de la phase végétative (DPV, j)
- ✓ La surface de la feuille étendard (SFE, cm<sup>2</sup>)
- ✓ La teneur relative en eau (TRE, %)
- ✓ Le pourcentage de cellules endommagées (IMC, %)
- ✓ La hauteur de la plante (PHT, cm)
- ✓ La biomasse aérienne (BIO, g)
- ✓ La longueur de l'épi (LE, cm)
- ✓ Le nombre d'épis par plante (NE)
- ✓ Le rendement grain par plante (RDT, g)
- ✓ Le poids de 1000 grains (PMG, g)
- ✓ Le nombre de grains par épi (NGE)
- ✓ L'indice de récolte (HI, %)

### 3. ANALYSE DES DONNEES

#### 3.1. ANALYSE DE LA VARIANCE ET DES PERFORMANCES DES PARENTS ET DES F2

Les données des populations F2 et leurs parents ont été soumises à une analyse de la variance par le logiciel CoStat 6. 400, pour déterminer l'effet génotype. Seuls les caractères qui montrent un effet génotype significatif sont ensuite soumis à l'étude de la variabilité génétique. La comparaison des performances moyennes entre populations F2 et les parents, identification des transgresseurs et des possibilités de la sélection ensuite à la nature des actions géniques mises en œuvre dans le contrôle des différents caractères, sont approchées par la détermination des écarts entre les moyennes des populations F2 et celles des parents moyens. La signification des écarts est testée par le test t :

$$t_{obs} = \frac{\mu_1 - \mu_2}{\sigma_d}$$

$$\sigma_d = \sqrt{\sigma^2_d}$$

$$\sigma^2_d = \frac{2\sigma^2_e}{r}$$

Avec :

$t_{obs}$  = valeur du t calculé,

$\mu_1$ , et  $\mu_2$  = moyennes de la F2 et du parent moyen (PM),

$\sigma^2_d$  = variance de la différence entre deux moyennes,

$\sigma_d$  = écart type de la variance de la différence entre deux moyennes,

$\sigma^2_e$  = variance résiduelle de l'analyse de la variance des populations F2 et des parents,

$r$  = nombre de répétitions sur lequel est déduite la moyenne du caractère mesuré.

La relation entre la variabilité des populations F2 et à la diversité des parents est abordée par le calcul de la distance euclidienne entre les lignées parentales, utilisant l'ensemble des variables mesurés. Le calcul des distances euclidiennes est basé sur la matrice des données des variables mesurées chez les parents, dont les valeurs ont été centrées et réduites en unités d'écart type.

La diversité des parents est schématisée par l'arbre phénétique établi sur la base des distances euclidiennes, utilisant la méthode de Ward implémentée dans le logiciel Past (Hammer et *al.*, 2001). Pour identifier les caractères qui sont à l'origine de la diversité observée chez les parents, les couples de parents les plus divergents et les plus ressemblants sont schématisés par des figures radars.

Les coefficients de corrélations phénotypiques sont calculées entre les performances des populations F2 et celles des parents supérieurs (PS), moyens (PM) et inférieurs (Pi), l'amplitude (D) entre les valeurs moyennes des parents supérieurs et inférieurs et la distance euclidienne (DE) entre les parents croisés. Les coefficients de corrélations sont aussi calculés entre les variances des populations F2 et les mêmes paramètres déduits des valeurs parentales (Ps, Pi, PM, D et DE).

## **RESULTATS ET DISCUSSION**

### **1. ANALYSE DES PERFORMANCES DES PARENTS ET DES F2**

#### **1.1. LA SURFACE DE LA FEUILLE ETANDARD ET LA DUREE DE LA PHASE VEGETATIVE**

Les valeurs moyennes des différents caractères mesurés des populations F2 et des lignées parentales sont données au tableau 25. L'analyse comparée de ces moyennes indique une variabilité appréciable notamment pour la surface de la feuille étandard (amplitude de 6.6 cm<sup>2</sup>), la durée de la phase végétative (4.0 jours), la hauteur de la végétation (10.1 cm), l'indice de récolte (9.9%), le nombre de grains par épi (9.5 graines), le poids de 1000 grains (9.4 g), la teneur relative en eau (6.3%) et le pourcentage de dommages cellulaires (20.4%). L'amplitude des F2 pour la longueur de l'épi (1.6 cm), le nombre d'épis (1.3 épis) et le rendement (1.0 g) est plus modeste.

En moyenne, les populations F2 diffèrent significativement des parents comme l'indique le contraste 'Parents vs F2'. Cette différence est en faveur de la moyenne des populations F2, pour la hauteur, la biomasse aérienne, le nombre de grains par épi et le rendement en grains (Tableau 24).

La moyenne des populations F2 est plus haute de paille de 8.42 cm, elle apporte un plus de 3.47 g/plante de biomasse aérienne, 0.52 cm pour la longueur de l'épi, 4.6% pour l'indice de récolte, 0.47 d'épi par plante, 3.21g par mille graines, 3.19% pour la teneur relative en eau, 4.89 grains par épi et 1.11 g de rendement en grains/plante. Elle se caractérise par une surface foliaire plus réduite de 1.53 cm<sup>2</sup>, un dommage cellulaire plus faible de 4.66% et elle est plus précoce d'un jour. Généralement, la sélection est faite soit par plante à l'intérieur de chaque population F2 (intra population) ou entre populations F2 (inter familles).

**Tableau 24.** Carrés moyens des écarts de l'analyse de la variance des caractères mesurés.

Source	ddl	DPV	SF	HT	BIO	HI	LE
<b>Génotypes</b>	17	100.29**	63.60**	451.55**	70.06**	354.97**	3.73**
<b>Parents</b>	11	133.64**	68.77**	360.37**	50.63**	424.15**	3.44**
<b>F<sub>2</sub></b>	5	39.00**	46.31*	175.68**	30.27 <sup>ns</sup>	134.78 <sup>ns</sup>	2.92**
<b>Parents vs F<sub>2</sub></b>	1	40.00**	93.21**	2833.83**	482.81**	694.86**	10.92**
<b>Erreur</b>	162	1.77	5.73	17.52	7.85	64.79	0.26
Source	ddl	NE	NGE	PMG	RDT	TRE	IMC
<b>Génotypes</b>	17	2.21**	175.92**	244.14**	5.97**	196.88**	593.95**
<b>Parents</b>	11	1.83**	130.76**	282.54**	4.24**	241.61**	587.09**
<b>F<sub>2</sub></b>	5	1.98 <sup>ns</sup>	119.12**	126.27**	1.08 <sup>ns</sup>	56.20 <sup>ns</sup>	554.14*
<b>Parents vs F<sub>2</sub></b>	1	8.73*	956.65**	411.08**	49.37**	408.28**	868.58*
<b>Erreur</b>	162	1.03	14.16	36.51	0.67	20.71	88.75

DPV = Durée de la phase végétative (jours), SF = Surface foliaire de la feuille étendard (cm<sup>2</sup>), HT = Hauteur de la plante (cm), BIO = Biomasse aérienne (g), HI= Indice de récolte (%), LE = Longueur de l'épi (cm), NE = Nombre d'épis par plante, NGE = Nombre de grains par épi, RDT = Rendement grain par plante (g), PMG = Poids de mille grains (g), TRE= Teneur relative en eau (%), IMC= Le pourcentage de cellules endommagées (%), ns, \* = effet non significatif et significatif au seuil de 5%, respectivement

**Tableau 25.** Valeurs moyennes des lignées parentales et des populations F2 des caractères mesurés.

	N°	SF	DVP	HT	BIO	LE	HI	NE	NGE	PMG	RDT	TRE	IMC
<b>Megress</b>	1	19.2	119.0	54.7	9.7	6.0	34.2	4.4	12.9	35.7	1.9	85.4	66.1
<b>Bousselam</b>	2	11.6	122.0	56.0	7.7	5.7	26.8	3.2	9.9	40.3	1.3	81.7	64.2
<b>GTAdur</b>	3	14.2	122.0	55.0	10.1	6.6	25.0	3.4	12.7	33.7	1.4	84.5	58.2
<b>MBB</b>	4	10.8	125.0	54.7	13.0	5.9	35.7	4.4	13.8	40.8	2.5	73.3	70.4
<b>Benimestina</b>	5	11.6	123.0	54.9	9.0	6.1	26.0	3.6	9.8	29.7	1.2	82.6	50.3
<b>Ofanto</b>	6	16.3	122.0	58.3	12.0	6.1	40.5	3.2	20.5	43.9	3.3	85.0	72.5
<b>MBB/Mexicali</b>	7	15.8	120.0	56.6	7.6	5.5	24.9	3.4	9.4	34.1	1.1	83.3	56.4
<b>Bousselam/Adnan-1</b>	8	14.1	132.0	45.8	11.3	6.2	24.4	3.4	13.5	32.0	1.5	85.9	69.5
<b>Jordan collection86/Ahlal</b>	9	15.7	123.0	52.2	9.3	7.0	32.0	4.0	16.4	24.6	1.6	78.5	56.8
<b>Massara-01//Lahn/Ch12003</b>	10	16.4	122.0	63.8	7.8	7.6	41.7	3.8	15.6	36.0	2.0	81.4	56.3
<b>Belioni</b>	11	11.9	129.0	63.5	10.0	6.6	25.4	4.0	11.5	39.7	1.6	86.3	56.5
<b>Ter-1//Mrf1/Stj2</b>	12	12.0	123.0	68.7	14.8	6.1	23.8	3.8	19.3	35.2	2.5	71.2	72.8
<b>Moyenne des Parents</b>		14.1	123.5	57.0	10.2	6.3	30.0	3.7	13.8	35.5	1.8	81.6	62.5
<b>Megress x Bousselam</b>	1x2	12.5	121.0	61.1	11.9	6.2	35.8	3.9	17.0	44.0	2.9	86.5	56.9
<b>GTAdur x MBB</b>	3x4	12.0	125.0	67.9	14.5	6.6	31.8	4.4	17.7	36.1	2.8	84.3	45.6
<b>Benimestina x Ofanto</b>	5x6	12.0	121.0	59.3	12.0	6.7	36.2	3.6	19.5	41.3	2.9	85.9	66.0
<b>MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan-1</b>	7x8	12.5	122.0	68.4	13.9	6.9	35.7	4.2	21.7	39.4	3.4	86.2	53.7
<b>Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch1</b>	9x10	16.6	121.0	66.3	13.2	7.8	37.9	4.1	22.8	34.6	3.2	80.2	63.1
<b>Belioni x Ter-1//Mrf1/Stj2</b>	11x12	10.0	125.0	69.4	16.5	6.5	27.9	4.9	13.3	36.7	2.4	85.5	61.7
<b>Moyennes des populations F<sub>2</sub></b>		12.6	122.5	65.4	13.7	6.8	34.2	4.2	18.7	38.7	2.9	84.8	57.9
<b>Ppds<sub>5%</sub></b>		2.1	1.2	3.7	2.5	0.5	7.1	0.9	3.3	5.3	0.7	4.0	8.3
<b><math>\bar{x}</math>Parents – <math>\bar{x}</math>F<sub>2</sub></b>		1.5	1.0	-8.4	-3.5	-0.5	-4.2	-0.5	-4.9	-3.2	-1.1	-3.2	4.7

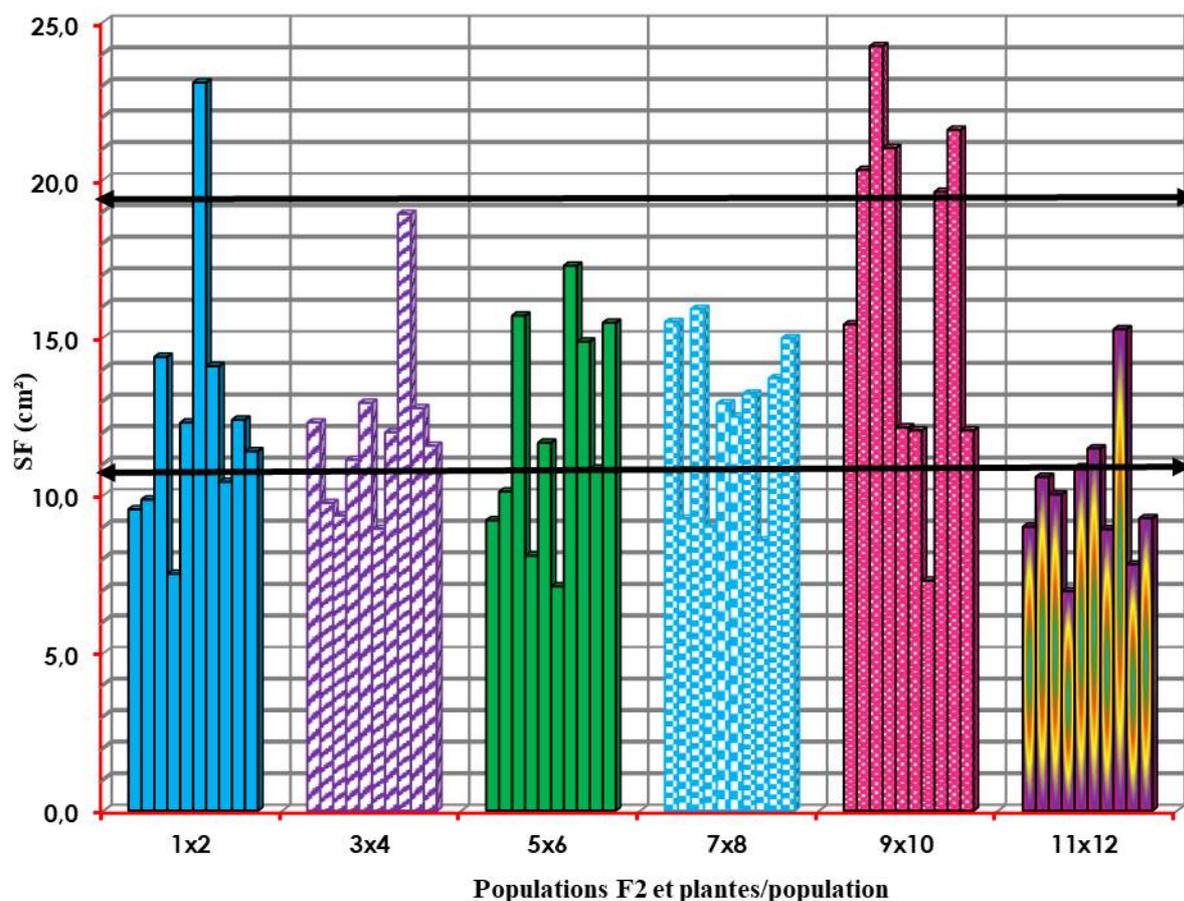
DPV = Durée de la phase végétative (jours), SF = Surface foliaire de la feuille étendue (cm<sup>2</sup>), HT = Hauteur de la plante (cm), BIO = Biomasse aérienne (g), HI = Indice de récolte (%), LE = Longueur de l'épi (cm), NE = Nombre d'épis par plante, NGE = Nombre de grains par épi, RDT = Rendement grain par plante (g), PMG = Poids de mille grains (g), TRE = Teneur relative en eau (%), IMC = Le pourcentage de cellules endommagées (%).

Ainsi pour la surface de la feuille étandard, les moyennes extrêmes (mini vs maxi) chez les populations F2 varient de 10.0 à 16.6 cm<sup>2</sup> (Belioni x Ter-1//Mrf1/Stj2 vs Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003), et de 10.8 à 19.2 cm<sup>2</sup> chez les parents (MBB vs Megress). Les moyennes des populations F2 restent confinées à l'intérieur des moyennes des parents, avec cependant un écart significatif entre les valeurs maximales. Ces résultats suggèrent que dans le cas où la sélection est faite dans le sens de la réduction de la surface de la feuille étandard, elle peut être faite entre familles F2, suite à la différence non significative entre la valeur moyenne minimale du parent MBB et celle de la population F2 Belioni x Ter-1//Mrf1/Stj2. Dans le cas où la sélection est faite dans le sens de l'amélioration de la valeur moyenne de la surface de la feuille étandard, il faut faire une sélection intra-famille, par plante, pour identifier les individus (plantes-F2) qui se caractérisent par des valeurs de la surface de la feuille étandard égale ou supérieure à celle meilleur parent Megress (SF =19.2 cm<sup>2</sup>) (Tableau 25, Figure 9).

L'analyse des valeurs prises par cette variable chez les plantes de chaque population F2 indique que, dans le cas où l'objectif est de réduire de la surface de la feuille étandard, la population Belioni x Ter1//Mrf1/Stj2 (croisement 11 x12) est celle qui contient le plus d'individus (50%) ayant une surface de la feuille étandard inférieure à 10.0 cm<sup>2</sup>, suivie des populations Megress x Bouselam (croisement 1x2), Gta dur x MBB (croisement 3 x4) Benimestina x Ofanto (croisement 5x6) et de la population MBB/Mexicali x Bouselam/Adnan1 (croisement 7 x8) qui contiennent 33% d'individus avec une surface foliaire inférieure au seuil de 10.0 cm<sup>2</sup>.

Par contre Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1 (croisement 9 x10) est la population la plus indiquée dans le cas où l'objectif est de sélectionner une feuille étandard de grandes dimensions. Cette population possède 40% de sujets avec une surface de la feuille étandard supérieure au seuil de 20.0 cm<sup>2</sup> et 10% d'individus ayant une surface de la feuille étandard inférieure au seuil de 10.0 cm<sup>2</sup>. Cette population est la plus divergente, et elle porte des transgresseurs dans les deux sens de la sélection (Tableau 25, Figure 9).

En ce qui concerne la durée de la phase végétative, les moyennes extrêmes des populations F2 varient de 121.0 à 125.0 jours (Megress x Bouselam vs Belioni x Ter-1//Mrf1/Stj2), et de 119.0 à 132.0 jours chez les parents (Megress vs Bouselam/Adnan-1).



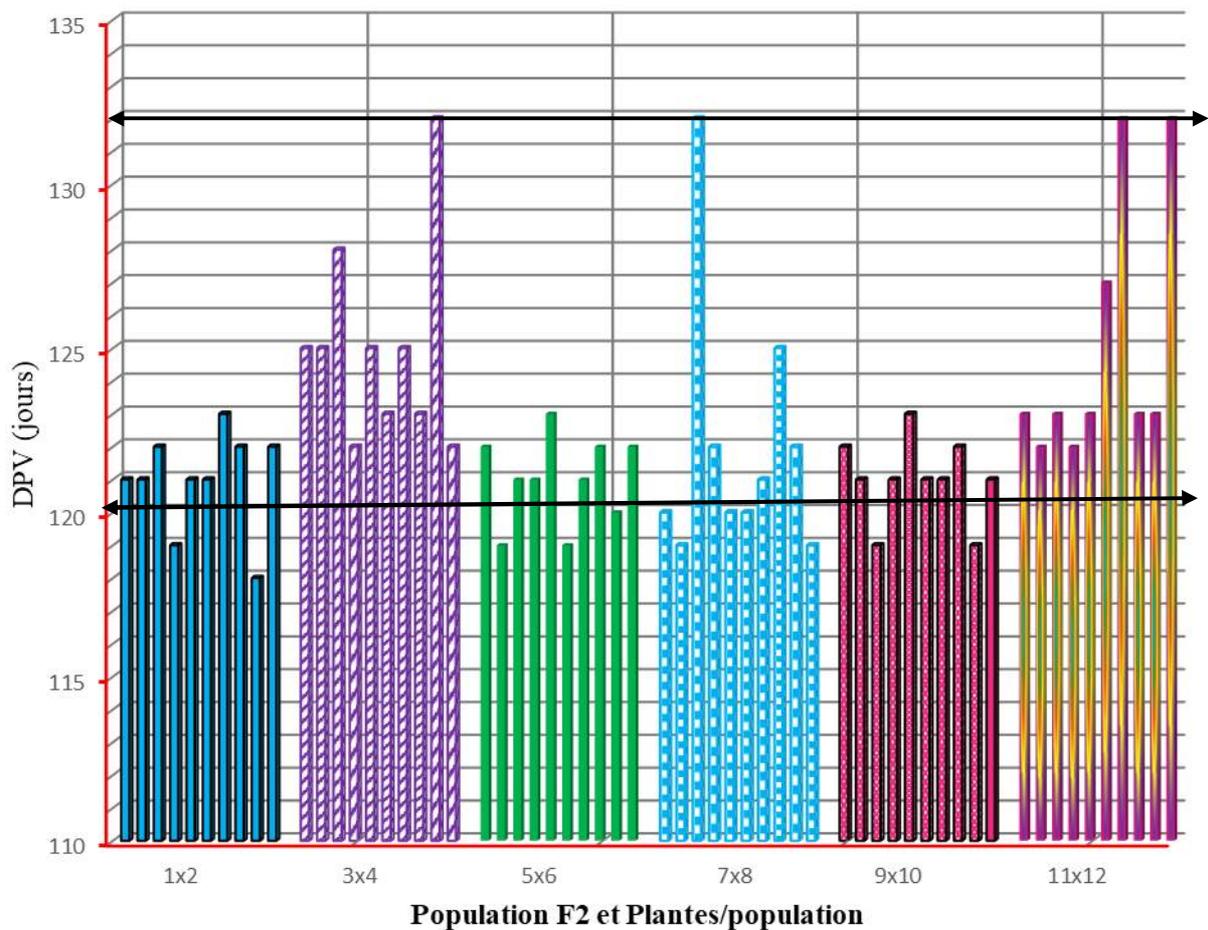
**Figure 9.** Variabilité intra population F2 de la surface de la feuille étendard.

(1x2 = Megress x Bousselam, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

Les moyennes des populations F2 sont moins étendues (moins variables) que celles notées chez les parents, suite à l'existence de parents dont la durée de la phase végétative significativement plus courte (Megress, très précoce avec 119.0 jours) et significativement plus longue (Bousselam/Adnan-1, très tardif avec 132.0 jours) que la durée de la phase végétative des populations F2 (Tableau 25). Quel que soit le sens de la sélection, la recherche d'individus transgresseurs passe par la sélection plante intra-famille F2 (Figure 10).

En effet, dans le cas où l'objectif est de sélectionner des transgresseurs dans le sens de la réduction de la durée de la phase végétative, les populations Megress x Bousselam (Croisement 1x2), Benimestina/Ofanto (Croisement 5x6), Jordan collection86/Ahlal/3/Massara-01//Lahn/Ch12003 (Croisement 9x10) sont les plus privilégiées, à l'intérieure de ces populations, on trouve 20% de sujets ayants une durée de la phase végétative inférieure ou égale à 119 jours.

En revanche, Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2 (Croisement 11x12) est la population la plus indiquée dans le cas où l'objectif est de sélectionner une longue durée de la phase végétative, avec 20% d'individus, dont la durée de la phase végétative est égale à 132 jours. Les résultats de cette étude suggèrent que la population MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan-1 (Croisement 7x8) est la plus divergente, et elle contient des transgresseurs dans les deux sens de la sélection (Figure 10).



**Figure 10.** Variabilité intra population F2 de la durée de la phase végétative. (1x2 = Megress x Bousselam, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

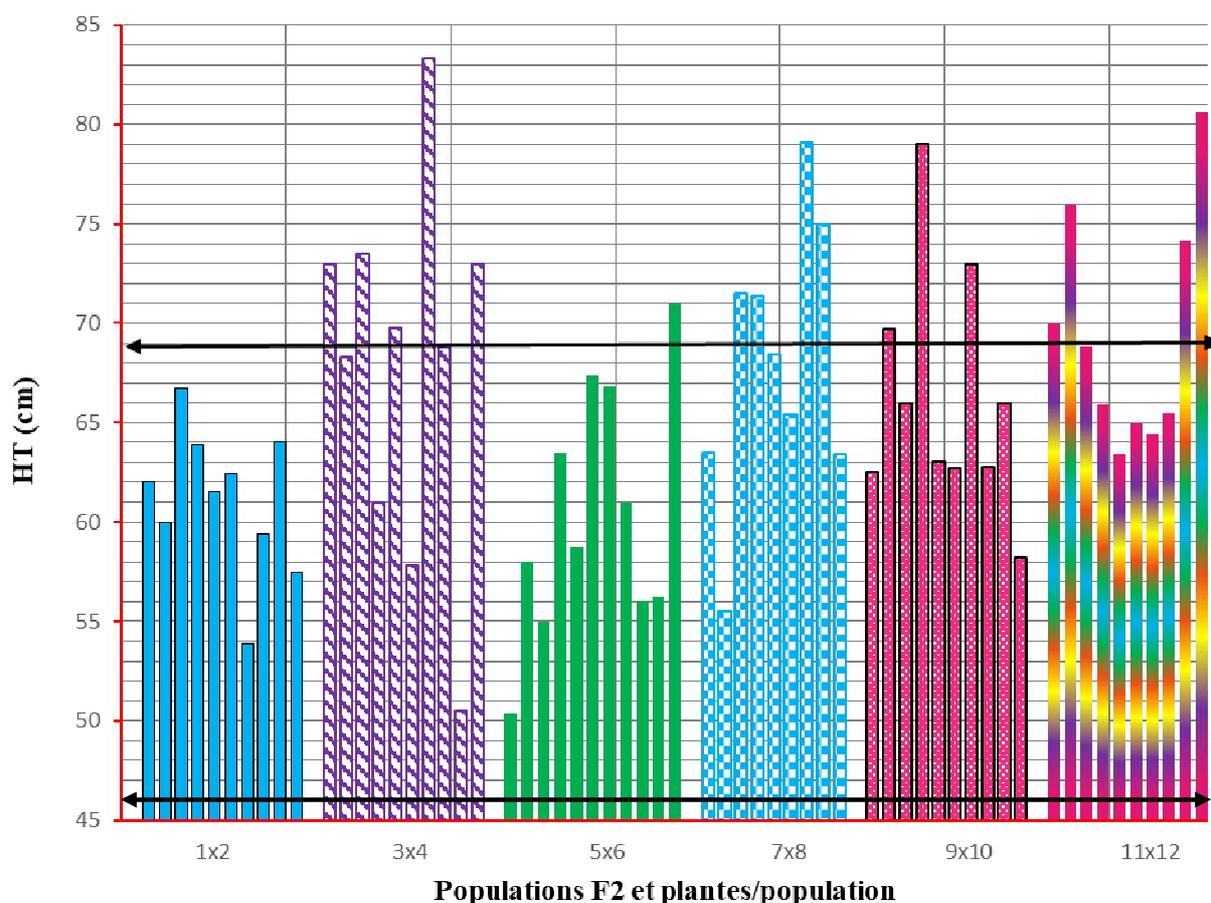
## 1.2. HAUTEUR ET BIOMASSE AERIENNE DE LA PLANTE

En ce qui concerne la hauteur de la plante, les moyennes extrêmes des populations F2 varient de 59.3 à 69.4 cm (Benimestina x Ofanto vs Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2) et de 45.8 à 68.7 cm chez les parents (Bousselam/Adnan-1 vs Ter-1//Mrf1/Stj2). L'amplitude est plus réduite chez les F2 comparativement à celle des parents où il existe des lignées parentales significativement plus courtes que la population F2 la plus courte (Bousselam/Adnan-1 avec 45.8 cm et Jordan collection86/Ahlal avec 52.2 cm vs Benimestina x Ofanto avec 59.3 cm, Tableau 25). Ces résultats suggèrent que l'effet des gènes de nanisme, présent chez les parents, s'est fait moins sentir chez la descendance F2.

De ce fait, on note l'absence de transgresseurs dans le sens de la réduction de la hauteur (individus ayant une hauteur significativement inférieure à 45.8 cm). Cependant il existe des transgresseurs dans le sens de l'augmentation de la hauteur de la plante avec une hauteur moyenne significativement plus élevée que celle de 68.7 cm chez la meilleure lignée parentale (Figure 11). Ces transgresseurs sont plus présents chez les populations Gta dur x MBB, MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan1, Jordan collection86/Ahlal x Massara1// Lahn/Ch1 et Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2 (Figure 11).

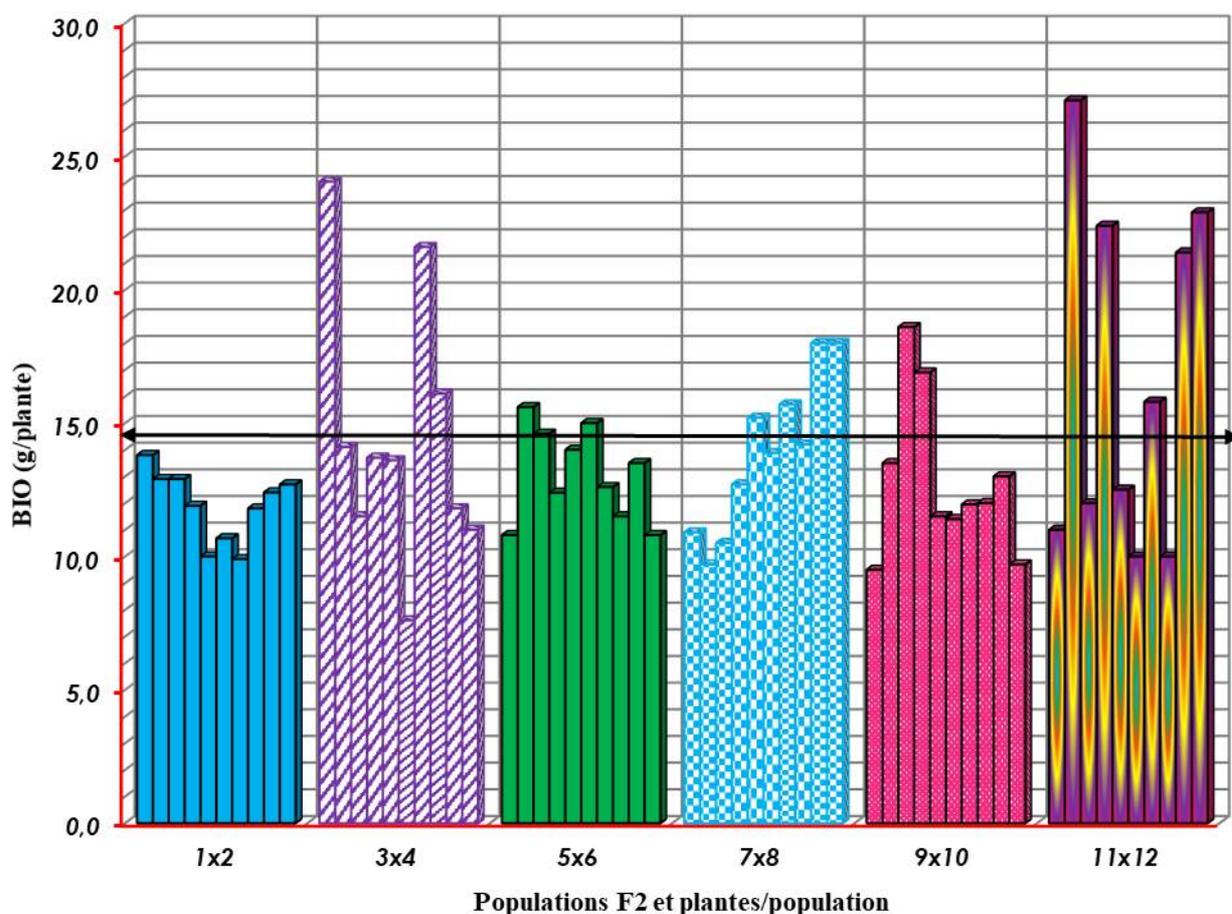
En matière de sélection, les individus extrêmes sont rarement ciblés. En effet des plantes trop courtes (<55.0 cm) se montrent sensibles au déficit hydrique et celles qui sont trop hautes (>65.0 cm), induisent une mauvaise répartition de la biomasse aérienne entre la paille produite et le grain. La sélection est faite relativement à la hauteur des variétés standards comme MBB et Bousselam qui sont des variétés relativement hautes de paille et Waha qui est une variété relativement courte de paille.

Dans le cas de la présente étude, et pour une sélection intra famille, toutes les populations F2 portent des individus candidats à cette sélection (Figure 11). Le tout est subordonné à l'effet de la hauteur sur les autres caractéristiques mesurées (corrélations), notamment la biomasse aérienne, l'indice de récolte, la durée de la phase végétative et le rendement en grains.



**Figure 11.** Variabilité intra population F2 de la hauteur de la plante. (1x2 = Megress x Bousselam, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

En ce qui concerne la biomasse aérienne par plante, les moyennes extrêmes des populations F2 varient de 11.9 à 16.5 g/plante (Megress x Bousselam vs Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2) et de 7.6 à 14.8 g/plante chez les parents (MBB/Mexicali vs Ter-1//Mrf1/Stj2). La descendance présente des valeurs moyennes plus élevées que celle des lignées parentales, suggérant la présence de transgresseurs dans le sens de l'augmentation des valeurs de cette caractéristique (Tableau 25). La présence des transgresseurs est nulle chez la population Megress x Bousselam. Elle est plus importante chez MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan1, avec 40% des individus, et surtout chez Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2, avec 50% des lignées dont la moyenne de la biomasse aérienne dépasse les 14.8 g/plante (Figure 12).

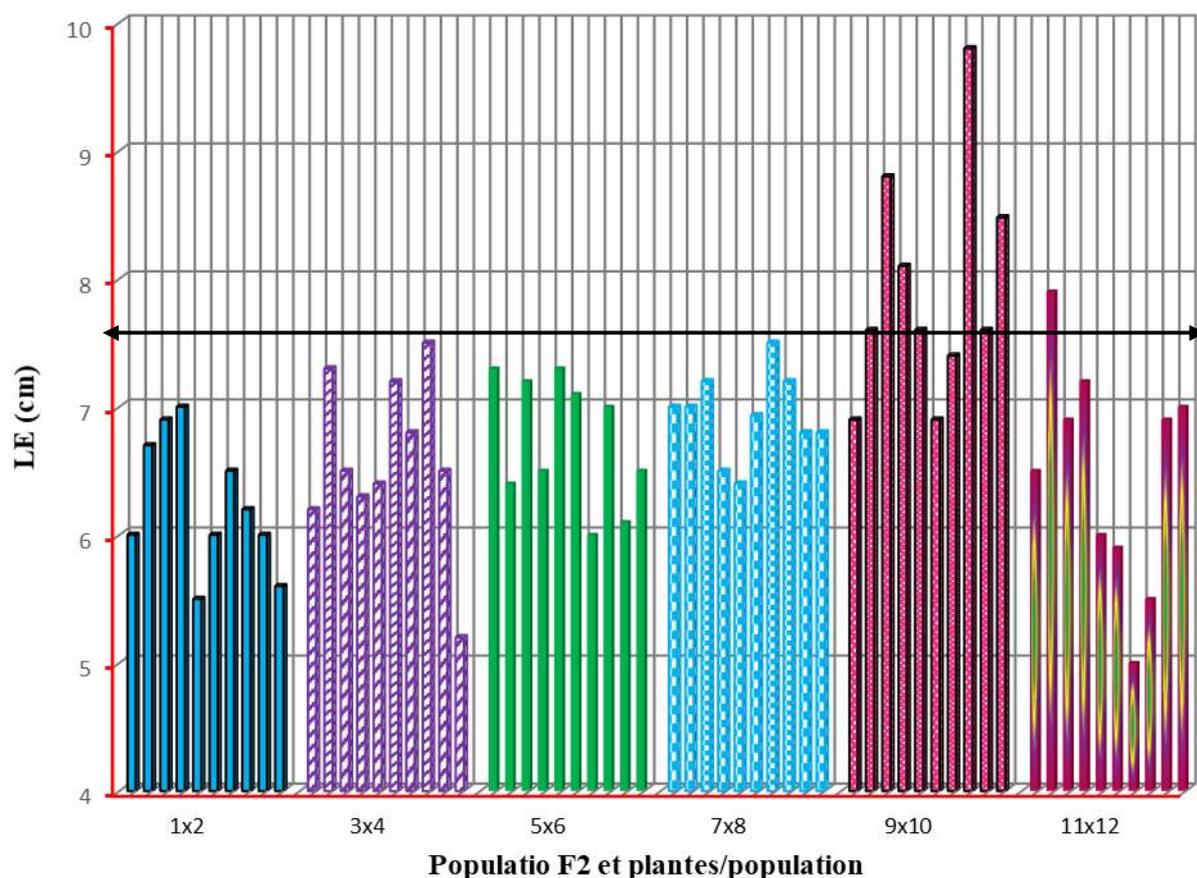


**Figure 12.** Variabilité intra population F2 de la biomasse aérienne par plante.

(1x2 = Megress x Boussem, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Boussem/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

### 1.3. LONGUEUR DE L'ÉPI ET L'INDICE DE RECOLTE

Les moyennes de la longueur de l'épi des populations F2 varient de 6.2 à 7.8 cm (Megress x Boussem vs Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003) et de 5.5 à 7.6 cm chez les parents (Boussem/Adnan1 vs Massara01//Lahn/ Ch12003) (Tableau 25). La comparaison, des valeurs moyennes prises par les populations F2 et celles des parents, montre que les F2 présentent une longueur d'épi par plante supérieure à celle des lignées parentales. Ces résultats indiquent la présence de transgresseurs dans le sens de l'augmentation des valeurs de ce caractère (Figure 13).

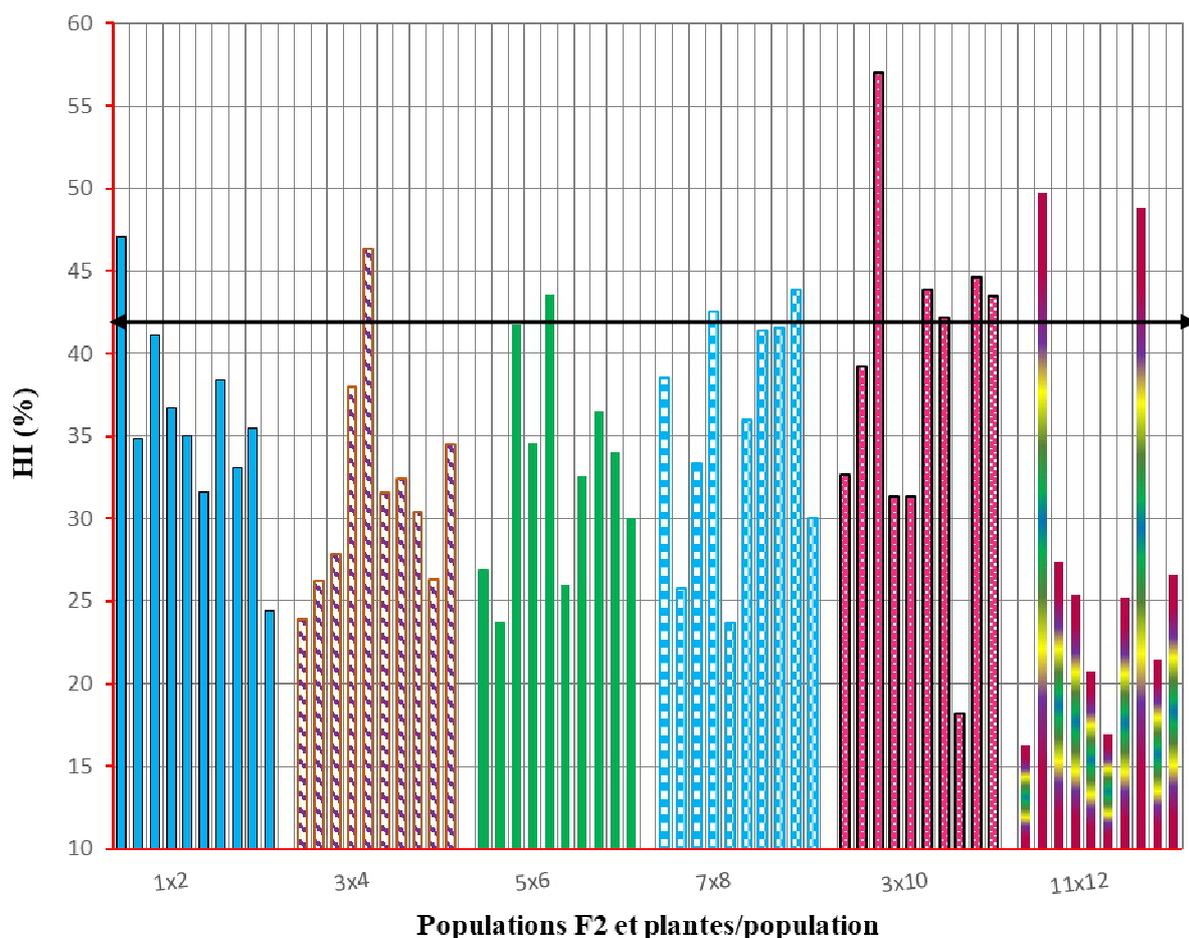


**Figure 13.** Variabilité intra population F2 de la longueur de l'épi.

(1x2 = Megress x Boussemam, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Boussemam/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

Que ce soit pour une sélection entre famille ou une sélection intra-famille, la population Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 (xss 9x10) est la plus indiquée. Cette population contient 70% d'individus ayant une longueur d'épi supérieure ou égale à 7.6cm. Suivie de la population Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2 (Croisement 11x12) avec 10% de sujets transgresseur. D'autre part, on note l'absence de transgresseurs chez les populations Megress x Boussemam (Xss 1x2), GTA dur x MBB (Xss 3x4), Benimestina x Ofanto (Xss 5x6) et MBB/Mexicali x Boussemam/Adnan-1 (Croisement 7x8) (Figure 13).

En ce qui concerne l'indice de récolte, les moyennes extrêmes des populations F2 varient de 27.9 % à 37.9 % (Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2 vs Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003) et de 23.8 % à 41.7 % chez les parents (Beliouni vs Massara-01//Lahn/Ch12003). Les six populations F2 montrent peu de différence pour cette variable, vu que les valeurs moyennes sont très proches (Tableau 25, Figure 14).



**Figure 14.** Variabilité intra population F2 de l'indice de récolte.

(1x2 = Megress x Bousselam, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

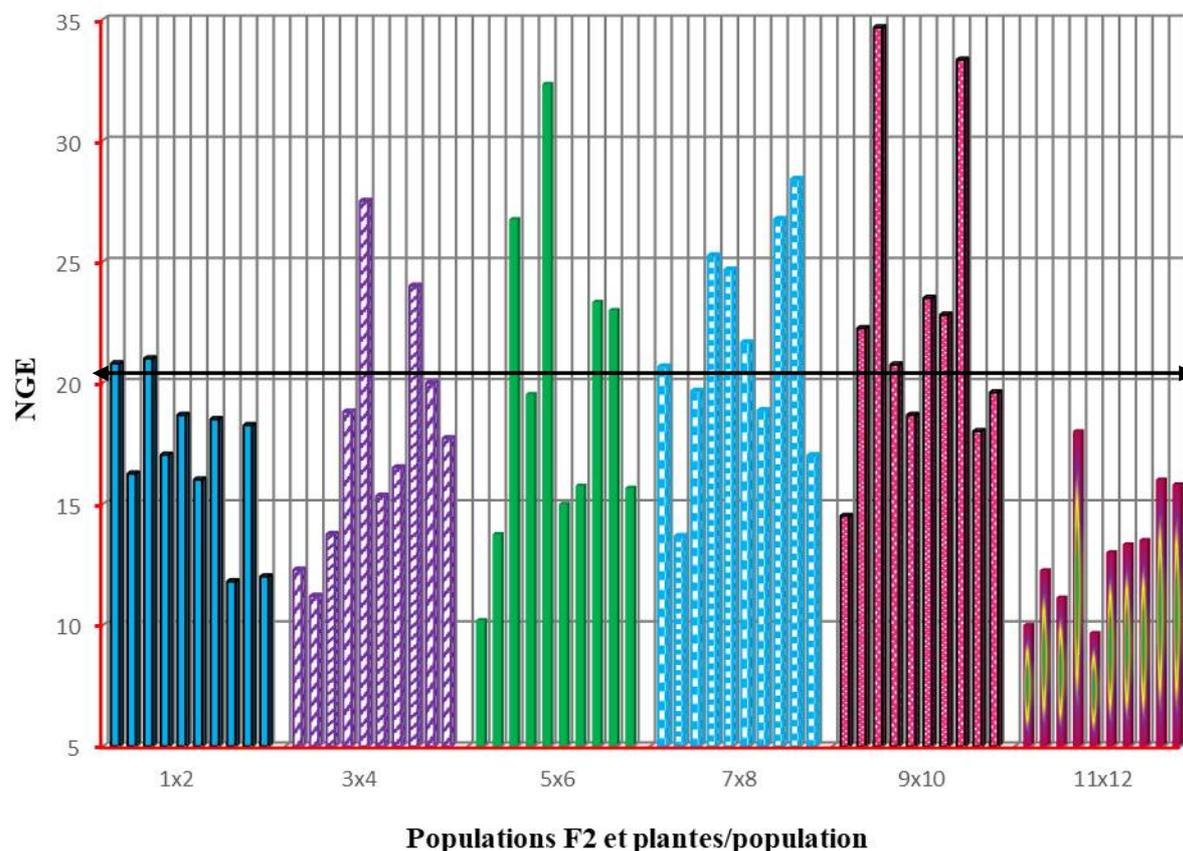
De ce fait, la recherche d'individus transgresseurs passe par la sélection intra-population F2. Sur cette base, la population Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 (croisement 11 x12) est celle qui renferme le plus de sujets (50%) qui se caractérisent par des valeurs de l'indice de récolte supérieure à celle du meilleur parent Massara-01//Lahn/Ch12003 (41.7 %) (Figure 14).

#### 1.4. NOMBRE D'EPIS PAR PLANTE ET DE GRAINS PAR EPI

Les moyennes extrêmes enregistrées pour le nombre d'épis par plante chez les populations F2 varient de 3.6 à 4.9 épis/plante (Benimestina x Ofanto vs Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2) et de 3.2 à 4.4 épis/plante chez les parents (Bousselam vs Megress et MBB). Les populations F2 présentent des valeurs moyennes plus élevées que celle des lignées parentales hormis la F2 Megress x Bousselam (Croisement 1x2) (Tableau 25, Figure 15).



lignées parentales à l'exception de Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2 (Croisement 11x12) qui produit un nombre de grains par épi inférieur au parent Ter-1//Mrf1/Stj2 (Tableau 25, Figure 16).



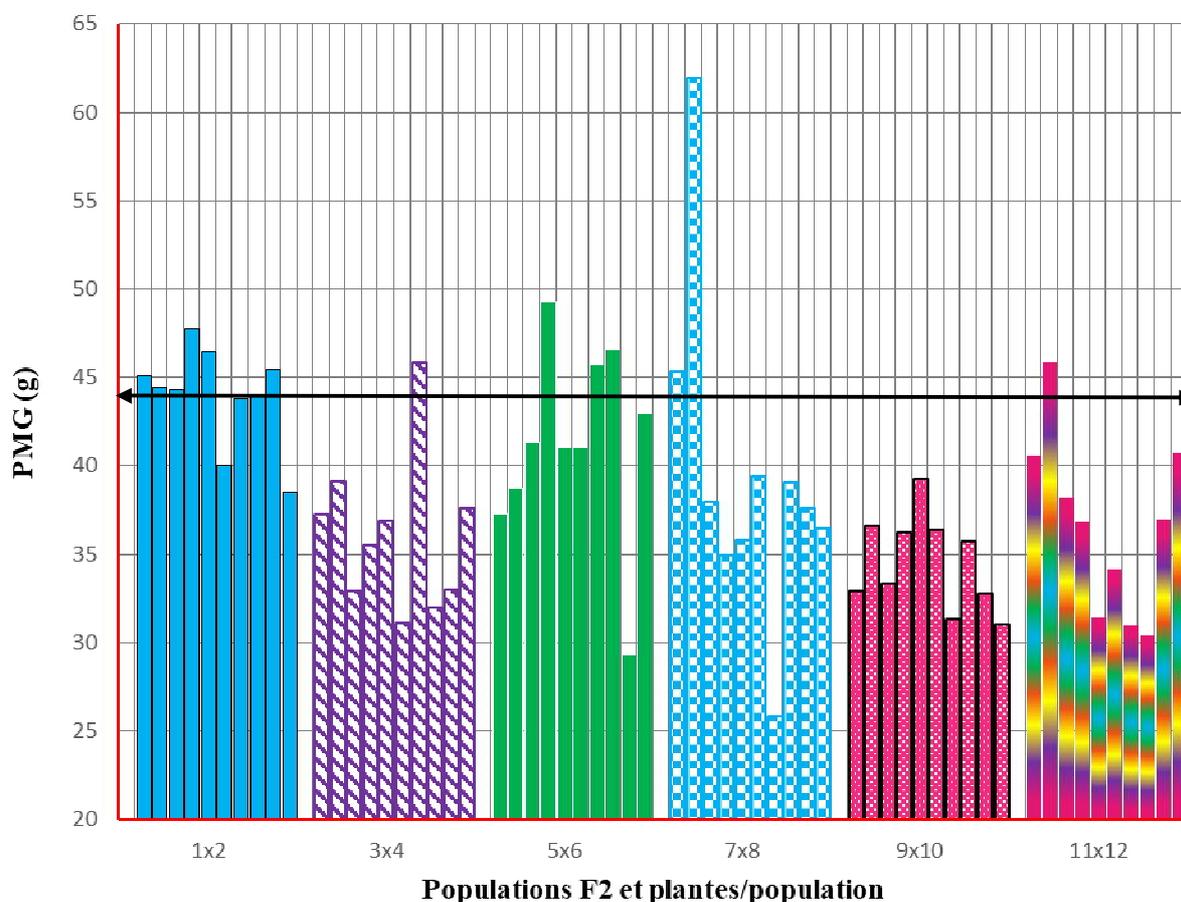
**Figure 16.** Variabilité intra population F2 du nombre de grains par épi. (1x2 = Megress x Boussem, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Boussem/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

Les résultats de la présente étude suggèrent que dans le cas où la sélection est faite entre familles F2, suite à la différence hautement significative entre les valeurs moyennes des six populations F2, Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 (Croisement 9x10) et MBB/Mexicali x Boussem/Adnan-1 (Croisement 7x8) sont tout indiquées. Dans le cas où la sélection est faite intra-famille, par plante, on remarque l'absence de transgresseurs chez la population Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2 (Croisement 11x12). Les autres populations F2 possèdent de transgresseurs dans le sens de l'augmentation des valeurs de cette variable. Notamment, Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 (Croisement 9x10) et

MBB/Mexicali x Boussemam/Adnan-1 (Croisement 7x8) où 60% des lignées ont un nombre de grains par épi qui dépasse les 20.5 grains/épi (Figure 16).

### 1.5. POIDS D'UN GRAIN ET RENDEMENT EN EN GRAINS PAR PLANTE

Les moyennes extrêmes enregistrées pour le poids de mille grains par plante chez les populations F2 varient de 34.6 à 44.0 g/plante (Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 vs Megress x Boussemam) et de 24.6 à 43.9 g/plante chez les parents (Jordan collection86/Ahlal vs Ofanto) (Tableau 17).



**Figure 17.** Variabilité intra population F2 du poids de mille grains.

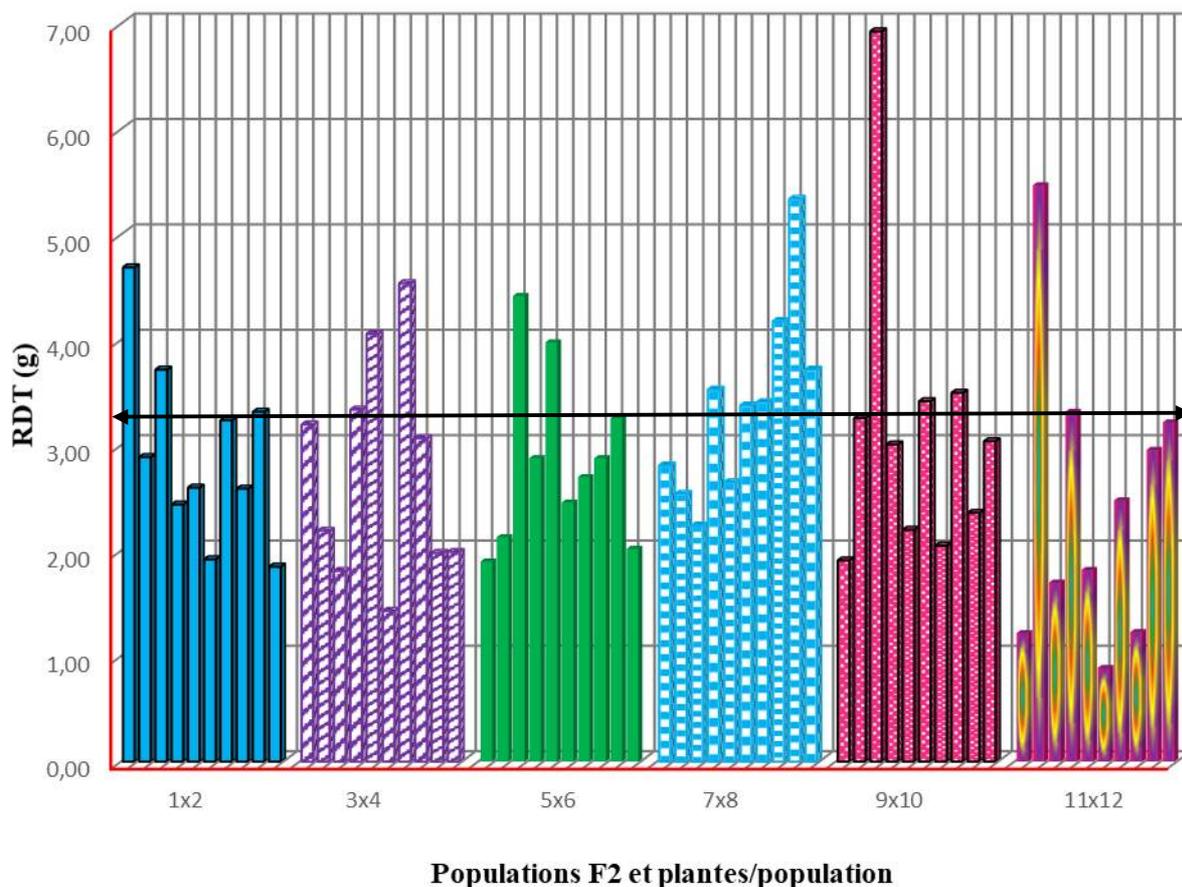
(1x2 = Megress x Boussemam, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Boussemam/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

Les résultats montrent qu'uniquement 2 populations F2 sur 6 présentent des valeurs moyennes de cette composante supérieures à celles de leurs parents, le reste étant confiné à l'intérieur des moyennes des parents (Tableau 25, Figure 17).

Ces résultats suggèrent que dans le cas de cette étude la sélection doit être faite intra-familles F2, suite à la différence non significative entre la valeur moyenne maximale du parent Ofanto et celle de la population F2 Megress x Bousselam. Cette sélection va permettre d'identifier les individus (plantes-F2) qui se distinguent par des valeurs du poids de mille grains égale ou supérieure à celle du meilleur parent. La présence des transgresseurs est nulle chez la population Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 (Xss 9x10). Elle est très faible chez les populations GTAdur x MBB (Croisement 3x4) et Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2 (Croisement 11x12). Alors qu'elle est importante chez la population Megress x Bousselam (Croisement 1x2) avec 70% d'individus dont la moyenne du poids de mille grains dépasse les 43.9 g/plante (Figure 17).

En ce qui concerne le rendement en grains par plante, les moyennes extrêmes des populations F2 varient de 2.4 g/plante à 3.4 g/plante (Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2 vs MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan-1) et de 1.1 g/plante à 3.3 g/plante chez les parents (MBB/Mexicali vs Ofanto). Les moyennes des populations F2 sont moins variables que celles notées chez les parents (Tableau 25, Figure 18). Dans ce cas, il faut faire une sélection intra-famille. Les valeurs moyennes de la majorité des populations F2 (4 sur 6) dépassent celles de leurs lignées parentales. Il apparait donc possible de trouver des transgresseurs dans le sens de l'augmentation du rendement en grains par plante (Figure 18).

Le pourcentage de lignées transgressives le plus élevé est présent chez la population MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan-1 (Croisement 7x8), Avec 60% d'individus dépassant le rendement de la meilleure lignée parentale (3.3g/plante). Suivie des populations Megress x Bousselam (Croisement 1x2), GTAdur x MBB (Croisement 3x4) et Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 (Croisement 9x10) avec 30% d'individus transgresseurs dans chaque population (Figure 18).



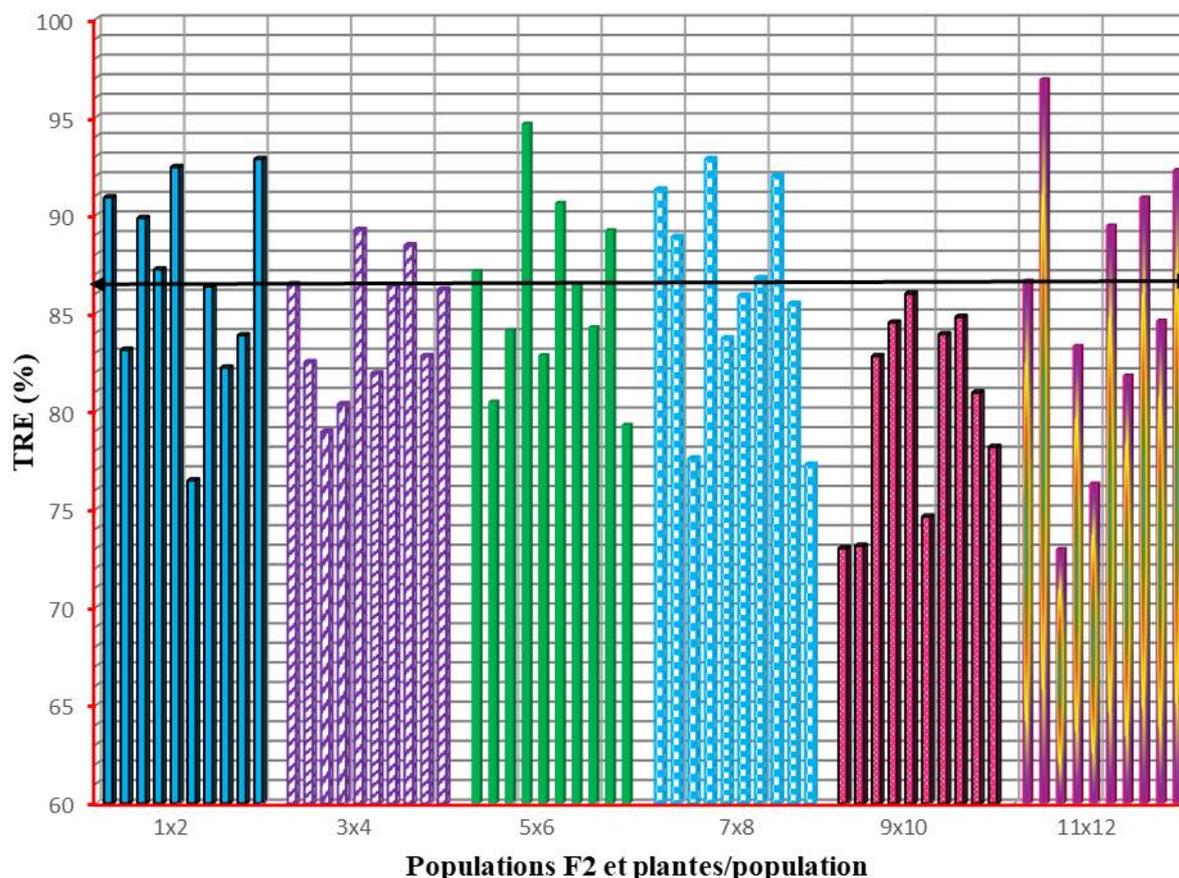
**Figure 18.** Variabilité intra population F2 du rendement en grains.

(1x2 = Megress x Boussem, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Boussem/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

#### **1.6. TENEUR RELATIVE EN EAU ET LE POURCENTAGE DE CELLULES ENDOMMAGEES**

Les valeurs moyennes extrêmes prises par la teneur relative en eau chez les populations F2 varient de 80.2% à 86.5% (Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 vs Megress x Boussem) et de 71.2% à 86.3% g/plante chez les parents (Ter-1//Mrf1/Stj2 vs Beliouni). Les résultats de cette étude suggèrent une sélection intra-familles F2, suite à la différence non significative entre les valeurs moyennes des populations F2 (Tableau 25, Figure 19).

Cependant, on observe l'absence de transgresseurs dans le sens de l'augmentation des valeurs de cette variable chez la population Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 (Croisement 9x10).



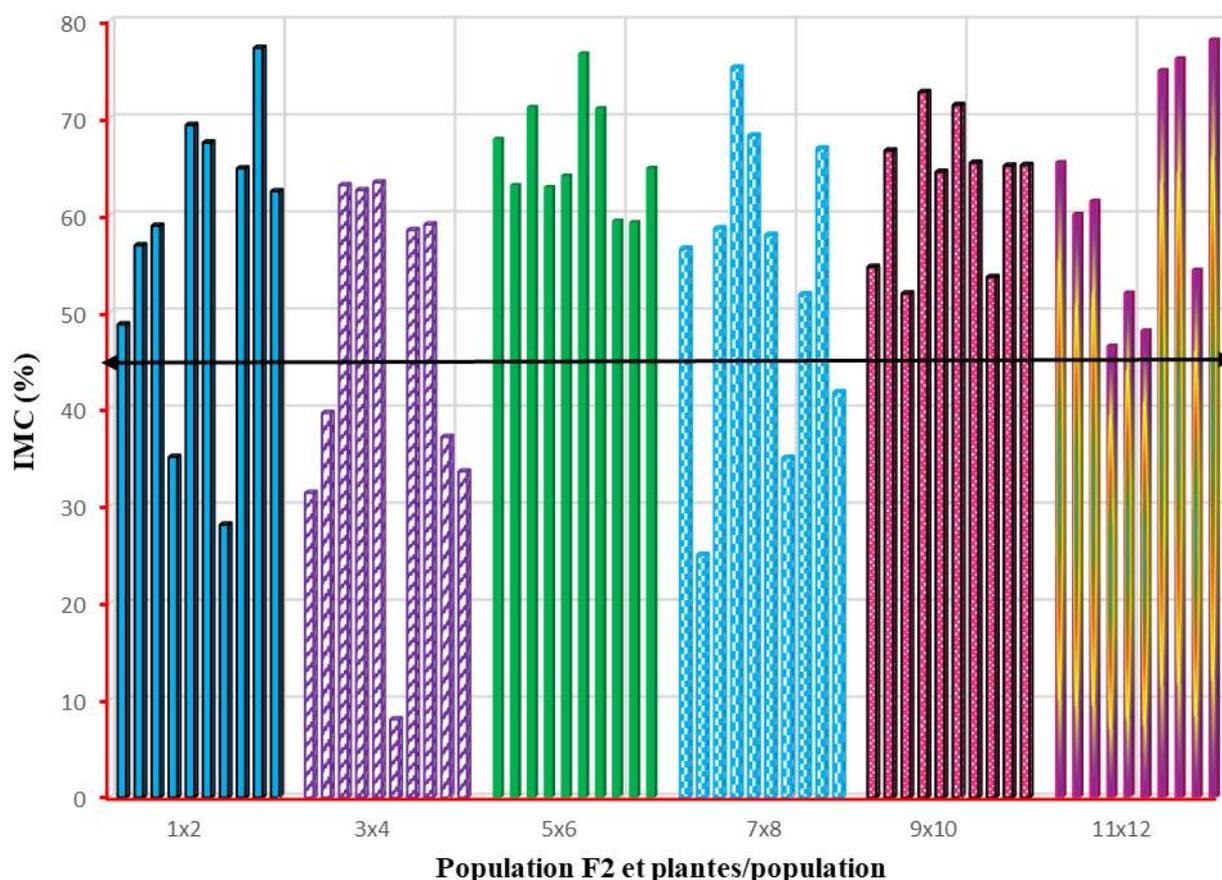
**Figure 19.** Variabilité intra population F2 de la teneur relative en eau. (1x2 = Megress x Boussem, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Boussem/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

Le pourcentage de lignées transgressives le plus élevé est noté chez la population Megress x Boussem (Croisement 1) avec 60% de sujets qui maintiennent une teneur relative en eau plus élevée que celle enregistrée chez le meilleur parent Beliouni. Suivie des populations MBB/Mexicali x Boussem/Adnan-1 (Croisement 7x8), Benimestina x Ofanto (Croisement 5x6) et Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2 (Croisement 11x12) avec 50% d'individus transgresseurs (Figure 19).

En ce qui concerne le pourcentage du dommage cellulaire, les moyennes extrêmes des populations F2 varient de 45.6% à 66.0% (GTAdur x MBB vs Benimestina x Ofanto) et de

50.3% à 72.8% chez les parents (Benimestina vs Ter-1//Mrf1/Stj2). Les moyennes des populations F2 sont confinées à l'intérieur des moyennes des parents, avec cependant un écart significatif entre les valeurs minimales. Cela signifie que les populations F2 semblent moins sensibles aux stress hydrique et thermique que les parents (Tableau 25, Figure 20).

Dans le cas de la présente étude la sélection doit être faite dans le sens de la réduction de la valeur moyenne du pourcentage du dommage cellulaire. Que ce soit pour une sélection entre famille F2 ou intra-famille, par plante, la population GTAdur x MBB (Croisement 3x4 b) est la plus privilégiée. Cette population renferme 50% d'individus ayant un pourcentage de cellules endommagées inférieur à 50.3%. Suivie des populations Megress x Boussemal (croisement 1x2) et MBB/Mexicali x Boussemal/Adnan-1 (Croisement 7x8) avec 30% de sujets transgresseur dans chaque population (Figure 20).



**Figure 20.** Variabilité intra population F2 du pourcentage de cellules endommagées. (1x2 = Megress x Boussemal, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/Mexicali x Boussemal/Adnan1, 9x10= Jordan collection86/Ahlal x Massara1//Lahn/Ch1, 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).

Cependant, on observe l'absence de transgresseurs dans le sens de l'augmentation des

valeurs de cette variable chez la population Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 (Croisement 9x10). Le pourcentage de lignées transgressives le plus élevé est noté chez la population Megress x Bousselam (Croisement 1) avec 60% de sujets qui maintiennent une teneur relative en eau plus élevée que celle enregistrée chez le meilleur parent Beliouni. Suivie des populations MBB/Mexicali x Bousselam/Adnan-1 (Croisement 7x8), Benimestina x Ofanto (Croisement 5x6) et Beliouni x Ter-1//Mrf1/Stj2 (Croisement 11x12) avec 50% d'individus transgresseurs (Figure x). En revanche, on note l'absence de transgresseurs dans le sens de la diminution des valeurs de cette variable chez les populations Jordan collection86/Ahlal x Massara01//Lahn/Ch12003 (Croisement 9x10) et Benimestina x Ofanto (Croisement 5x6) (Figure 20).

Les résultats de l'analyse des performances des populations F2 comparées à celles des lignées parentales indiquent que la sélection monocaractère inter-populations peut être conduite pour améliorer, la longueur de l'épi, le nombre de grains par épi et pour réduire la surface de la feuille étendard et le pourcentage de dommage cellulaire. Alors que la sélection monocaractère intra-famille F2 peut être pratiquée pour améliorer l'ensemble de caractères étudiés dont la surface de la feuille étendard, la durée de la phase végétative, la hauteur de la plante, la biomasse aérienne, la longueur de l'épi, l'indice de récolte, le nombre d'épi par plante, le nombre de grains par épi, le poids de mille grains, le rendement en grains, la teneur relative en eau et pour réduire le pourcentage de dommage cellulaire.

Les caractères mesurés et analysés dans la présente étude sont d'intérêts, vu leur contribution substantielle à l'idéotype de plante cherché, qui se veut tolérant, performant et adapté. La sélection d'une durée optimale de la phase végétative permet d'esquiver le gel printanier tardif, tout en tenant compte de l'évitement du déficit hydrique et des hautes températures de fin de cycle (Bouzerzour et *al.*, 1998). Selon plusieurs auteurs dont entre autres Bouzerzour et *al.*, (1998) ainsi que Megherbi et *al.*, (2012), pour les zones sèches du sud de la méditerranée, le sens désirable de la sélection est vers une réduction de la durée de la phase végétative.

La feuille étendard est le dernier organe qui reste en activité, en fin de cycle, avec l'épi, pour produire les assimilats nécessaires au remplissage du grain. Une feuille étendard aux larges dimensions est certainement désirable en milieux favorables (Lefi et *al.*, 2004 ; Cherfia, 2010), mais en milieux défavorables, l'optimum est difficile à cerner (Salmi et *al.*, 2015).

Belkharouché et *al.*, (2009) mentionnent que, sous stress, les variétés qui arborent une feuille étendard de faible surface tolèrent mieux les stress.

Par contre, en absence de stress, une feuille étendard aux larges dimensions fait une meilleure utilisation des disponibilités du milieu (Lefi et *al.*, 2004 ). L'ablation de cet organe cause des réductions de l'ordre de 14.7%, 21.7% et 8.0% pour le nombre de grains par épi, le rendement épi et le poids du grain, respectivement, selon Belkharouché et *al.*, (2015). Les variétés qui possèdent la capacité génétique de moduler la surface de la feuille étendard en fonction de la variation du milieu sont désirables en sélection. Bouzerzour et Benmahammed (2009) notent que le cultivar Waha possède cette caractéristique.

Sous conditions pluviales des zones sud méditerranéennes, la pratique de la céréaliculture est intimement associée à l'élevage ovin. La paille est, dans ce contexte, une source d'énergie appréciable pour les élevages. La capacité de donner un rendement élevé en paille, en plus du rendement en grains, est une caractéristique désirable en sélection. Cette double caractéristique est désignée par le vocable rendement économique par Annichiarico et *al.*, (2006). L'association entre la hauteur de la plante et le rendement en paille n'est généralement observable qu'en conditions de sécheresse (Abbassenne et *al.*, 1997, Salmi et *al.*, 2015).

En conditions favorables, la production de paille est plus liée à la capacité de tallage épis qui est plus élevée chez les génotypes courts (Belkharouché et *al.*, 2015). De plus, la hauteur varie, selon les environnements, plus chez les lignées hautes que chez les courtes de paille (Nouar et *al.*, 2010). Ainsi comme pour la durée de la phase végétative, les variétés qui possèdent la capacité de moduler la hauteur de la plante selon la variation du milieu (pas trop courte sous stress hydrique et pas trop haute sous conditions favorable) sont désirables en sélection. A l'inverse de MBB et Waha dont la hauteur de la plante est fortement variable selon les milieux, celle de Bousselam est relativement plus stable (Nouar et *al.*, 2010). La sélection de cette caractéristique doit, donc, se faire relativement à de tels standards.

La hauteur détermine aussi la quantité de résidus laissés en plein champ pour protéger le sol de l'érosion hydrique et éolienne (Fellahi et *al.*, 2013 ; Lahmar et Bouzerzour, 2010). Sous conditions semi- arides, les risques de verse, souvent avancés pour justifier la sélection des variétés courtes, sont rarement observés même chez les variétés locales donc la hauteur normale peut atteindre 120 cm (Nouar et *al.*, 2010, Laala et *al.*, 2009).

La biomasse, le rendement, les composantes du rendement, l'indice de récolte, la longueur de l'épi et les indices de tolérance des stress (TRE et IMC) sont, par contre, candidats à l'amélioration (Fellahi et *al.*, 2013 ; Hamli et *al.*, 2015). Salmi et *al.*, (2015) rapportent une variabilité appréciable qui justifie la sélection de ces caractéristiques et mentionnent cependant les difficultés de réaliser des gains sur plus d'un caractère à la fois et suggèrent le recours à l'utilisation de la sélection sur indice comme le proposent aussi Fellahi et *al.*, (2017).

Subhashchandra et *al.*, (2009) mentionnent que la longueur de l'épi exerce un effet direct positif et élevé sur le rendement/plante, de ce fait, ils suggèrent de prendre en considération ce caractère en sélection. La sélection opérée en F2 est une sélection précoce, son efficacité est largement dépendante des actions géniques contrôlant le caractère sélectionné. La sélection précoce est effective pour des caractères sous contrôle génétique de nature additive, elle est inefficace et donc doit être retardée pour les caractères sous contrôle génétique non additif (Khan et *al.*, 2012 ; Fellahi et *al.*, 2017 ; Hannachi et *al.*, 2017).

A titre d'exemple, les travaux réalisés par Oulmi et *al.*, (2016) montrent que le rendement en grains dépend largement de la teneur relative en eau et de l'intégrité cellulaire. Ces résultats corroborent celles de Salmi et *al.*, (2015) qui trouvent qu'un matériel végétal associant performance de rendement et tolérance au stress thermique mesurée par le % de dommage causés à la membrane plasmique est utile comme géniteur pour le développement de variétés performantes et tolérantes, et celles de Akram et *al.*, (2011) ; Liu et *al.*, (2015) qui indiquent qu'une forte valeur de la teneur en eau relative est associée à une augmentation du rendement et ses composants et pouvant donc être considérée comme un indicateur potentiel pour la sélection indirecte du blé dur dans des conditions méditerranéennes.

## **2. ACTIONS GENIQUES ET DISTANCES GENETIQUES ENTRE LES LIGNES PARENTALES**

Utilisant l'écart entre la moyenne de la F2 et celle du parent moyen comme indicateur de la nature de l'action génique (Beche et *al.*, 2013), les résultats indiquent la présence d'action de nature additive pour la surface de la feuille étandard et la biomasse aérienne et une action de nature non additive pour la hauteur et le rendement en grains, chez l'ensemble des populations F2. Des actions de nature additive et non additive, selon la population, sont impliquées dans le contrôle génétique de la durée de la phase végétative, de la longueur de

l'épi, des nombres d'épis et de grains par épi, du poids de 1000 grains, de la teneur relative en eau et du pourcentage de cellules endommagées (Tableau 26).

De manière générale, la dominance agit dans le sens de l'augmentation de la moyenne du caractère pour la hauteur de la plante, la longueur de l'épi, l'indice de récolte, les nombres d'épis et de grains par épi, du poids de 1000 grains, du rendement et de la teneur relative en eau et dans le sens de la réduction de la moyenne duc caractère, chez d'autres populations, notamment pour la durée de la phase végétative et le pourcentage de dommages cellulaires (Tableau 26).

Ces résultats suggèrent que la sélection précoce en F2 voire en F3 est faisable pour améliorer les caractères tels que pour la surface de la feuille étandard et la biomasse aérienne. Par contre il faut la retarder pour les caractères comme la durée de la phase végétative, la hauteur de la plante, le rendement en grain, l'indice de récolte, la longueur de l'épi, le nombre d'épis et de grains par épi, le poids de 1000 grains, la teneur relative en eau et le pourcentage des dommages de la membrane cellulaire.

A ce sujet Khan et *al.*, (2012) rapportent que la F2 présente une surface de la feuille étandard proche de celle du parent moyen, ce qui indique l'action de nature additive dans le contrôle génétique de cette variable. Ces auteurs notent un effet d'hétérosis positif suggérant que la dominance agit dans le sens de l'amélioration des dimensions de ce caractère. Par contre dere et Yildirim (2006) rapportent que le contrôle de ce caractère est sous l'influence d'effets aussi bien génétiques qu'environnementaux et que la dominance agit dans le sens de la réduction des dimensions de ce caractère.

Law et Worland, (1977) mentionnent que la hauteur est sous contrôle polygénique, avec une action de nature non additive et que la dominance agit dans le sens de l'augmentation de ce caractère. Singh et Kumar (2014) mentionnent la présence des effets de dominance pour le rendement grain chez le blé. En revanche, Ullah et *al.*, (2010) montrent l'importance de l'effet génique de nature additive dans le contrôle de ce paramètre.

Des effets géniques non-additif révèlent une importance pour le poids de 1000 grains (Akram et *al.*, 2011). Schonfeld et *al.*, (1988) signalent des effets géniques de nature additive pour la teneur relative en eau chez le blé. Dhanda et Munjal, (2009) montrent l'implication de la dominance dans le contrôle génétique de la stabilité de la membrane cellulaire.

**Tableau 26.** Ecart entre les moyennes des populations F2 et celles des parent moyen ( $\bar{x}F2- Pm$ ) et valeurs du  $t_{obs}$  correspondantes des caractères mesurés.

F2 Pop	SF		DPV		HT		BIO		LE		HI	
	$\bar{x}F2- Pm$	$t_{obs}$										
11x12	-1.92	0.86	2.0	-1.68	5.98	2.38	0.40	0.48	0.40	2.63	4.12	2.85
3x4	1.18	1.10	2.0	3.36	6.43	3.44	0.56	0.45	0.56	2.46	8.98	2.49
5x6	0.47	0.44	3.0	5.04	13.24	7.07	0.72	0.57	0.72	3.16	6.73	1.87
1x2	0.92	-1.43	-1.0	3.36	4.45	12.09	0.60	1.14	0.60	6.27	10.25	3.13
7x8	-1.53	0.79	2.0	-1.68	22.64	7.51	1.43	0.67	1.43	3.68	11.25	1.63
9x10	0.85	-1.79	-1.0	3.36	14.06	3.19	0.84	0.32	0.84	1.75	5.88	1.14
	NE		NGE		PMG		RDT		TRE		IC	
	$\bar{x}F2- Pm$	$t_{obs}$										
11x12	1.15	0.88	1.82	5.76	1.48	4.30	0.85	4.53	14.38	1.62	5.23	3.73
3x4	0.7	1.54	7.13	4.24	8.27	3.06	1.63	4.45	4.86	2.39	-7.27	-1.73
5x6	1	2.20	4.98	2.96	2.46	0.91	1.33	3.63	11.02	5.41	-12.61	-2.99
1x2	0.4	1.76	9.7	7.31	11.61	2.74	1.66	6.34	3.3	1.40	15.72	-0.65
7x8	0.8	0.66	12.31	4.28	7.41	3.71	2.32	4.32	2.85	0.82	-2.74	1.62
9x10	0.3	2.53	7.21	1.08	10.02	0.55	1.58	2.32	1.66	7.07	6.82	1.24

DPV = Durée de la phase végétative (jours), SF = Surface foliaire de la feuille étendue (cm<sup>2</sup>), HT = Hauteur de la plante (cm), BIO = Biomasse aérienne (g), HI= Indice de récolte (%), LE = Longueur de l'épi (cm), NE = Nombre d'épis par plante, NGE = Nombre de grains par épi, RDT = Rendement grain par plante (g), PMG = Poids de mille grains (g), TRE= Teneur relative en eau (%), IMC= Le pourcentage de cellules endommagées (%), 1x2 = Megress x Bousselam, 3x4= Gta dur x MBB, 5x6 = Benimestina x Ofanto, 7x8= MBB/ Mexicali x Bousselam/Adnan1, 9 x10=Jordan collection86/Ahlal x Massara1/Lahn/Ch1, et 11x12= Beliouni x Ter1//Mrf1/Stj2).  $T_{tab5\%}$  pour 153 ddl de la résiduelle = 1.96

La nature de l'action génique est importante à connaître pour décider du choix de la méthode de sélection à employer pour une meilleure exploitation de la variabilité génétique disponible. Par contre le choix des parents à croiser est important pour la création de la variabilité et l'obtention d'une descendance plus performante que les parents d'où elle dérive. L'analyse, faite dans ce sens, des données de la présente étude indique que les parents les plus distants, donc les plus divergents, sur la base des variables mesurées et analysées, sont Benimestina et Ofanto, avec une valeur de 6.78. La plus courte distance, de 2.15, est déduite entre les parents Benimestina et GTA dur qui semblent les plus ressemblants (Tableau 27).

Les distances génétiques entre les lignées parentales croisées sont de 4.75, 5.09, 4.86, 3.67 et 5.56, respectivement entre Megress et Bousselam, entre GTAdur et MBB, entre MBB/Mexicali et Bousselam/Adnan-1, entre Jordan collection86/Ahlal, et Massara-01//Lahn/Ch12003 et entre Beliouni et Ter-1//Mrf1/Stj2 (Tableau 27). Relativement à la courte distance observée qui est de 2.15, les distances entre les parents croisés sont 2.21 (parent 1 vs parent 2), 2.37 (parent 3 vs parent 4), 3.15 (parent 5 vs parent 6), 2.26 (parent 7 vs parent 8), 1.71 (parent 9 vs parent 10) et 2.59 (parent 11 vs parent 12) fois plus importantes.

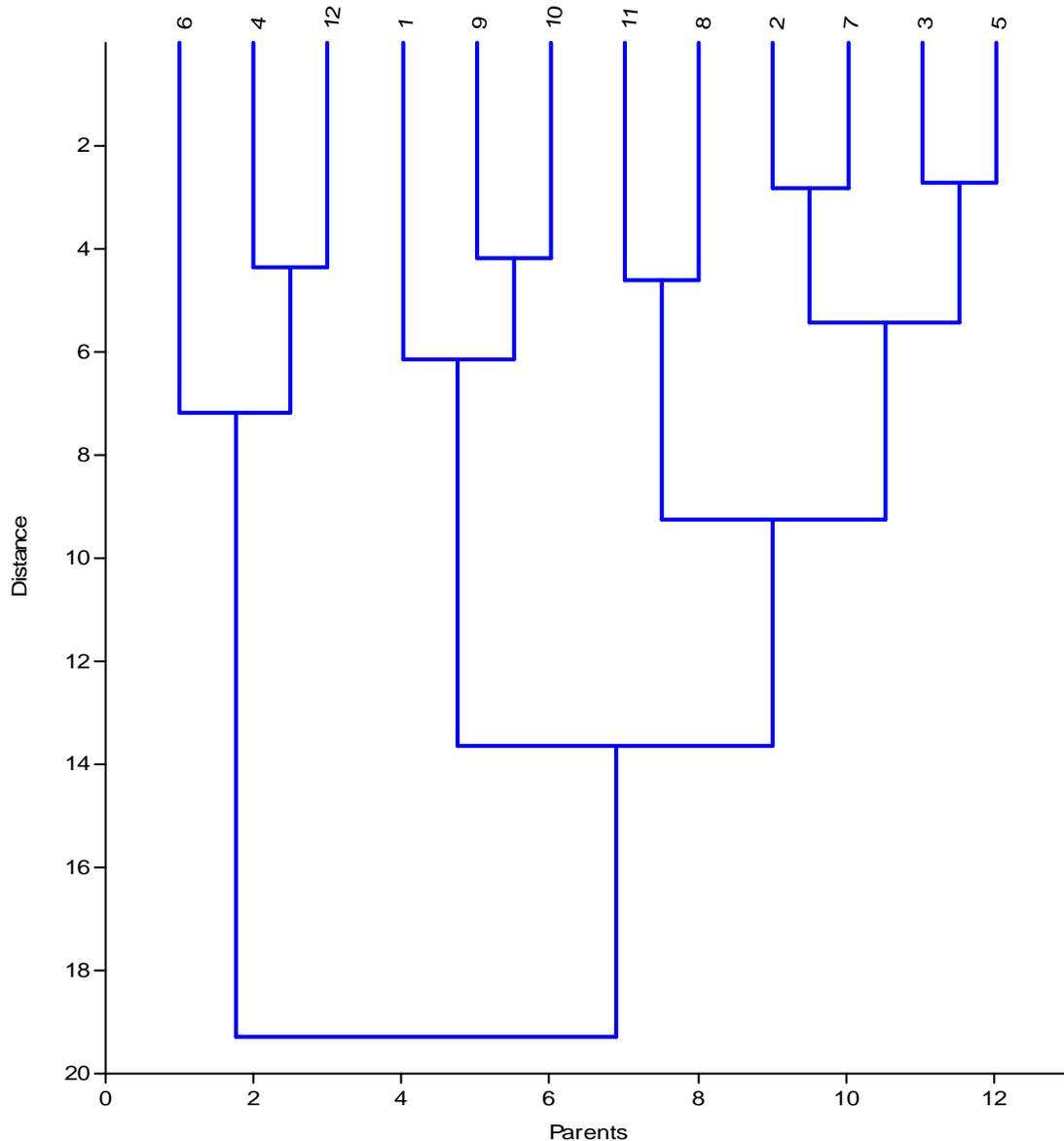
L'ordre de diversité des combinaisons des parents croisés est donc ainsi : parent 5 x parent 6 > parent 11 x parent 12 > parent 3 x parent 4 > parent 7 x parent 8 > parent 1 x parent 2) > parent 9 x parent 10. Cette diversité est aussi indiquée par l'arbre phénétique établie sur la base de la matrice des distances euclidiennes selon la méthode Ward (Figure 21).

La figure 21 montre que les parents les plus divergents, parmi les 12 testés, sont effectivement Benimestina (N°5) et Ofanto (N° 6) dont la descendance F2 figure parmi celles qui sont étudiées ; alors que les parents les plus ressemblants sont Benimestina (N°5) et GTA dur (N°5) qui ne possèdent pas de descendance en F2. Les parents les plus ressemblants parmi ceux qui possèdent une descendance F2 sont Jordan collection 86/Ahlal (N° 9) et Massara-01//Lahn/Ch12003 (N° 10).

**Tableau 27.** Distances Euclidiennes, entre les lignées parentales, déduites de la matrice des moyennes centrées et réduites des variables mesurées.

	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>
<b>Megress</b>	0.00	4.75	3.84	4.86	4.77	4.95	3.94	5.32	3.99	4.35	4.90	6.14
<b>Bousselam</b>	4.75	0.00	2.78	4.96	3.04	5.65	2.44	4.43	5.09	5.35	3.85	5.85
<b>GTA dur</b>	3.84	2.78	0.00	5.09	2.15	5.27	2.56	3.59	3.15	4.09	3.19	5.39
<b>MBB</b>	4.86	4.96	5.09	0.00	5.44	5.05	5.98	5.36	5.24	5.72	4.80	4.02
<b>Benimestina</b>	4.77	3.04	2.15	5.44	0.00	6.78	2.56	4.33	3.53	4.97	3.46	6.21
<b>Ofanto</b>	4.95	5.65	5.27	5.05	6.78	0.00	6.35	5.96	6.08	5.08	5.98	5.26
<b>MBB/Mexicali</b>	3.94	2.44	2.56	5.98	2.56	6.35	0.00	4.86	4.44	5.26	4.36	6.52
<b>Bousselam/Adnan-1</b>	5.32	4.43	3.59	5.36	4.33	5.96	4.86	0.00	4.60	6.25	4.28	6.27
<b>Jordan collection86/Ahlal</b>	3.99	5.09	3.15	5.24	3.53	6.08	4.44	4.60	0.00	3.67	4.72	5.76
<b>Massara-01//Lahn/Ch12003</b>	4.35	5.35	4.09	5.72	4.97	5.08	5.26	6.25	3.67	0.00	4.49	6.22
<b>Beliouni</b>	4.90	3.85	3.19	4.80	3.46	5.98	4.36	4.28	4.72	4.49	0.00	5.56
<b>Ter-1//Mrf1/Stj2</b>	6.14	5.85	5.39	4.02	6.21	5.26	6.52	6.27	5.76	6.22	5.56	0.00

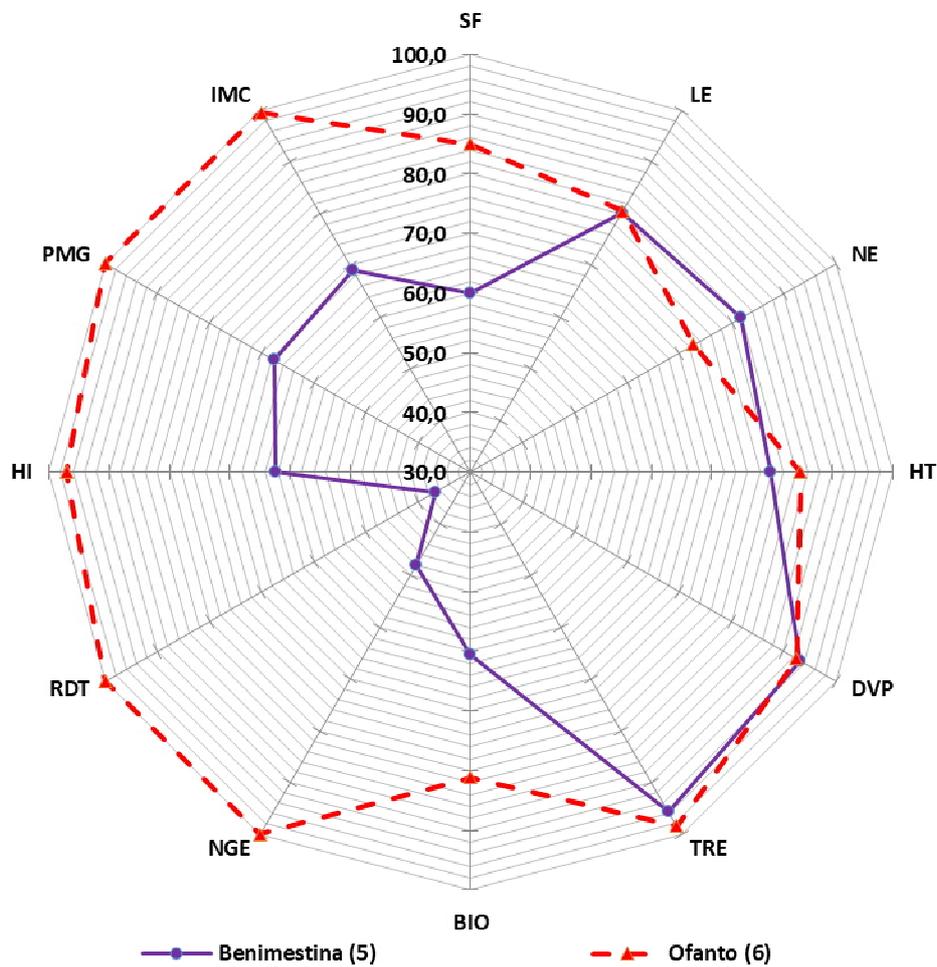
1= Megress, 2 = Bousselam, 3= GTA dur, 4= MBB, 5= Benimestina, 6= Ofanto, 7= MBB/Mexicali, 8= Bousselam/Adnan-1, 9= Jordan collection86/Ahlal, 10= Massara-01//Lahn/Ch12003, 11= Beliouni, 12= Ter-1//Mrf1/Stj2.



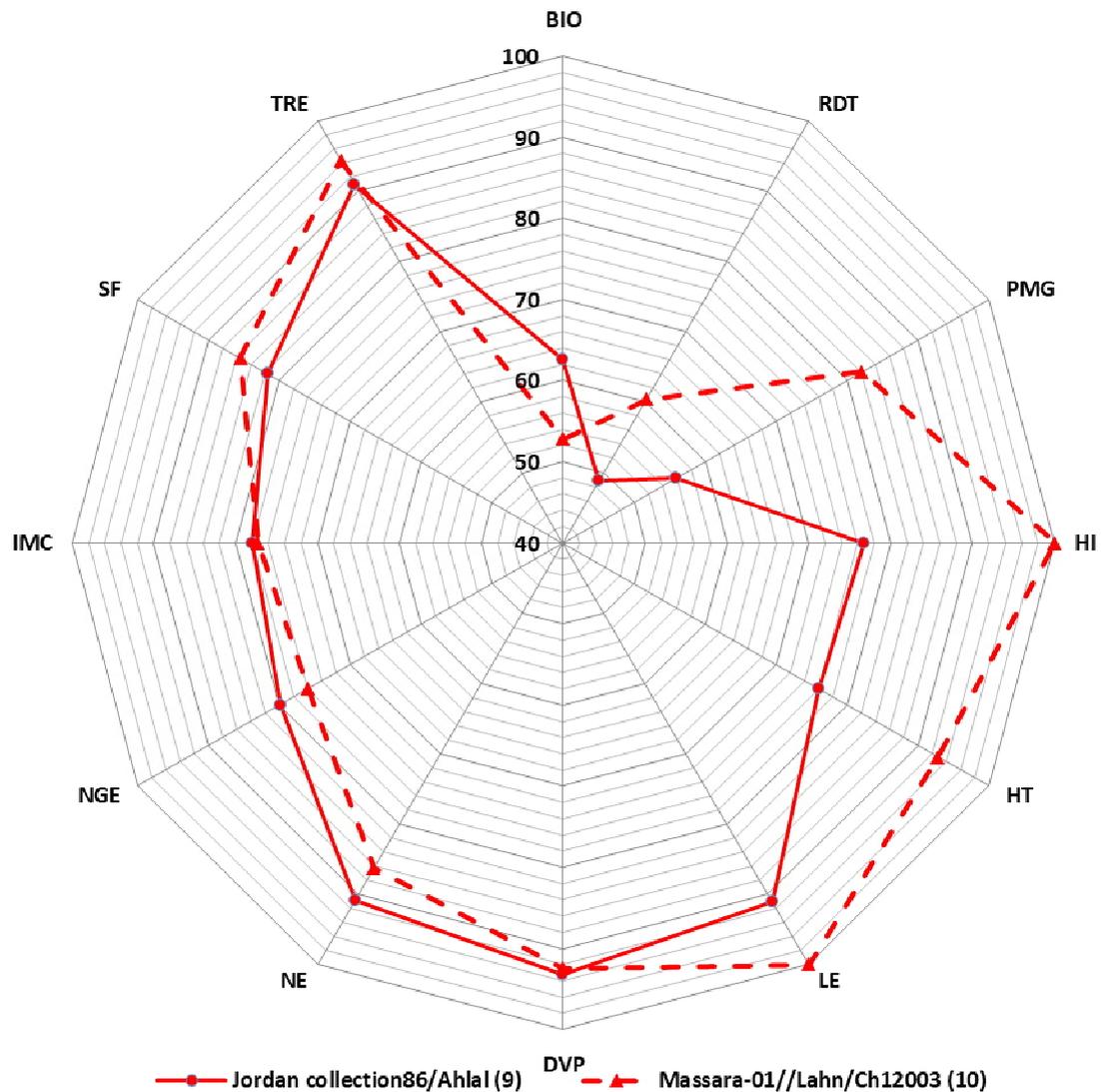
**Figure 21.** Arbre phénétique établi, selon la méthode Ward, sur la base de la matrice des distances euclidiennes des variables mesurées des lignées parentales

La figure 22 montre que les caractères qui discriminent le plus entre les deux parents les plus divergents, d'après la distance euclidienne, sont le rendement en grains, le poids de 1000 grains, le nombre de grains par épi, l'indice de récolte et l'intégrité de la membrane cellulaire et à degré moindre la biomasse aérienne et la surface de la feuille étendue. La teneur relative en eau, la durée de la phase végétative, le nombre d'épis par plante, la hauteur de la végétation et la longueur de l'épi ne semblent pas jouer un rôle essentiel dans la différenciation entre les deux génotypes cités. (Figure 22). A l'inverse, la figure 23 montre

que l'ensemble des caractères inclus dans l'analyse ne discriminent pas nettement entre les deux parents les plus ressemblants, de par la distance euclidienne.



**Figure 22.** Radar, établi en % de la valeur maximale, montrant le degré de dissemblance entre les parents Benimestina et Ofanto, les plus divergents de par la distance Euclidienne.



**Figure 23.** Radar, établi en % de la valeur maximale, montrant le degré de dissemblance entre les parents Jordan collection 86/Ahlal et Massara-1//Lahn/Ch12003, les plus ressemblants de par la distance Euclidienne.

### 3. RELATIONS ENTRE LES PERFORMANCES DES F2 ET CELLES DES PARENTS

L'analyse des coefficients de corrélation indique que les performances des populations F2 sont peu liées à celles des parents, hormis la surface de la feuille étendard qui montre une corrélation significative avec la moyenne du parent moyen ; la longueur de l'épi qui est significativement liée à la moyenne du parent supérieur, ainsi que la teneur relative en eau (Tableau 28).

Ceci suggère que pour améliorer la surface de la feuille étendard, la moyenne des parents croisés est un prédicteur de cette caractéristique. La moyenne du parent supérieur est

un prédicteur acceptable des performances de la F2 pour la longueur de l'épi et la teneur relative en eau. La longueur de l'épi de la génération F2 semble aussi être affectée par la valeur moyenne du parent inférieur, plus cette valeur est élevée plus celle de la F2 suit (Tableau 28). La différence absolue ainsi que la distance euclidienne entre les parents croisés ne montrent pas de liaisons significatives avec les performances de la génération F2. Ceci suggère que des parents, très proches pour une caractéristique donnée ou très distants, peuvent donner une descendance F2 performante.

La variance de la génération F2 est peu liée à aux performances des parents, hormis la variance de la biomasse aérienne des F2 qui présente une corrélation positive et significative avec la moyenne du parent supérieur et celle du parent moyen. Par contre la variance de la longueur de l'épi des populations F2 montre une liaison significative et positive avec les moyennes des parents supérieur et inférieur. Alors que la variance du poids de 1000 grains est liée à la différence absolue entre les moyennes des parents croisés et celle du rendement en grains des populations F2 l'est avec la moyenne du parent inférieur (Tableau 28).

Ces résultats suggèrent qu'une plus grande variabilité de la biomasse aérienne est prévisible chez les populations F2 descendants de parents supérieur et moyen de bonnes valeurs propres. Une plus grande variabilité de la longueur de l'épi est attendue chez les populations F2 descendants de parents supérieur et inférieur de bonnes valeurs propres (Tableau 28).

Les parents très divergents pour le poids de 1000 grains ainsi que les parents inférieurs de bonne valeur propres pour le rendement en grains génèrent une descendance F2 très variable pour ces deux caractéristiques. La distance euclidienne entre les parents ne montre pas de liaisons significatives avec la variabilité des populations F2 pour les caractères mesurés (Tableau 28). Ces résultats s'expliquent probablement par le faible nombre de populations F2 étudiées. En effet pour 12 parents, il y a 66 combinaisons F2 possibles, alors que seules 6 combinaisons ont été suivies dans la présente étude. En tout état de cause, ces résultats semblent suggérer qu'il est très difficile de faire le choix des parents qui impriment leurs caractéristiques à la descendance.

**Tableau 28.** Coefficients de corrélations entre les performances des F2 et celles des parents et entre la variance des populations F2 et les performances des parents.

Traits	Corrélations performances F2 vs performances parentales					Corrélations $\sigma^2$ F2 vs performances parentales				
	Ps	Pm	Pi	D	DE	Ps	Pm	Pi	D	DE
SF	0.488	0.809	0.790	-0.110	-0.706	0.503	0.759	0.683	-0.026	-0.645
DPV	0.432	0.584	0.538	0.218	0.141	0.112	0.253	0.110	0.085	0.210
HT	0.383	0.232	0.043	0.382	-0.413	-0.248	-0.227	-0.163	-0.087	-0.153
BIO	0.775	0.743	0.627	0.736	-0.035	0.839	0.844	0.786	0.694	0.081
LE	0.823	0.764	0.821	0.376	-0.541	0.857	0.798	0.856	0.388	-0.403
HI	0.589	0.653	0.677	0.412	-0.301	-0.086	0.043	0.350	-0.306	-0.359
NE	0.217	0.540	0.672	-0.182	-0.189	-0.018	0.301	0.592	-0.338	0.100
NGE	-0.229	-0.028	0.264	-0.348	-0.404	0.366	0.505	0.371	0.075	0.096
PMG	0.357	0.510	0.453	-0.136	-0.398	0.718	0.184	-0.333	0.845	0.168
RDT	-0.645	-0.747	-0.544	-0.462	-0.474	-0.100	0.166	0.848	-0.384	-0.554
TRE	0.940	0.524	0.225	0.091	0.646	0.673	-0.091	-0.325	0.519	0.273
IMC	-0.170	-0.491	-0.485	0.135	0.247	0.250	0.662	0.623	-0.151	-0.205

DPV = Durée de la phase végétative (jours), SF = Surface foliaire de la feuille étendard (cm<sup>2</sup>), HT = Hauteur de la plante (cm), BIO = Biomasse aérienne (g), HI= Indice de récolte (%), LE = Longueur de l'épi (cm), NE = Nombre d'épis par plante, NGE = Nombre de grains par épi, RDT = Rendement grain par plante (g), PMG = Poids de mille grains (g), TRE= Teneur relative en eau (%), IMC= Dommages cellulaires (%). PS = parent supérieur, Pi = Parent inférieur, Pm = parent moyen, D = différence entre les valeurs moyennes des parents croisés, DE = Distance euclidienne,  $\sigma^2$ F2 = variance de la génération F2.  $r_{\text{tab}5\%}$  pour 4 ddl =0.811.

Il semble se dégager de ces résultats, comme le mentionnent VGinkel et Ortiz (2018) que l'amélioration des plantes est un jeu de nombres (Numbers game) et qu'il faut réaliser un grand nombre de croisements puis choisir dans la descendance celles qui sont les meilleures. Ces meilleures sont peu prévisibles de par les valeurs propres parentales. Cependant ces résultats vont à l'encontre de ce qui est rapporté par Cukadar et *al.*, (2001) qui mentionnent que l'expérience du programme d'amélioration des blés du CIMMYT indique que les meilleures combinaisons hybrides pour le rendement en grains sont le plus souvent générées suite à des croisements entre parents qui sont eux-mêmes de bonne valeurs propres.

Shamsuddin, (1985) rapporte une corrélation positive entre la divergence génétique entre les parents et l'hétérosis du rendement en F<sub>2</sub>. Allard (1960) mentionne que la méthode la plus usitée pour choisir les parents à croiser est basée sur les performances propres ce qui n'aboutit pas généralement à des résultats satisfaisants. Carvalho et *al.*, (2003) rapportent que les parents de bonnes valeurs propres et génétiquement divergents produisent une descendance offrant plus de possibilités de sélectionner des lignées transgressives suite à la présence de l'hétérosis.

Alors que Ghaderi et *al.*, (1984), ainsi que Cowen et Frey (1987) trouvent qu'une fraction élevée de ségrégation transgressive en F<sub>2</sub> est le résultat d'une variance génétique élevée chez la descendance induite par la divergence des lignées parentales croisées. Ceci rejoint les résultats de Singh et *al.*, (1987) qui rapportent que les croisements faisant intervenir des parents appartenant à des clusters très divergents produisent une descendance génétiquement très variable et montrant un hétérosis maximal.

## CONCLUSION

Les résultats de cette étude indiquent la présence d'une variabilité appréciable à l'intérieur des six populations F2 pour la majorité des variables mesurées, suggérant les possibilités de sélection précoce ou tardive des caractères étudiés, à fin d'améliorer la productivité et l'adaptation du blé dur en zones semi-arides. Une différence significative apparaît entre les populations F2 et leurs lignées parentales comme l'indique le contraste 'Parents vs F2', pour l'ensemble des caractères analysés, et elle est en faveur de la moyenne des populations F2, pour la hauteur, la biomasse aérienne, la longueur de l'épi, l'indice de récolte, le nombre d'épis, le nombre de grains par épi, le poids de mille grains, la teneur relative en eau et le rendement en grains.

La comparaison des performances des populations F2 et celles des parents montre que la sélection monocaractère inter-populations peut être faite pour améliorer, la longueur de l'épi, le nombre de grains par épi et pour réduire la surface de la feuille étendard et le pourcentage de dommage cellulaire. Alors que la sélection monocaractère intra-famille F2 peut être pratiquée pour améliorer l'ensemble de caractères étudiés dont la surface de la feuille étendard, la durée de la phase végétative, la hauteur de la plante, la biomasse aérienne, la longueur de l'épi, l'indice de récolte, le nombre d'épi par plante, le nombre de grains par épi, le poids de mille grains, le rendement en grains, la teneur relative en eau et pour réduire le pourcentage de dommage cellulaire.

L'information sur le contrôle génétique des caractères quantitatifs est très utile pour le choix de la méthode de sélection à employer pour créer de nouveaux génotypes. Les résultats de l'écart entre la moyenne de la F2 et celle du parent moyen indiquent la présence d'action de nature additive pour la surface de la feuille étendard et la biomasse aérienne. Des effets géniques de type non-additifs révèlent une importance pour la hauteur et le rendement en grains, chez l'ensemble des populations F2. Ainsi les caractères dont la nature génique est non-additifs sont les caractères les plus complexes c'est-à-dire des caractères composés de caractères plus élémentaires. Des actions de nature additive et non additive, sont impliquées dans l'expression génétique de la durée de la phase végétative, de la longueur de l'épi, des nombres d'épis et de grains par épi, du poids de 1000 grains, de la teneur relative en eau et du dommage cellulaire. Ceci suggère que la sélection pour améliorer la surface de la feuille étendard et la biomasse aérienne peut être pratiquée sur générations précoces, dès la F2 voire F3. En revanche, il faut la retarder pour les caractères comme la durée de la phase végétative,

la longueur de l'épi, les nombres d'épis et de grains par épi, le poids de 1000 grains, la teneur relative en eau et le pourcentage des dommages de la membrane cellulaire.

La récapitulation des résultats de calcul de la distance euclidienne entre les lignées parentales, utilisant l'ensemble des caractères mesurés et la diversité des parents schématisée par l'arbre phénétique établi sur la base des distances euclidiennes, selon la méthode de Ward montre que les parents les plus divergents, sont Benimestina et Ofanto, dont la descendance F2 figure parmi celles qui sont étudiées. Les parents distants génétiquement produisent une descendance qui se caractérise par une grande variabilité, et montre une transgression importante. Alors que la plus courte distance est enregistrée entre les parents Benimestina et GTA dur. Les parents les plus ressemblants parmi ceux qui possèdent une descendance F2 sont Jordan collection 86/Ahlal (N° 9) et Massara-01//Lahn/Ch12003 (N° 10). Cette distance ne montre pas de corrélations significatives avec les performances de la génération F2. Ceci suggère que des parents, très distants pour une caractéristique donnée ou très proches, peuvent donner une descendance F2 performante, et que les parents très divergents pour le poids de 1000 grains ainsi que les parents inférieurs de bonne valeur propres pour le rendement en grains génèrent une descendance F2 très variable pour ces deux caractéristiques. Ce qui rend la sélection plus facile.

***CONCLUSION GENERALE ET  
PERSPECTIVES***

## CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

La production Algérienne en blé dur, estimée à une moyenne de 1.9 millions de tonnes ne couvre pas les besoins d'une population en forte croissance. Pour combler le déficit productif, il serait impératif d'améliorer le rendement, parce qu'il n'est plus possible d'étendre les superficies céréalières. Parmi les alternatives permettant de tirer le maximum de production dans les zones semi-arides qui se caractérisent par une multitude de stress abiotiques, figure la création de nouveaux génotypes plus performants et plus adaptés à la variation de l'environnement de production, qui passe incontestablement par l'amélioration génétique.

La présente étude est présentée en trois chapitres, le premier chapitre est une synthèse bibliographique sur des généralités sur la culture du blé dur, les facteurs abiotiques limitant sa production en Algérie et les possibilités d'amélioration génétique de blé dur. Le deuxième chapitre porte sur la connaissance du comportement génétique et du type d'action des gènes contrôlant les caractères morpho-physiologiques de blé dur sous conditions semi-arides, en utilisant la méthode d'analyse des générations de base. Le troisième chapitre consiste à analyser la variabilité phénotypique à l'intérieure des populations F2 et leurs parents, étudier les relations entre les performances des F2 et des parents, identifier des transgresseurs, et étudier le mode d'action des gènes impliquées dans le contrôle des différents caractères.

A partir des résultats de la présente investigation, on peut conclure, la présence d'une variabilité assez importante entre les six générations de base (P1, P2, F1, F2, BC1 et BC2) pour l'ensemble de variables analysées. En se basant sur le résultat des différences entre les parents croisés, on observe une meilleure divergence pour les écarts du contenu en chlorophylle, des dommages occasionnés à la membrane cellulaire, de la surface de la feuille étendard, de la biomasse aérienne, du poids des épis, du rendement en grains et du poids de 1000 grains, ce qui suggère la possibilité d'améliorer ces caractères dans la descendance des populations évaluées. La signification de l'effet d'hétérosis pour certaines variables révèle que ces caractères sont sous contrôle d'actions géniques génétique de nature non additive. L'étude des valeurs de la dépression hybride montre que seul le pourcentage de cellules endommagées possède une dépression hybride significative et de signe négatif suggérant que la F2 se montre plus tolérante en moyenne que la génération F1. Les coefficients de corrélations assez élevés présentent entre le rendement en grains, la biomasse aérienne, le nombre et le poids des épis et le nombre de grains par plante, les rendent d'un grand intérêt comme critères de sélection. La teneur relative en eau, le contenu en chlorophylle, le pourcentage de cellules endommagées, la

hauteur de la plante, la biomasse aérienne, le nombre d'épi, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épi et le rendement se distinguent par des valeurs élevées pour l'héritabilité au sens large ainsi que pour les valeurs de la réponse à la sélection. Cela indique que la sélection au cours des générations précoces serait probablement efficace pour ces caractères. La valeur prise par l'héritabilité au sens étroit est élevée pour le nombre de grains par épi et moyenne à faible pour les autres variables. Les valeurs du degré de dominance varient selon le caractère entre la dominance incomplète et la superdominance. Les résultats donnés par le coefficient F indiquent l'importance des allèles dominants dans l'hérédité de la durée de la phase végétative, le contenu en chlorophylle, les dommages occasionnés à la membrane cellulaire, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le nombre d'épi, le poids des épis, le nombre de grains par plante, le nombre de grains par épi le poids de 1000 grains, le rendement et l'indice de récolte et l'importance des allèles récessifs dans l'hérédité de la surface de la feuille étendue, la teneur relative en eau et la hauteur de la plante.

L'utilisation du modèle d'additivité-dominance à trois paramètres suggèrent que la variation notée chez les différentes variables étudiées est d'origine génétique suite à la signification du paramètre [m], mais ce modèle n'est pas conforme pour expliquer l'hérédité des caractères analysés, comme l'indique le test du  $X^2$  et les tests d'échelle A, B, C et D. Ce qui impose d'inclure les paramètres génétiques spécifiant la présence de l'épistasie en utilisant le modèle à 6 paramètres. L'analyse des résultats révèle que les 15 caractères analysés montrent la prépondérance de l'effet génique de dominance. Ceci indique que les gènes contrôlant la plupart des variables analysées sont dispersés chez les parents. On note également la présence d'une épistasie de type complémentaire pour le contenu en chlorophylle, et une épistasie de type duplicate pour le contrôle génétique de la durée de la phase végétative, la teneur relative en eau, la température du couvert végétal, la biomasse aérienne, le poids des épis, le nombre de grains par plante et le rendement en grains. Les résultats de cette recherche montrent que les caractères analysés expriment un comportement génétique complexe, de ce fait la sélection pour ces caractères doit être reportée et pratiquée sur des générations plus avancées telles que les F7 voire F8 et plus, pour bénéficier de la réduction de la variance de dominance pour ne laisser place qu'aux effets géniques additifs et que l'amplitude de la variabilité devient plus appréciable.

Les résultats de l'analyse des données des six populations F2 et de leurs parents révèlent la présence d'une variabilité importante à l'intérieur des populations de cette génération pour

la majorité des variables mesurées, suggérant les possibilités de sélection précoce ou tardive des caractères étudiés, à fin d'améliorer la productivité et l'adaptation du blé dur en zones semi-arides. Le contraste 'Parents vs F2' indique une différence significative entre les populations F2 et leurs lignées parentales, pour tous les caractères analysés, et elle est en faveur de la moyenne des populations F2, pour la hauteur, la biomasse aérienne, la longueur de l'épi, l'indice de récolte, le nombre d'épis, le nombre de grains par épi, le poids de mille grains, la teneur relative en eau et le rendement en grains. L'analyse comparée des performances des populations F2 et celles des parents montre la présence de transgresseurs au sein des F2 pour l'ensemble de caractères et que la sélection monocaractère inter-populations peut être pratiquée pour améliorer, la longueur de l'épi, le nombre de grains par épi et pour réduire la surface de la feuille étendard et le pourcentage de dommage cellulaire. Alors que la sélection monocaractère intra-famille F2 peut être conduite pour améliorer l'ensemble de caractères étudiés.

L'information sur le contrôle génétique des caractères quantitatifs éclaire sur le choix de la méthode de sélection à employer pour développer de nouvelles variétés plus performantes. La sélection précoce, dès la F2 voire la F3, est plus efficace pour des caractères sous contrôle génétique de nature additive, mais dans le cas des caractères sous contrôle génétique non additif, il est impératif de la retarder. Les résultats de l'écart entre la moyenne de la F2 et celle du parent moyen indiquent la présence d'action génique de nature additive pour la surface de la feuille étendard et la biomasse aérienne. Ceci suggère que la sélection précoce serait probablement efficace pour améliorer ces deux variables. En revanche, il faut la retarder pour améliorer les caractères comme le rendement en grain, la durée de la phase végétative, la hauteur de la plante, la longueur de l'épi, les nombres d'épis et de grains par épi, le poids de 1000 grains, l'indice de récolte, la teneur relative en eau et le pourcentage des dommages de la membrane cellulaire, qui se caractérisent par un déterminisme génétique complexe. L'analyse de la distance euclidienne entre les lignées parentales indique que les parents les plus distants, sur la base des variables mesurées, sont Benimestina et Ofanto, dont la descendance F2 figure parmi celles qui sont étudiées. Ces deux parents montrent une grande divergence pour le rendement en grains, le poids de 1000 grains, le nombre de grains par épi, l'indice de récolte et l'intégrité de la membrane cellulaire et à degré moindre la biomasse aérienne et la surface de la feuille étendard. Le choix de géniteurs à croiser joue un rôle primordial dans un efficient programme d'amélioration car les parents distants génétiquement produisent une descendance qui se caractérise par une grande variabilité, et montre une transgression importante. Les parents les plus ressemblants parmi ceux qui possèdent une descendance F2 sont Jordan

collection 86/Ahlal (N° 9) et Massara-01//Lahn/Ch12003 (N° 10). Cette distance ne montre pas de liaisons significatives que ce soit avec la variabilité ou les performances de la génération F2 pour les caractères mesurés. L'analyse des corrélations entre les performances des F2 et celles des parents suggère que pour améliorer la surface de la feuille étendard, la moyenne des parents croisés est un prédicteur de cette caractéristique. La moyenne du parent supérieur est un prédicteur des performances de la F2 pour la longueur de l'épi et la teneur relative en eau. Alors que la moyenne du parent inférieur est un prédicteur pour la longueur de l'épi de la génération F2.

Suite à la prépondérance des effets non additifs dans le contrôle génétique des caractères mesurés et analysés, en terme de perspectives, il est suggéré de réaliser des croisements biparentaux entre plantes F2. Cela permet d'augmenter la variabilité, et conduire la sélection jusqu'à l'obtention d'un matériel végétal plus homogène où la ségrégation est très faible, pour pouvoir exploiter la variance additive. Ces inter-croisements sont nécessaires pour briser les liaisons géniques indésirables, lorsqu'elles sont présentes. L'efficacité d'un programme d'amélioration dépend du choix adéquat des géniteurs à croiser, de ce fait les parents de bonnes valeurs propres et génétiquement divergents engendrent une descendance plus variable et offrant plus de possibilités de sélectionner des lignées transgressives suite à la présence de l'hétérosis. Mais lorsque le choix des parents devient difficile, il est souhaitable de réaliser un grand nombre de croisements puis choisir dans la descendance celles qui sont les meilleures.

Dans le contexte de l'analyse des générations de base, il est souhaitable dans un futur travail, d'élargir l'étude sur plusieurs croisements, ainsi d'appliquer l'étude de l'estimation des effets géniques sur d'autres caractères de tolérance aux stress abiotiques d'ordres, physiologiques et biochimiques liés au rendement en grain chez le blé.

***REFERENCES***  
***BIBLIOGRAPHIQUES***

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Abbassenne, F., Bouzerzour, H. et Hachemi, L. 1997. Phénologie et production du blé dur (*Triticum durum* Desf.) en zone semi-aride. *Ann Agron INA, El Harrach*, 18:24-36.
2. Abinasa, M., Ayana, A. and Bultosa, G. 2011. Genetic variability, heritability and trait associations in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum) genotypes. *African J. Agril. Res*, 6 (17): 3972 - 3979.
3. Acevedo, E., Conesa, A. P., Monneveux, P. and Srivastava, J. P. 1989. Physiology breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environments, *INRA Stat. Bioclimatologie*, 50-66.
4. Acquaah, G. 2007. Principals of Plant Genetics and Breeding. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
5. Adel, M. M. and Ali, E. A. 2013. Gene action and combining ability in a six parent diallel cross of wheat. *Asian J. Crop Sci*, 5(1): 14-23.
6. Ahmad, I., Mahmood, N., Khaliq, I. and Khan, N. (2016). Genetic analysis for five important morphological attributes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 26(3): 725-730.
7. Akbar, M., Saleem, M., Ashraf, M. Y., Hussin, H., Azhar, F. M. and Ahmad, R. 2009. Combining ability study for physiological and grain yield traits in maize at two temperature regimes. *Pak. J. Bot.* 41(4):1817-1829.
8. Akhtar, N. and Chowdhry, M. A. 2006. Genetic Analysis of Yield and Some other Quantitative Traits in Bread Wheat. *Inter J Agricul Biol*, 4: 523-527.
9. Akhtar, M., Cheema, M. S., Jamil, M. and Ali, L. 2006. Effect of time of sowing on some important characters of wheat, *Triticum aestivum* genotypes. *J. Agric. Res.* 44(4): 255-259.
10. Akram, Z., Ajmal, S. F. and Munir, M. 2008. Estimation of correlation coefficient among some yield parameters of wheat under rainfed conditions. *Pak. J. Bot*, 40(4): 1777-1781
11. Akram, Z., Ajmal, S. U., Khalid, S.K., Qureshi, R. and Zubair, M. 2011. Combining ability estimates of some yield and quality related traits in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Pak J Bot*, 43(1): 221-231.
12. Al-Azab, K. L. 2013. Improving wheat for drought tolerance by using hybridization and mutation breeding procedures. *PhD thesis* in Agricultural Sciences (Agronomy). Cairo University Egypt. 191 pages.
13. Ali, M. H. 2010. Fundamentals of Irrigation and On-farm Water Management, firsted, Springer publication, 560 pages.
14. Ali Dib, T. 1992. Contribution à l'étude de la tolérance à la sécheresse de blé dur. Etude de la diversité de caractères physiologiques d'adaptation. *Thèse de doctorat*, Montpellier, 196 pages.
15. Allard, R. W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Wiley & Sons, New York, University of California, Davis, Calif, p 50-98.
16. Amigues, J. P., Debaeke, B. I., Lemaire, G., Seguin, B., Tardieu, F. and Thomas, A. 2006. Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. *Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA (France)*, 72p.

17. Annerose, D. J. M. 1990. Recherches sur les mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse. Application au cas de l'arachide (*Arachis hypogea* L.) cultivée au Sénégal. *Thèse de doctorat en Sciences Naturelles*, Université Paris VII, 282 pages.
18. Annerose, D. J. M. et Cornaire, B. 1994. Approche physiologique de l'adaptation à la sécheresse des espèces cultivées pour l'amélioration de la production en zones sèches. In : Libbey J. (Ed.). *Bilan hydrique agricole et sécheresse en Afrique tropicale*. Eurotext, Paris, France: 137 - 150.
19. Annicchiarico, P., Bellah, F. and Chiari, T. 2005. Defining sub regions estimating benefits for a specific adaptation strategy by breeding programs: a case study. *Crop science*, 45: 1741 -1749.
20. Annicchiarico, P., Bellah, F. and Chiari, T. 2006. Repeatable genotype × locations interaction and its exploitation by conventional and GIS based cultivar recommendation for durum wheat in Algeria. *Eur. J. Agr*, 24: 70-81.
21. Ashraf, M., Ghafoor, A., Khan, N. A. and Yousaf, M. 2002. Path coefficient in wheat under rainfed conditions. *Pakistan J. Agric. Res*, 17 (1): 1 - 6.
22. Ashraf, M. and Foolad, M. R. 2007. Roles of glycinebetaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environ. Exp. Bot*, 59 (2) : 206–216.
23. Attia, F. 2007. Effet du stress hydrique sur le comportement écophysologique et la maturité phénolique de la vigne *Vitis vinifera* L : étude de cinq cépages autochtones de Midi-Pyrénées. *Thèse de Doctorat*, Institut national polytechnique de Toulouse. 194 pages.
24. Babita, M., Maheswari, M., Rao, L. M., Shanker, A. K. and Rao, D. G. 2010. Osmotic adjustment, drought tolerance and yield in castor (*Ricinus communis* L.) hybrids. *Environmental and Experimental Botany*, 69: 43-249
25. Bahlouli, F., Bouzerzour, H. et Benmahammed, A. 2001. Etude de la réponse à la sélection de la précocité chez l'orge (*Hordeum vulgare* L.) en zones semi-arides d'altitude. *Annales de l'Institut National Agronomique*, El-Harrach, Alger, 22: 1–25.
26. Bahlouli, F., Bouzerzour, H., Benmahammed, A. et Hassous, K. L. 2005. Selection of high yielding of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) under semi-arid conditions. *Journal of Agronomy*, 4 (4): 360-365.
27. Bahlouli, F., Bouzerzour, H. et Benmahammed, A. 2009. Etude des mécanismes de stabilité du rendement grain de quelques génotypes de blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous climat semi-aride. *Annales de la Faculté des Sciences et Sciences de l'Ingénieur*, 1(3) : 1-11.
28. Bajji, M., Lutts, S. and Kinet, J. M. 2001. Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf aging in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Sci*, 160: 669- 681.
29. Balzarini, M. S., Milligan, B. and Kang, M. S. 2002. Best linear unbiased prediction: a mixed-model approach in multi-environment trials. In: Kang MS (ed.), *Crop Improvement: challenges in the twenty-first century*, Haworth Press, Inc., New York.
30. Barkat, M. et Khalfallah, N. 2004. Comparaison morpho-physiologique de la descendance de six BC3, et de leurs géniteurs (six BC2 et quatre variétés parentales) de blé dur. *Sciences et technologie*, 22 : 57-61.

31. Barrs, H. 1968. Determination of water deficit in plant tissues. In: Water Deficit and Plant Growth. Koslowski T. *Academy Press*. New York. 235 -368.
32. Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A. and Pereira, A. 2016. Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5, F1000 Faculty Rev-1554.
33. Beche, E., Silva, C. L., Pagliosa, E. S., Capelin, M. A., Franke, J., Matei, G. and Benin, G. 2013. Hybrid Performance and Heterosis in Early Segregant Populations of Brazilian Spring Wheat. *Australian Journal of Crop Science*, 7: 51-57.
34. 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*, 09:17-24.
35. Belkharouch, H., Benbelkacem, A., Bouzerzour, H. et Benmahammed, A. 2015. Flag Leaf and Awns Ablation and Spike Shading Effects on Spike Yield and Kernel Weight of Durum Wheat (*Triticum turgidum* L. Var. *Durum*) Under Rainfed Conditions. *Advances in Environmental Biology*, 9: 184-191.
36. Benbelkacem, A. et Kellou, K. 2001. Évaluation du progrès génétique chez quelques variétés de blé dur (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) cultivées en Algérie. *Options méditerranéennes*, 6: 105-10.
37. Benbelkacem, A. 2014. The history of wheat breeding in Algeria. In: Porceddu, E. Domania, A. B. Qualset C. O. Proceedings of the international Symposium on Genetics and breeding of durum wheat. Bari: CIHEAM, Option Méditerranéennes: Série A, Séminaires Méditerranéens, 110: 363-370.
38. Benmahammed, A., Kermiche, A., Hassous, K. L., Djekoun, A. et Bouzerzour, H. 2003. Sélection multi-caractères pour améliorer le niveau de stabilité du rendement de l'orge (*Hordeum vulgare* –L.) en zone semi-aride. *Revue Sciences et Technologies*, 19: 98-103.
39. Benmahammed, A. 2005. Hétérosis, Transgression et efficacité de la sélection précoce et retardée de la biomasse du nombre d'épis et l'utilisation des indices chez l'orge (*Hordeum vulgare* L.). *Thèse doctorat d'Etat*. Université Mentouri- Constantine. 125 pages.
40. Benmahammed, A., Bouzerzour, H., Mekhlouf, A. et Benbelkacem, A. 2008. Variation de la teneur relative en eau, l'intégrité cellulaire, la biomasse et l'efficacité d'utilisation de l'eau des variétés de blé dur (*Triticum turgidum* L. var *durum*) conduites sous contraintes hydrique. *Recherche Agronomique, INRA*, 21: 37-47.
41. Benmahammed, A., Nouar, H., Haddad, L., Laala, Z., Oulmi, A. et Bouzerzour, H. 2010. Analyse de la stabilité des performances de rendement du blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous conditions semi-arides. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ*, 14: 177-186.
42. Ben Naceur, M., Nailly, M. et Selmi, M. 1999. Effet d'un déficit hydrique, survenant à différents stades de développement du blé, sur l'humidité du sol, la physiologie de la plante et sur les composantes du rendement. *MEDIT*, 2: 53-60.
43. Ben Salem, M., Boussen, H. et Slama, A. 1997. Évaluation de la résistance à la contrainte hydrique et calorique d'une collection de blé dur : recherche de paramètres précoces de sélection. Sixièmes Journées scientifiques du réseau Biotech.-Génie Génétique des plantes, Agence francophone pour l'enseignement supérieur et la recherche (AUPELF/UREF), Orsay. Sécheresse, 2: 75- 83.

44. Bertan I, 2005. Genetic distance as criterion for the choice of parents in wheat breeding programs (in Portuguese; English summary), *M.Sc. Diss.* Universidade Federal de Pelotas.
45. Bertan, I., Carvalho, F. I. F. and Oliveira, A. C. 2007. Parental selection strategies in plant breeding programs. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, v.10, p.211-222.
46. Bertan, I., Carvalho, F. I. F., Oliveira, A. C. and Benin, G. 2009. Morphological, pedigree, and molecular distances and their association with hybrid wheat performance. *Pesq. Agropec. Bas.* 44: 155-163.
47. Blum, A. 2016. Stress, strain, signaling, and adaptation—not just a matter of definition. *Journal of Experimental Botany*, 67: 562–565.
48. Blum, A. 2017. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant Cell and Environment*, 40 (1): 4-10.
49. Bhatt, G. M. 1972. Inheritance of heading date, plant height, and kernel weight in two spring wheat crosses. *Crop Sci*, 12:95-98.
50. Bogard, M, 2011. Analyse génétique et écophysiological de l'écart à la relation teneur en protéines - rendement en grains chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.).*Thèse*, Université Blaise Pascal, France : 193pages.
51. Bonjean, A. 2001. Histoire de la culture des céréales et en particulier celle de blé tendre (*Triticum aestivum* L.). *Dossier de l'environnement de l'INRA*, 21: 29-37.
52. 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 Res*, 41(3) : 173-178.
53. Bouzerzour, H., Djekoune, A., Benmahammed, A. et Hassous, L. 1998. Contribution de la biomasse aérienne, de l'indice de récolte et de la précocité au rendement de l'orge (*H. vulgare* L.) en zone semi-aride d'altitude, Méthodes et techniques. *Cahiers Agricultures*, 07 : 307 -17.
54. Bouzerzour, H., Benmahammed, A., Benkharbache, N. et Hassous, K. L. 2002. Contribution de la sélection à l'amélioration et à la stabilité des rendements de l'orge (*Hordeum vulgare* L.) dans l'étage bioclimatique semi-aride. *Revue Recherche Agronomique de l'INRA*, 10 : 45-58.
55. Bouzerzour H. and Benmahammed, A. 2009. Variation in early growth, canopy temperature, translocation and yield of four durum wheat (*Triticum durum* Desf.) genotypes under semi-arid conditions. *Dirassat Journal of Agricultural Sciences*, Jordan Univ, 5: 142-154.
56. Brancourt-Hulmel, M., Lecomte, C., Leleu, M., Bérard, P., Galic, N., Trouvé, B. et Sausseau, C. 1994. Sélection et stabilité du rendement chez le blé tendre d'hiver. *Agronomie, EDP Sciences*, 14 (9) : 611-625
57. Brink, M. et Belay, G. 2006. Ressources végétales de l'Afrique tropicale 1. Céréales et légumes secs. Fondation PROTA, Wageningen, Pays-Bas/Backhys Publishers, Leiden, Pays/Bas/CTA, Wageningen, Pays-Bas, 328 pages.
58. Calatayud, P. A., Garrec, J. P. et Michel, N. 2013. Adaptation des plantes aux stress environnementaux. In : Sauvion N. (ed.), Calatayud P A, Thiéry D, Marion-Pol F. Interactions insectes-plantes. Marseille (FRA) ; Versailles : IRD ; Quae, 229-245. ISBN 978-2-7099-1746-9.

59. Canterll, R. G. and Haro Arias, E. S. 1986. Selection for spikelet fertility in semidwarf durum wheat populations. *Crop Sci*, 26 : 691-693.
60. Carvalho, F. I. F., Silva, S. A., Kurek, A. J. and Marchioro, V. S. 2001. Estimates and implications of heritability as a selection strategy (in Portuguese). Pelotas, *Editora e gráfica da UFPel*.
61. Carvalho, F. I. F., Lorencetti, C., Marchioro, V.S. and Silva, S. A. 2003. Conducting populations in plant breeding (in Portuguese). Pelotas: *Editora e gráfica da UFPel*, 230 pages.
62. Carvalho, L. P., Lanza, M. A., Fallieri, J. and Santos, J. W. 2003. Genetic diversity analysis between accessions of cotton active germplasm bank (in Portuguese; English summary). *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 38 (10) : 1149-1155.
63. Cavalli, L. L. 1952. An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: *Quantitative Inheritance*. HMSO London. 135-144.
64. Chapman, S. R. and McNeal, F. H. 1971. Gene action for yield components and plant height in a spring wheat cross. *Crop Sci*. 11:384-386.
65. Charles, M. 2010. Évolution des génomes du blé (genres *Aegilops* et *Triticum*) au sein des Poaceae : Dynamique rapide de l'espace occupé par les éléments transposables et conservation relative des gènes. *Thèse doctorat en science*. Ecole Doctorale GAO : Des Génomes Aux Organismes. Université d'Évry-Val d'Essonne, 123 pages.
66. Chaves, M. M., Flexas, J. et Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103(4): 551–560.
67. Chen, H. et Jiang, J-G. 2010. Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity. *Environmental Reviews*, 18: 309–319.
68. 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.
69. Chennafi, H., Bouzerzour, H. et Saci, A. 2008b. Amélioration de l'agriculture pluviale en environnement semi-aride. In: *Proceedings du séminaire national sur les contraintes à la production du blé dur en Algérie*. Université Chlef, le 29 et 30 novembre 2008 : 62-68.
70. Cherfia, R. 2010. Etude de la variabilité morpho-physiologique et moléculaire d'une collection de blé dur algérien (*Triticum durum* Desf.). *Mémoire de Magister*, Université Mentouri, Constantine. 77 pages.
71. Clarke, J. M. and McCaig, T. N. 1982. Excised leaf water relation capability as an indicator of drought resistance of *Triticum* genotypes. *Can.J. Plant Sci*. V. 62: 571-577.
72. Clavel, D., Drame, N. K., Diop, N. D. et Zuily-Fodil, Y. 2005. Adaptation à la sécheresse et création variétale : le cas de l'arachide en zone sahélienne. Première partie : revue bibliographique. *OCL*, 13(3), 246–260.
73. Comstock, R. E. and Robinson, H. F. 1952. Estimation of the average dominance of genes. *Heterosis*. GOWEN. Iowa State University Press, Ames.. pp. 494–516.
74. Coors, J. G. and Pandey, S. 1999. *Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*. American Society of Agronomy Inc.; Madison.
75. Cowen, N. M and Frey, K. J. 1987. Relationship between genealogical distance and breeding behaviour in oats (*Avena sativa* L.). *Euphytica*, 36(2): 413-424.

76. Crossa, J., Fox, P. N., Pfeiffer, W. H., Rajaram, S. and Gauch, H. G. 1991. AMMI adjustment for statistical analysis of an international wheat yield trial. *Theor Appl Genet*, 81:27–37.
77. Cruz, C. D. and Regazzi, A. J. 1994. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Viçosa, UFV 390 pages.
78. Cukadar, B., Van Ginkel, M., Reeves, J., McNab, A. and Rajaram, S. 2001. Yield potential of bread wheat hybrids produced by Genesis. *Warren E. Kronstad Symposium*, 99 pages.
79. Dere, S. and Yildirim, M.B. 2006. Inheritance of grain yield per plant, flag leaf width and length in an 8 x 8 diallel cross population of bread wheat (*T. aestivum* L.). *Turk J. Agric*, 30: 339–345.
80. Djenadi, C. 2000. Etude comparative d'hybrides F2 de blé dur (*Triticum durum*) et leurs parents. *Recherche Agronomique. INRAA*, 6 : 77-85.
81. Dhanda, S. S. and Sethi, G. S. 1996. Genetics and interrelationships of grain yield and its related traits in bread wheat under irrigated and rainfed conditions. *Wheat Information Service*, 83: 19-27.
82. Dhanda, S. S. and Munjal, R. 2009. Cell membrane stability: Combining ability and gene effects under heat stress conditions. *J. Cereal Res. Commun.*, 37(3) : 409-417.
83. Djermoun, A. 2009. La production céréalière en Algérie : Les principales caractéristiques. *Nature et technologie*, 1 :45-53.
84. Dorri, P., Khorasani, S. K. and Shahrokhi, M. 2014. Generation means analysis. A case study of variance components in KSC 500 generations of maize (*Zea mays* L.). *International Research Journal of Applied and Basic Sciences*, 8(2) : 194-200.
85. Doussinault, G., Pavoine, M. T., Jaudeau, B. et Jahaier, J. 2001. Evolution de la variabilité génétique chez le blé. *Dossier de l'environnement de l'INRA*, 21:91-103.
86. Dubcovsky, J. et Dvorak, J. 2007. Genome plasticity a key factor in the success of polyploidy wheat under domestication. *Science*, 316: 1862-1866.
87. Dvojković, K., Drezner, G., Selovi, N. D., Lali, A., Evi, J. K., Babi, D. and Bari M. 2010. Estimation of some genetic parameters through generation mean analysis in two winter wheat crosses. *Periodicum Biologorum*, 112:247-251.
88. ElBasyoni, I., Saadalla, M., Baenziger, S., Bockelman, H. and Morsy, S. 2017. Cell Membrane Stability and Association Mapping for Drought and Heat Tolerance in a Worldwide Wheat Collection. *Sustainability*, 9(9): 1606.
89. El Hafid, L. et Belabed, A. 1994. Relation entre la résistance membranaire et la composition en lipides foliaires sous l'effet d'un stress hydrique chez deux variétés de soja. *Actes Inst. Agr. Vét*, 14(4): 41-46.
90. El Jaafari, S. 2000. Durum wheat breeding for abiotic stresses resistance: Defining physiological traits and criteria. *Option méditerranéenne*, 40 : 251-256.
91. El Midaoui, M., Benbella, M., Aït Houssa, A., Ibriz, M. et Talouizte, A. 2007. Contribution à l'étude de quelques mécanismes d'adaptation à la salinité chez le tournesol cultivé (*Helianthus annuus* L.). *Revue HTE*, 136 : 29-34.
92. Erkul, A., Unay, A. and Konak, C. 2010. Inheritance of yield and yield components in a bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cross. *Turkish J. Field Crops*. 15 :2. 137-140.

93. Fahmi, F., Tahrouch, S., Bouzoubâa, Z. et Hatimi, A. 2011. Effet de l'aridité sur la biochimie et la physiologie d'*argania spinosa*. Actes du Premier Congrès International de l'Arganier, Agadir, pp. 299-308.
94. Falconer, D. S. 1982. Introduction to Quantitative Genetics. Population Genetics, 2nd edn, 340 London and New York: Longmans.
95. Falconer, D. S. and MacKay, T. F. 1996. Introduction to quantitative genetics. Harlow, U. K. Longman. 464 pages.
96. Fang, Y. and Xiong, L. 2015. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cellular and Molecular Life Science*. 72:673-689.
97. FAO. 2016. Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture. [www.fao.org](http://www.fao.org).
98. Faris, J. D. 2014. Wheat domestication: Key to agricultural revolutions past and future. In: Tuberosa, R., Graner, A., Frison, E., editors. Genomics of Plant Genetic Resources. Volume 1. Managing, Sequencing and Mining Genetic Resources. Springer. 439-464.
99. 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.
100. Farshadfar, E., Hasheminasab, H. and Yaghotipoor, A. 2012. Estimation of Combining Ability and Gene Action for Improvement Drought Tolerance in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) Using GGE Biplot Techniques. *Journal of Agricultural Science*; 4(9): 1-10.
101. Fasahat, P., Rajabi, A., Rad, J. M. and Derera, J. 2016. Principles and Utilization of Combining Ability in Plant Breeding. *Biom Biostat Int J*, 4(1) : 1-24.
102. Fatehi, F., Behamta, M.R. and Zali, A. A. 2008. Genetic analysis of quantitative traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). Proceeding of the XI International Wheat Genetics Symposium Proceedings: 1-3.
103. Feillet, P. 2000. Le grain de blé : composition et utilisation. INRA. Paris.
104. Felício, J. C., Camargo, C. E. O., Germani, R. and Magno, C. P. R. S. 1998. Environment and genotype interaction on the grain yield and technological quality of wheat in the state of São Paulo, Brazil. *Bragantia*, 57: 149-161.
105. Fellah, A., Bouzerzour, H., Benmahammed, A. et Djekoun, A. 2002. Sélection pour améliorer la tolérance aux stress abiotiques chez le blé dur (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Actes de l'IAV*, Hassan II (Maroc), 22: 161-170.
106. 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 pages.
107. Fellahi, Z., Hannachi, A., Chennafi, H., Makhoulf, M. et Bouzerzour, H. 2013. 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.
108. Fellahi, Z., Hannachi, A., Bouzerzour, H. and Boutekrab, 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: 9.

109. Fellahi, Z., Hannachi, A., Guendouz, A., Bouzerzour, H. and Boutekrabt, A. 2013d. Genetic variability, heritability and association studies in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Elec. J. Plant Breed*, 4(2): 1161-1166.
110. Fellahi, Z., Hannachi, A., Bouzerzour, H. and Benbelkacem, A. 2016. Genetic control of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) traits. *Songklanakarín J. Sci.Technol*, 38 (1): 91-97.
111. Fellahi, Z. 2017. 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. *Thèse doctorat en sciences*, Université Ferhat Abbas-Sétif1, 226 pages.
112. Fellahi, Z., Hannachi, A., Bouzerzour, H., Dreisigacker, S., Yahyaoui, A. et Sehgal, D. 2017. Genetic analysis of morpho-physiological traits and yield components in F2 partial diallel crosses of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Rev.Fac.Nac.Agron.* 70(3): 8237-8250.
113. Feng, B., Liu, P., Li, G., Dong, S. T., Wang, F. H., Kong, L. A. and Zhan, J. W. 2014. Effect of heat stress on the photosynthetic characteristics in flag leaves at the grain-filling stage of different heat-resistant winter wheat varieties. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200: 143–155.
114. Ferrari, E. D., Ferreira, V. A., Grassi, E. M., Picca, A. M. T. and Paccapelo, H. A. 2018. Genetic parameters estimation in quantitative traits of a cross of triticale (x *Triticosecale* Wittmark.). *Open Agriculture*, 3(1): 25–31.
115. Finlay, K. W. and Wilkinson, G. H. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Aust. J. Agric. Res*, 14: 742-54.
116. Flachenecker, C., Frisch, M., Falke, K. C. and Melchinger, A. E. 2006. Trends in population parameters and best linear unbiased prediction of progeny performance in a European F2 maize population under modified recurrent full-sib selection. *Theor. Appl. Genet*, 112: 483-491.
117. Frankel, R. 1983. Heterosis: Reappraisal of theory and practice. Springer-Verlag, Berlin.
118. Gallais, A. 2009. Hétérosis et Variétés Hybrides en Amélioration des Plantes. Quae: Versailles, France. 376 pages.
119. 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.
120. Gaynor, R. C. 2010. Quantitative trait loci mapping of yield, its related traits, and spike morphology factors in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Master of Science thesis*. Oregon State University, 73 pages.
121. Ghaderi, A., Adams, M, W. and Nassib, A. M. 1984. Relationship between genetic distance and heterosis for yield and morphologica traits in dry edible bean and fana bean. *Crop Science*, 24:37-42.
122. Gill, B. S., Appels, R., Botha-Oberholster, A. M., Buell, C. R., Bennetzen, J. L., Chalhoub, B., Chumley, F., Dvorák, J., Iwanaga, M. and Keller, B. 2004. A workshop report on wheat genome sequencing. *Genetics*, 168 (2):1087–1096.
123. Ginkel M. V. and, Ortiz, R. 2018. Cross the best with the best, and select the best: HELP in breeding selfing crops. *Crop Science*, 58 : 1–14.

124. Grieu, P., Maury, P., Debaeke, P. et Sarrafi, A. 2008. Améliorer la tolérance à la sécheresse du tournesol : apports de l'écophysiologie et de la génétique, *Innovation Agronomique*, 2 : 37-51.
125. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463-493.
126. 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 × 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.
127. Haddad, L. 2017. Analyses AMMI et GGE de l'interaction génotype x milieux du blé dur (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) et identification des facteurs explicatifs de l'interaction. *Thèse de doctorat en sciences*, Université Sétif 1, 183 pages.
128. Hamadache, A., Abdellaoui, Z. et Aknine, M. 2002. Facteurs agrotechniques d'amélioration de la productivité du blé dur en Algérie. Cas de la zone sub-humide. *Recherche agronomique. INRAA*, 10 :5-18.
129. Hamdi, A. 1992. Heritability and combining ability of root characters in lentil (*Lens culinaris* Medik), *Egyptian J. Agric. Res.*, 70 (1): 247 - 255.
130. Hamli, S., Bouzerzour, H., Benmahammed, A., Oulmi, A., Kadi, K. et Addad, D. 2015. Déterminisme génétique des caractères morphophysiologiques liés au rendement chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) en zone semi-aride des hauts plateaux Sétifiens, Algérie. *European Scientific Journal*, 12: 146-160.
131. Hamli, S. 2015. Étude de la tolérance du blé dur (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) au choc thermique : criblage des plantules et déterminisme génétique de la tolérance. *Thèse de doctorat en sciences*, Université Ferhat Abbas Sétif, 116 pages.
132. Hammad, G., Kashif, M., Munawar, M., Ijaz, U., Muzaffar, M., Raza, M. M., Saleem, M. et Abdullah, M. 2013. Genetic analysis of quantitative yield related traits in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *American-Eurasian J Agric Environ Sci*, 13(9):1239–1245.
133. Hammer O., Harper, D. A. T. and Ryan, P. D. 2001. PAST. Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1-9.
134. 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.
135. 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.
136. Hannachi, A., Fellahi, Z. et Bouzerzour, H. 2016. Analyse diallèle des caractères associés à l'adaptation du blé dur. Editions universitaire Europeene.
137. Hannachi, A. 2017. Aptitude à la combinaison, sélection mono et multi caractères et adaptabilité du blé dur (*Triticum durum* Desf.) aux conditions semi-arides. *Thèse doctorat en sciences*, Université Ferhat Abbas-Sétif1, 178 pages.

138. Hannachi, A., Fellahi, Z., Rabti B., Guendouz, A. & Bouzerzour, H. 2017. Combining ability and gene action estimates for some yield attributes in durum wheat (*Triticum Turgidum* L. var. *durum*). *J. Fundam. Appl. Sci*, 9(3): 1519-1534.
139. Halloran, G. M., Knight, R., McWhiter, K. S., and Sparrow, D. H. B. 1979. Plant Breeding (Ed. R. Knight). Poly-Graphic Pty. Ltd. 62 pages.
140. Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M., Roychowdhury, R. and Fujita, M. 2013. Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14:9643-9684.
141. Havaux, M., Ernez, M. et Lannoye, R. 1988. Sélection de variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) et de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) adaptées à la sécheresse par la mesure de l'extinction de la fluorescence de la chlorophylle in vivo. *Agronomie*, 8: 193–199.
142. Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M. N., Wani, A. S., Pichtel, J. and Ahmad, A. 2012. Role of proline under changing environments. *Plant Signaling and Behavior*, 7(11): 1456–1466, 2012.
143. Hayman, B. I. and Mather, K. 1955. The description of genic interaction in continuous variation. *Biometrics*, 11: 69–82.
144. Hayman, B. I. 1958. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity*, 12: 371-390.
145. Hays, D. B., Do, J. H., Mason, R. E., Morgan, G. and Finlayson, S. A. 2007. Heat stress induced ethylene production in developing wheat grains induces kernel abortion and increased maturation in a susceptible cultivar. *Plant Sci*, 172: 1113–1123.
146. Hemantaranjan, A., Bhanu, A. N., Singh, M. N., Yadav, D. K. and Patel, P. K. 2014. Heat stress responses and thermotolerance. *Advances in Plants Agriculture Research*, 1(3):1–10.
147. He-Zhong, H. 1991. An investigation of the relationship between F1-potency and the measure of genetic distance among wheat lines. *Euphytica*, 58: 165-170.
148. Hopkins, W. G. 2003. Physiologie végétale. 2ème édition. De Boeck, Bruscelles: 61-476.
149. Houasli, C., Nasserlhaq, N., Elbouhmadi, K., Mahboub, S. et Sripada, U. 2014. Effet du stress hydrique sur les critères physiologiques et biochimiques chez neuf génotypes de pois chiche (*Cicer arietinum* L.). *Nature and Technology*. 11: 8-16.
150. <https://sites.google.com/site/tnaustat>.
151. Iftikhar, R., Khaliq, I., Ijaz, M., Rashid, M. A. 2012. Association Analysis of Grain Yield and its Components in Spring Wheat (*Triticum aestivum* L.). *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci*. 12 (3): 389–392.
152. IGC: International Grains Council. 2017. <https://www.igc.int/>.
153. Inamullah, H., Ahmad, F., Mohammad, S., Din, G. Hassan. and Gul, R. 2006. Diallel analysis of the inheritance pattern of agronomic traits of Bread wheat. *Pak. J. Bot.*, 38(4): 1169-1175.
154. Jinks, J. L. and Jones, Z. M. 1958. Estimation of the components of heterosis. *Genetics*, 43:223–234.

155. Kabir, M., Akpa, G. N., Nwagu, B. I. and Adeyinka, I. A. 2011. Estimates of general and specific combining abilities for litter traits in 3x3 diallel crossing of rabbits Proc. 36th Annual Conf. Nigerian Society for Animal Production (NSAP), Abuja, Nigeria 39–41.
156. Kabir, M., Akpa, G. N., Nwagu, B. I. and Adeyinka, I. A. 2012. Estimating Additive and Dominance Variance for Litter Traits in Purebred California White Kits Using Different Models. *Nigerian Veterinary Journal*, 33(2): 448–454.
157. Kabir, M., Akpa, G. N., Nwagu, B. I., Adeyinka, I. A., Shehu, D. M., Galadima, M. A. and Yahaya, H. K. 2014. General combining ability (GCA), specific combining ability (SCA) and reciprocal effects on average daily gain in body weights at various ages of rabbit in northern guinea savannah zone of Nigeria, IOSR. *Journal of Agriculture and Veterinary Science (IOSR-JAVS)*, 7(4): 48–51.
158. Kabir, M. L., Hasanuzzaman, M., Rabby, M. K., Haque, M.R. and Rahman, M. W. 2015. Selection of parents for hybridization in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Int. J. Agri. & Agri. R*, 7 (3): 76-84.
159. 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: 30-40.
160. Kadi, Z. 2012. Sélection de l'orge (*Hordeum vulgare* L.) pour la tolérance aux stress abiotiques. *Thèse de doctorat en sciences*, Faculté des sciences de la vie et de la nature, université Ferhat Abbas Sétif-1, 126 pages.
161. Kameli, A. and Losel, D. M. 1995. Contribution of carbohydrates and other solutes to osmotic adjustment in wheat leaves under water stress. *J. Plant Physiol*, 145: 363-366.
162. Kandic, V., Dodig, D., Jovic, M., Nikolic, B. and Prodanovic, S. 2009. The importance of physiological traits in wheat breeding under irrigation and drought stress. *Genetika*, 41(1) :11-20.
163. Kara, Y. et Bellkhiri, C. 2011. Etude des caractères d'adaptation au déficit hydrique de quelques variétés de blé dur et d'espèces sauvages apparentées : intérêt potentiel de ces variétés pour l'amélioration de la production. *Courrier du Savoir*, 11 : 119-126.
164. Kaukab, S., Saeed, M. S. et Rehman, A. U. 2014. Genetic Analysis for Yield and Some Yield Traits in Spring Wheat. *Universal Journal of Agricultural Research*, 2: 272 – 277.
165. Kearsey, M. J and. Pooni, H. S. 1996. The genetical analysis of quantitative traits. Chapman and Hall, London. 396 p.
166. Khan, M. I., Khattak, G. S. S., Khan, A. J., Sunhan, F., Mohammad, T. and Ali, A. Genetic control of flag leaf area in wheat (*Triticum aestivum*) crosses. 2012. *African Journal of Agricultural Research*, 7(27): 3978-3990.
167. Khan, N. and Naqvi, F.N. 2013. Correlation and Path Coefficient Analysis in Wheat Genotypes under Irrigated and Non-Irrigated Conditions. *Bangladesh J. Agril. Res*, 38(3): 515-521.
168. Khayatnezhad, M., Zaefizadeh, M., Gholamin, R. and Jamaati-e-Somarin, S. 2010. Study of genetic diversity and path analysis for yield in durum wheat genotypes under water and dry conditions. *World Applied Sciences Journal*, 9(6): 655-665.
169. Khodadadi, M., Fotokian, M. H. et Miransari, M. 2011. Genetic Diversity of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes Based on Cluster and Principal Component Analyses for Breeding Strategies. *Australian Journal of Crop Science*, 5(1): 17-24.

170. Kiani, G., Nematzadeh, G. A., Kazemitabar, S. K. and Alishah, O. 2007. Combining ability in cotton cultivars for agronomic traits. *Int'l. J. Agric. Biol*, 9 : 521-2.
171. Kirouani, A., Henkrar, F., Udupa S. M., Boukhalfoun, L. and Bouzerzour H. 2018. Genetic diversity in Algerian durum wheat varieties (*Triticum turgidum* L var. *durum*) using microsatellite markers. *Biosci. J, Uberlândia*, 34(6): 1575-1583.
172. Kirigwi, F. M., Van Ginkel, M., Trethowan, R., Sears, R. G., Rajaram, S. and Paulsen, G. M. 2004. Evaluation of selection strategies for wheat adaptation across water regimes. *Euphytica*, 135: 361–371.
173. Kumar, G., Singh, A. K., Barfa, D., Karthik, D., Kumar, P. and kushwah, M. K. 2017. Generation mean analysis for grain yield and its contributing traits in pearl millet (*Pennisetum Glaucum* L.). *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 6(8): 355-360.
174. Kushiro, T., Okamoto, M., Nakabayashi, K., Yamagishi, K., Kitamura, S., Asami, T., Hirai, N., Koshiba, T., Kamiya, Y. and Nambara, E. 2004. The Arabidopsis cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8'-hydroxylases: Key enzymes in ABA catabolism. *EMBO J*, 23, 1647–1656.
175. 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. *Annale de la Faculté des sciences et Sciences de l'Ingénieur* (Univ Ouargla), 4 : 56-69.
176. Laala, Z., Benmahammed, A., Oulmi, A., Fellahi, Z. and Bouzerzour, H. 2017. Response to F3 Selection for Grain Yield in Durum Wheat [*Triticum turgidum* (L.) Thell. ssp. *Turgidum* conv. *durum* (Desf.) Mac Key] under South Mediterranean Conditions. *Annual Research & Review in Biology*. 21(2): 1-11.
177. 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*, 2015 :7.
178. Laffray, D. et Louguet, P. 1991. Physiologie des arbres et des arbustes en zones arides et semi-arides : L'appareil stomatique et la résistance à la sécheresse chez les végétaux ligneux. Groupe d'étude de l'arbre, Paris, pp. 21-46.
179. Lahmar, R. et Bouzerzour, H. 2010. Du mulch terreux au mulch organique. Revisiter le dry-farming pour assurer une transition vers l'agriculture durable dans les Hautes Plaines Sétifiennes. Actes des IVièmes RMSD, Setif, 3-5 mai 2010. *Recherches Agronomiques, INRAA*, N° spécial : 48-58.
180. Law, C. N., Snape, J. W. and Worland A. J. 1978. The genetical relationship between height and yield in wheat. *Heredity*, 40: 133–151.
181. Learnmore, M., Hussein, S., Ernest, D., Mark, D. L. and Toi, J. T. 2016. Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies.
182. Lefi, E., Gulias, J., Cifre, J., Ben Yones, M. and Medrano, H. 2004. Drought effects on the dynamics of leaf production and senescence in field-grown *Medicago arborea* and *Medicago citrina*. *Ann.Appl. Biol*, 144: 176 -196.
183. Lefort-Buson, M., Hebert, Y. et Damerval, C. 1988. Les outils d'évaluation de la diversité génétique et phénotypique. *Agronomie, EDP Sciences*, 8 (3): 173-178.

184. Lemcoff, J. H., Guarnaschelli, A. B., Garau, A. M., Bascialli, M. E. and Ghera C. M. 1994. Osmotic adjustment and its use as a selection criterion in Eucalyptus seedlings. *Canad. J. Forest Res.* 24(12) : 2404–2408.
185. Leung, J., Valon, C., Moreau, B., Boeglin, M., Lefoulon, C., Joshi-Saha, A. et Chérel, I. 2012. Mécanisme moléculaire d'action de l'acide abscissique en réponse à la sécheresse chez les végétaux. *Société de Biologie de Paris*, 206 (4), 301–312.
186. Levitt, J. 1982. Responses of plants to environmental stress. *Acad. Press*, N.Y., USA, 607 pages.
187. Levy, A. A. and Feldman, M. 2002. The impact of polyploidy on grass genome evolution. *Plant Physiol*, 130: 1587-1593.
188. Liu, H., Searle, I. R., Mather, D. E., Able, A. J. and Able, J. A. 2015. Morphological, physiological and yield responses of durum wheat to pre-anthesis water deficit stress are genotype-dependent. *Crop Pasture Sci*, 66:1024–1038
189. Ljubičić, N., Petrović, S., Dimitrijević, M. and Hristov, N. 2017. Gene actions involved in the inheritance of yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 28(7): 477-84.
190. Lstiburek, M., Mullin, T. J., Mackay, T. F. C., Huber, D. and Li, B. 2005. Positive assortative mating with family size as a function of predicted parental breeding values. *Genetics*, 171: 1311-1320.
191. MADR. 2018. Annuaire statistiques du Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural.
192. Magda, E. and Abd El-Rahman, A. B. 2013 Estimation of Some Genetic Parameters through Generation Mean Analysis in Three Bread Wheat Crosses. *Alex Journal of Agriculture Research*, 58 (3): 183-195.
193. Mahpara, S., Hussain, S. T., Iqbal, J., Rasool, I., Noorka. and Salman, S. 2018. Analysis of generation means for some metric plant traits in two wheat (*Triticum aestivum* L.) hybrids. *Pure and Applied Biology*, 7 (1): 93-102.
194. Martin, S. K. and Gerald, I. O. 2002. Comparison of Three Procedures for Early Generation Testing of Soybean. *Crop Sci*, 42:705-709.
195. Mansouri, A., Oudjehih, B., Benbelkacem, A., Fellahi, Z. et Bouzerzour, H. 2018. Variation and Relationships among Agronomic Traits in Durum Wheat [*Triticum turgidum* (L.) Thell. ssp. *turgidum* conv. *durum* (Desf.) MacKey] under South Mediterranean Growth Conditions: Stepwise and Path Analyses. *International Journal of Agronomy*, 2018: 11.
196. Mather, K., 1949. Biometrical Genetics. Methuen & Co. Ltd. London. 159 pages.
197. Mather, S. K. and Jinks, J. L. 1971. Biometrical genetics, 2nd ed. New York, Cornell University Press. 382 pages.
198. Mather, K. and Jinks, J. L. 1982. Biometrical Genetics, 3rd Ed. Chapman and Hall, London.
199. Mathur, S. et Jajoo, A. 2013. Effects of Heat Stress on Growth and Crop Yield of Wheat (*Triticum aestivum*). In: Ahmad P., Wani M. (eds) Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environment. *Springer*, New York, NY. 163-191.

200. Maury, P., Langlade, N., Grieu, P., Rengel, D., Sarrafi, A., Debaeke, P. et Vincourt, P. 2011. Ecophysiologie et génétique de la tolérance à la sécheresse chez le tournesol. *Innovations Agronomiques*, 14: 123-138.
201. Mazouz, L. et Bouzerzour, H. 2017. Etude de la contribution des paramètres phéno-morphologiques dans la sélection du blé dur (*Triticum durum* Desf.) dans le climat semi-aride. *Revue des sciences et de la Technologie*, 35 : 45-58.
202. McVetty, P. B. E. and Evans L. E. 1980. Breeding Methodology in Wheat. II. Productivity, Harvest Index, and Height Measured on F2 Spaced Plants for Yield Selection in Spring Wheat. *Crop Science*, 20 (5): 587-589.
203. Megherbi, A., Mehdadi, Z., Toumi, F., Moueddene, K. and Bouadjra, S. E. B. 2012. Tolérance à la sécheresse du blé dur (*Triticum durum* Desf.) et identification des paramètres morphophysiologiques d'adaptation dans la région de Sidi Bel-Abbès (Algérie occidentale), *Acta Botanica Gallica*, 159 (1) : 137-143.
204. Mekhlouf, A., Dehbi, F., Hannachi, A. et Harbi, M. 2012. Réponses du blé dur (*Triticum durum* Desf.) aux basses températures en relations avec la capacité de production. *Revue Agriculture*, 3: 13-23.
205. Menad, A., Meziani, N., Bouzerzour, H. et Benmahammed, A. 2011. Analyse de l'interaction génotype x milieux du rendement de l'orge (*Hordeum Vulgare* L.) : application des modèles AMMI et la régression Conjointe. *Nature & Technologie*, 5 : 99-106.
206. Meziani, N., Bouzerzour, H., Benmahammed, A., Menad A. et Benbelkacem, A. 2011. Performance And Adaptation of Barley Genotypes (*Hordeum Vulgare* L.) to Diverse Locations. *Advances in Environmental Biology*, 5(7): 1465-1472.
207. Milligan, S. B., Balzarini, M. and White, W. H. 2003. Broad-sense heritabilities, genetic correlations, and selection indices for sugarcane borer resistance and their relation to yield loss. *Crop Sci.* 43: 1729-1735.
208. Mirbahar, A. A., Markhand, G. S., Mahar, A. R., Abro, S. A. et kanhar, N. A. 2009. Effect of water stress on yield and yield Components of wheat (*Triticum aestivum* l.) Varieties. *pak. J. Bot*, 41(3): 1303-1310.
209. Moayedi, A. A., Boyce, A. N. and Barakbah, S. S. 2010. The performance of durum and bread wheat genotypes associated with yield and yield component under different water deficit conditions. *Aust. J. Basic Appl. Sci*, 4(1) : 106 - 113.
210. Mohammadi, R., Roostaei, M., Ansari, Y., Aghaee, M. and Amri, A. 2010. Relationships of phenotypic stability measures for genotypes of three cereal crops. *Can. J. Plant Sci.* 90: 819-830.
211. Monneveux, D. et Depigny-This. 1995. Intégration des approches physiologiques, génétiques et moléculaires pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse chez les céréales. In : Quel avenir pour l'amélioration des plantes ? Ed. AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. Paris. pp: 149-163.
212. Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Plant Physiol*, 35: 299-319.
213. Morgan, L. M. 1991. A gene controlling differences in osmoregulation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol*, 18: 249-257

214. Nalam, V. J., Vales, M. I., Watson, C. J., Kianian, S. F. and Riera-Lizarazu, O. 2006. Map-based analysis of genes affecting the brittle rachis character in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). *Theor Appl Genet*, 112(2):373–381.
215. Nazco, R., Villegas, D., Ammar, K., Pena, R. J., Moragues, M. and Royo, C. 2012. Can Mediterranean durum wheat landraces contribute to improved grain quality attributes in modern cultivars? *Euphytica*, 185: 1-17.
216. Nevo, E., Korol, A.B., Beiles, A. and Fahima, T. 2002. Evolution of Wild Emmer and Wheat Improvement: Population Genetics, Genetic Resources, and Genome Organization of Wheat's Progenitor, *Triticum dicoccoides*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
217. Nezhadahmadi, A., Prodhan, Z. H. and Faruq, G. 2013. Drought tolerance in wheat. *Scientific World Journal*, 2013:12.
218. Noorka, I. R., Batool, A., Rauf, S., Teixeira da Silva, J. A. and Ashraf, E. 2013. Estimation of heterosis in Wheat (*Triticum aestivum* L.) under contrasting water regimes. *International Journal of Plant Breeding*, 7(1) :55-60.
219. Nouar, H., Haddad, L., Laala, Z., Oulmi, L., Zerargui, H., Benmahammed, A. et Bouzerzour, H. 2010. Performances comparées des variétés de blé dur : Mohammed Ben Bachir, Waha et Boussalam dans la wilaya de Sétif. *Céréaliculture*, 54: 23-29.
220. Nouar, H. 2015. Contribution à l'étude de l'interaction génotype-environnements du blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous climat méditerranéen : Application des modèles de la régression conjointe et de l'AMMI. *Thèse de doctorat sciences*, Université de Sétif -1, 140 pages.
221. Nouri, A., Etminan, A. J., Teixeira da Silva, J. A. 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.
222. Novoselovic, D., Marijana, B., Drezner, G., Gunjaca, J. and Lalic, A. 2004. Quantitative inheritance of some wheat plant traits. *Genetics and Molecular Biology*, 27 (1): 92- 98.
223. Olfati, J. A., Samizadeh, H., Rabiei, B. and Peyvast, G. 2012. Griffing's methods comparison for general and specific combining ability in cucumber. *The Scientific World Journal*, 2012 (2): 524873.
224. Onaga, G. and Wydra, K. 2016. Advances in plant tolerance to biotic stresses, in *Plant Genomics*, ed I. Y. Abdurakhmonov (InTech), 168–228.
225. ONFAA, 2016. Bilan du commerce extérieur Algérien des céréales 2016. [www.Onfaa.inraa.dz](http://www.Onfaa.inraa.dz).
226. Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K. et Tran, L. P. 2014. Response of plants to water stress. *Front Plant Sci*, 5:1-8.
227. Ottaviano, E., Gorla, M. S, Pe, E. and Frova, C. 1991. Molecular markers (RFLPs and HSPs) for the genetic dissection of thermotolerance in maize. *Theor Appl Genet*, 81 (6): 713-719.
228. Oulmi, A., Salmi, M., Laala, Z., Fellahi, Z., Adjabi, A., Rabti, A., Benmahammed, A. 2016. Morpho-physiological variability studies in F6 populations of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) evaluated under semi-arid Mediterranean conditions. *Adv. Environ. Biol*, 10 (3) :161-170.

229. Oury, F. X., Brabant, P. and Pluchard, P. 2000. Predicting hybrid value in bread wheat: biometric modeling based on a "top – cross" design. *Theor Appl. Genet*, 100: 96 –104.
230. Parcevaux, S. De. et Huber, L. 2007. Bioclimatologie. Concepts et applications. Editions Quae, 336 p. 978-2-7592-0047.
231. Patel, S. P., Bharodia, P. S., Kakade, D. K. 2010. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *International Journal of Agricultural Sciences*, 6(1): 135-137.
232. Picard, B., Branlard, G., Oury, F. X., Bérard, P. et Rousset, M. 1992. Étude de la diversité génétique du blé tendre. II. Application à la prédiction de l'hétérosis. *Agronomie, EDP Sciences*, 12 (9) : 683-690.
233. Piepho, H. P. and Williams, E. R. 2006. A comparison of experimental designs for selection in breeding trials with nested treatment structure. *Theor. Appl. Genet.* 113: 1505-1513.
234. Prasad, P. V. V., Staggenborg, S. A. and Ristic, Z. 2008. Impacts of Drought and/or Heat Stress on Physiological, Developmental, Growth, and Yield Processes of Crop Plants. In: L.R. Ahuja, V.R. Reddy, S.A. Saseendran, Q. Yu, editors, Response of Crops to Limited Water: Understanding and Modeling Water Stress Effects on Plant Growth Processes, Adv. Agric. Syst. Model. 1. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, 301-355.
235. Qabil, N. 2017. Genetic analysis of yield and its attributes in wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal irrigation and drought stress conditions. *Egypt. J. Agron*, 39(3): 337-356.
236. Rad, M. R. N., Kadir, M. A., Rafii, M. Y., Jaafar H. Z. E. and Danaee, M. 2013. Gene action for physiological parameters and use of relative water content (RWC) for selection of tolerant and high yield genotypes in F2 population of wheat. *Aus. J. Crop Sci*, 7(3): 407-413.
237. Ranieri, R. 2015. Geography of the durum wheat crop. *Pastaria Int*, 6 : 24–36.
238. Rastoin, J.L. et Benabderrazik, E.L. 2014. Céréales et oléagineux au Maghreb. Document de l'Institut de prospective économique du monde méditerranéen (Ipemed). 136 pages.
239. Reynolds, M. P., Mujeeb-Kazi, A. and Sawkins. M. 2005. Prospects for utilizing plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity prone environments. *Ann. Appl. Biol*, 146: 239–259.
240. Richards, R. A., Rebetzke, G. J., Herwardlen, V., Dugganb, B. L. and Condon, A. G. 1997. Improving dryland yield in rainfed environments through physiological plant breeding. *Dryland agriculture*, 362: 254 - 266.
241. 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 in temperate cereals. *Crop Sci*, 42: 111–121.
242. Roy, B. et Basu, A. K. 2009. Abiotic stress tolerance in crop plant. New India Publishing, 544 pages.
243. Saeed, A., Khan, A. S., Khaliq, I. and Ahmad, R. 2010. Combining ability studies on yield related traits in wheat under normal and water stress conditions. *Pak J Agri Sci*, 47: 345-354.

244. Said, A. A. 2014. Generation mean analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress conditions. *Ann. Agric. Sci.* 59: 177-184.
245. Saint Pierre, C., Crossa, J., Manes, Y. and Reynolds, M. P. 2010. Gene action of canopy temperature in bread wheat under diverse environments. *Theor Appl Genet*, 120: 1107–1117.
246. Saleem, S., Kashif, M., Hussain, M., Khan, A. S. and Saleem, M. F. 2016. Genetics of water deficit tolerance for some physiological and Yield variables in *Triticum aestivum* L. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 26(3): 731-738.
247. Salmi, M., Haddad, L., Oulmi, A., Benmahammed, A. et Benbelkacem, A. 2015. Variabilité phénotypique et sélection des caractères agronomiques du blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous conditions semi arides. *European Scientific Journal*, 11(21) : 99-111.
248. Sánchez, F. J., Manzanares, M., de Andres, E. F., Tenorio, J. L. and Ayerbe, L. 1998. Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. *Field Crops Research*, 59(3) : 225-235.
249. Sanou, J. et Dabire, F. 2003. Progrès dans la sélection pour la tolérance du maïs au stress hydrique au Burkina in *Maize revolution in West and Central Africa IITA*, 566 pages.
250. Sayar, R., Khemira, H., Bcheni, H., Bensalem, M., Mosbah, M. et Nahdi, H. 2007. Utilisation des composantes du rendement comme outil d'évaluation de la productivité chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) en irrigué et en pluvial : une approche ontogénique *INGREF*.
251. Schonfeld, M. A, Johnson, R. C., Carver, B. F. et Mornhinweg, D. W. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Sci*, 28: 526–531.
252. Seboka, H., Ayana, A. et Zelleke, H. 2009. Combining ability analysis for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *E. Af. J. Sci*, 3: 87-89
253. Serraj, R. and Sinclair, T. R. 2002. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant, cell and environment*, 25(2): 333-341.
254. Shahrokhi, M., Khorasani S. K. and Ebrahimi, A. 2011. Generation Mean Analysis for Yield and Yield Components in Maize (*Zea mays* L.). *Journal of Plant Physiology and Breeding*, 1(2): 59-72.
255. Shamsuddin, A. K. M. Genetic diversity in relation to heterosis and combining ability in spring wheat. 1985. *Theor Appl Genet*, 70:306-308.
256. Sharma, S. N. and Sharma, R. K. 1995. Genetic architecture of harvest index in tetraploid wheat (*T. durum* Desf.). *Indian J. Genet*, 55(3): 233-237.
257. Shi, J., Li, R., Qiu, D., Jiang, C., Long, Y., Morgan, C., Bancroft, I., Zhao, J. and Meng, J. 2009. Unraveling the Complex Trait of Crop Yield with Quantitative Trait Loci Mapping in *Brassica napus*. *Genetics*, 182 (3): 851-861.
258. Shiri, M., Aliyev, R. T. et Choukan, R. 2010. Water Stress Effects on Combining Ability and Gene Action of Yield and Genetic Properties of Drought Tolerance Indices in Maize. *Research Journal of Environmental Sciences*, 4: 75-84.
259. Shull, G. H. 1914. Duplicate genes for capsule-form in *Bursa pastoris*. *Zeitschrift ind. Abst. u. Verebsgl*, 12: 97–149.
260. Singh, V., Pachauri, O. P. and Tiwari, S. N. 1987. Combining ability studies in linseed (*Linum Usitatissimum* L.). *Indian J. Genet*, 47(2):171-178.

261. Singh, K.N., and. Chatrath, R. 1992. Genetic variability in grain yield and its component characters and their associations under salt stress conditions in tissue culture lines of bread wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) Wheat. *Information Service*, 75:46-53.
262. Singh, R. P. and Singh, S. 1992. Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. *Indian Journal of Genetics*, 52: 369-375.
263. Singh, B. D. 1993. Plant Breeding. 5th Edition, Kalyani Publishers, Rajender Nagar, Ludhiana, India, 110-111.
264. Singh, K., Chugh, V., Sahi, G. K. and Chhuneja, P. 2012. Wheat: mechanisms and genetic means for improving heat tolerance. In: Tuteja N, Singh Gill S, Tiburcio AF, Tuteja R (eds) Improving crop resistance to abiotic stress. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim, pp 657–694.
265. Singh, A. and Kumar, A. 2014. Gene Action Analysis for Yield and Yield Contributing Traits in Bread Wheat. *International Journal of Basic and Applied Biology*, 2(1): 17–20.
266. Silva, E. N., Ferreira-Silva, S. L., Viégas, R. A. and Silveira, J. A. G. 2010. The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. *Env Exp Bot*, 69:279–285.
267. Slama, A., Ben Salem, M., Ben Naceur, M. et Zid, E. 2005. Les céréales en Tunisie : production, effet de la sécheresse et mécanismes de résistance. *Inrat*, 16 (3) : 225-229.
268. Smadhi, D. et Zella, L. 2009. Céréaliculture en sec et précipitations annuelles : le cas de l'Algérie du Nord. *Science et changements planétaires / Sécheresse*, 20(2) : 199-203.
269. Snape, J. W. 1987. Conventional methods of genetic analysis in wheat. In: Lupton FG (ed) Wheat breeding, its scientific basis. Chapman & Hall, London, New York, 109-128.
270. Son, J., Feng, G., Tian, C. Y. and Zhang, F. S. 2006. Osmotic adjustment traits of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* in field or controlled conditions. *Plant Science*, 170 (1): 113-119.
271. Spagnoletti-Zeuli, T. L. and Qualset, P. O. 1990. Flag leaf variation and the analysis of diversity in durum wheat. *Plant Breeding*, 105: 189 -202.
272. Sprague, G. F. and Tatum, L. A. 1942. General versus specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of American Society of Agronomy*, 22: 320–326.
273. Sprague, G. F. 1963. Orientation and objectives. In “Statistical genetics and plant breeding” *Nat. Acad. Sci. N.R.C. Pub*, 982: IX–XV.
274. Sprague, G. F. and Eberhart, S. A. 1977. Corn breeding. In: G.F. Sprague (Ed.), Corn and Corn Improvement, 2nd ed. Am Soc Agron, Madison, Wisconsin, USA. pp. 305-362.
275. Springer, N M. and Stupar, R. M. 2007. Allelic variation and heterosis in maize: how do two halves make more than a whole? *Genome Res*, 17(3):264-75.
276. Steel, R. G. D. and Torrie, J. H. 1982. Principles and procedures of statistics. McGraw-Hill Book Company, New York, Toronto, London. 481 pages.
277. Subhashchandra, B., Lohithaswa, H. C., Desais, S. A., Hanchinal, R. R., Kalappanavar, I. K., Math, K. K. and Salimath, P. M. 2009. Assessment of genetic variability and relationship between genetic diversity and transgressive segregation in tetraploid wheat. *Karnataka J. Agric. Sci*, 22: 36 -38.
278. Szabados, L. and Savoure, A. 2010. Praline: a multifunctional amino acid, *Trends in Plant Science*, 15(2) : 89-97.

279. Tahri, E., Belabed, A. et Sadki, K. 1997. Effet d'un stress osmotique sur l'accumulation de proline, de chlorophylle et des ARNm codant pour la glutamine synthétase chez trois variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.). *Bulletin de l'Institut Scientifique. Rebat*, 21: 81-89.
280. Tangpremsri, T., Fukai, S., Fischer, K. S. and Henzell, R. G. 1991. Genotypic variation in osmotic adjustment in grain sorghum. 2. Relation with some growth attributes. *Australian Journal of Agricultural Research*. 42 : 759–767.
281. Thomas, G., Rousset, M., Pichon, M., Trottet, M. and Doussinault, G. 1991. Méthodologie de l'amélioration de blé tendre (*Triticum aestivum* L). I. Création par croisements et analyse d'une population artificielle à 16 parents, base de cette étude méthodologique. *Agronomie, EDP Sciences*, 11 (5): 359-368.
282. Tian, F., Wang, W., Liang, C., Wang, X., Wang, G. et Wang, W. 2017. Overaccumulation of glycine betaine makes the function of the thylakoid membrane better in wheat under salt stress. *The Crop Journal*, 5(1): 73-82.
283. Tripathy, J. N., Zhang, J., Robin, S., Nguyen, T. T., Nguyen, H.T. 2000. QTLs for cell-membrane stability mapped in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress, *Theor. Appl. Genet*, 100 (8): 1197–1202.
284. Tripathi, S. N., Marker, S., Pandev, P., Jaiswal, K. K and Tiwari, D. K. 2011. Relationship between some morphological and physiological traits with grain yield in bread wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). *Trends in Applied Sci. Res*, 6 (9): 1037 - 1045.
285. Ullah, S., Khan, A. S., Raza, A. and Sadique, S. 2010. Gene action analysis of yield and yield related traits in spring wheat (*Triticum aestivum*). *Int. J. Agric. Biol*, 12: 125-128.
286. Urban, L. et Urban, I. 2010. La production sous serre, tome 1 : la gestion du climat (2ième édition). Édition Tec et Doc, Paris, 356pages.
287. Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M. et Foolad, M. R. 2007. Heat Tolerance in Plants: An Overview, *Environmental and Experimental Botany*, 61(3): 199-223.
288. Wall, A. M., Ripley, R. and Gale, M. D. 1971. The position of a locus on chromosome 5B of *Triticum aestivum* affecting homoeologous meiotic pairing. *Genet Res*, 18: 329-339.
289. Wannows, A. A., Sabbouh, M. Y. and AL- Ahmad, S. A. 2015. Generation Mean Analysis Technique for Determining Genetic Parameters for some Quantitative Traits in Two Maize Hybrids (*Zea mays* L.). *Jordan Journal of Agricultural Sciences*, 173(3656): 1-15.
290. Whitford, R., Fleury, D., Reif, J. C., Garcia, M., Okada, T., Korzun, V. and Langridge, P. 2013. Hybrid breeding in wheat: technologies to improve hybrid wheat seed production. *J. Exp. Bot.* 64: 5411–5428.
291. Yadav, B., Tyagi, C. S. and Singh, D. 1998. Genetics of transgressive segregation for yield and yield components in wheat. *Ann Appl Biol*, 133:227–235.
292. Zaazaa, E. L., Hager, M. A. and El-Hashash, E. F. 2012. Genetical Analysis of Some Quantitative Traits in Wheat Using Six Parameters Genetic Model E.I. *Eurasian. J. Environ. Sci*, 12(4): 456-462.

293. Zdravković, J., Pavlović, N., Girek, Z., Brdar-jokanović, M., Savić, D., Zdravković, M. and Cvikić, D. 2011. Generation mean analysis of yield components and yield in tomato (*Lycopersicon esculentum* mill.). *Pak. J. Bot*, 43(3) :1575-1580.
294. Zeghouane, O., Amrani, R. et Amrani, M. 2013. Bulttin des grandes cultures. Institut Technique des Grandes Cultures. ITGC.
295. Zeghouane, F., Djennadi, F., Yallaoui, N., Ghalem, Z. 2014. Bulletin des grandes cultures. ITGC N°3 :1-12.
296. Zhan, K., Wang, L., Cheng, X., Xu, H. and Dong, Z. 2006. Genetic difference of some germplasm resources of wheat based on SSR markers in Huang-Huai area. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 4, 2006.
297. Zhang, J., Nguyen, H. T. et Blum, A. 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J. Exp. Bot*, 50: 291-302.
298. Zivcak, M., Brestic, M. and Sytar, O. 2016. Osmotic adjustment and plant adaptation to drought stress. In: Hossain MA (ed) Drought stress tolerance in plants. *Springer International Publishing, Switzerland*, 1: 105–143.

# ***ANNEXE***

**Tableau annexe 1 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la durée de la phase végétative.

DPV	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	119.60	0.73	1.85	m-d	119.60	0.00	0.00
P2	127.80	0.51	3.85	m+d	127.80	0.00	0.00
F1	124.20	0.73	1.85	m+h	124.20	0.00	0.00
F2	124.23	0.32	9.73	m+1/2h	123.95	0.28	0.78
BC1	125.30	0.49	4.17	m-1/2d+1/2h	121.90	3.40	48.17
BC2	126.80	0.37	7.44	m+1/2d+1/2h	126.00	0.80	4.76
						Chi <sup>2</sup> obs=	53.71
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour la DPV.

**Tableau annexe 2 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la surface de la feuille étendard.

SFE	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	26.80	0.28	13.16	m-d	26.80	0.00	0.00
Ps	29.56	0.41	6.08	m+d	29.56	0.00	0.00
F1	22.58	0.43	5.36	m+h	22.58	0.00	0.00
F2	23.28	0.85	1.38	m+1/2h	25.38	-2.10	6.11
BC1	22.59	1.60	0.39	m-1/2d+1/2h	24.69	-2.10	1.40
BC2	30.29	1.78	0.32	m+1/2d+1/2h	26.07	4.22	6.94
						Chi <sup>2</sup> obs=	14.44
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour la SFE

**Tableau annexe 3 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la teneur relative en eau.

TRE	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	95.46	0.39	6.62	m-d	95.46	0.00	0.00
Ps	96.50	0.38	7.01	m+d	96.50	0.00	0.00
F1	97.90	0.29	12.04	m+h	97.90	0.00	0.00
F2	96.64	0.59	2.83	m+1/2h	96.94	-0.30	0.25
BC1	92.38	0.64	2.41	m-1/2d+1/2h	96.68	-4.30	44.54
BC2	93.81	0.67	2.23	m+1/2d+1/2h	97.20	-3.39	25.66
						Chi <sup>2</sup> obs=	70.46
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour la TRE.

**Tableau annexe 4 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le contenu en chlorophylle.

CHL	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	42.52	0.10	105.63	m-d	42.52	0.00	0.00
Ps	55.20	0.21	23.25	m+d	55.20	0.00	0.00
F1	60.12	0.06	294.21	m+h	60.12	0.00	0.00
F2	47.37	0.87	1.31	m+1/2h	54.49	-7.12	66.70
BC1	44.57	1.26	0.63	m-1/2d+1/2h	51.32	-6.75	28.78
BC2	51.35	1.92	0.27	m+1/2d+1/2h	57.66	-6.31	10.82
						Chi <sup>2</sup> obs=	106.30
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour la CHL.

**Tableau annexe 5 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour les dommages occasionnés à la membrane cellulaire.

DOC	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	8.28	1.17	0.74	m-d	8.28	0.00	0.00
Ps	15.86	0.67	2.25	m+d	15.86	0.00	0.00
F1	5.68	0.44	5.14	m+h	5.68	0.00	0.00
F2	16.50	1.57	0.41	m+1/2h	8.88	7.63	23.58
BC1	8.33	2.33	0.18	m-1/2d+1/2h	6.98	1.35	0.35
BC2	16.55	2.29	0.19	m+1/2d+1/2h	10.77	5.78	6.13
						Chi <sup>2</sup> obs=	30.06
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour les DOC

**Tableau annexe 6 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la température du couvert végétal.

TCV	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	17.88	0.04	621.89	m-d	17.88	0.00	0.00
Ps	18.04	0.05	416.49	m+d	18.04	0.00	0.00
F1	16.08	0.08	155.86	m+h	16.08	0.00	0.00
F2	16.22	0.10	108.28	m+1/2h	17.02	-0.80	69.30
BC1	17.52	0.36	7.86	m-1/2d+1/2h	16.98	0.54	2.29
BC2	17.88	0.25	16.26	m+1/2d+1/2h	17.06	0.82	10.93
						Chi <sup>2</sup> obs=	82.52
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour la TCV.

**Tableau annexe 7 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à paramètres pour la hauteur de la plante.

PHT	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	92.88	1.96	0.26	m-d	92.88	0.00	0.00
Ps	96.80	1.11	0.81	m+d	96.80	0.00	0.00
F1	108.50	2.97	0.11	m+h	108.50	0.00	0.00
F2	108.00	1.85	0.29	m+1/2h	101.67	6.33	11.67
BC1	99.70	3.03	0.11	m-1/2d+1/2h	100.69	-0.99	0.04
BC2	115.85	4.80	0.04	m+1/2d+1/2h	102.65	13.20	19.01
						Chi <sup>2</sup> obs=	30.72
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour la PHT.

**Tableau annexe 8 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour la biomasse aérienne.

BIO	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	41.72	2.91	0.12	m-d	41.72	0.00	0.00
Ps	46.00	2.64	0.14	m+d	46.00	0.00	0.00
F1	46.32	1.68	0.35	m+h	46.32	0.00	0.00
F2	53.85	3.27	0.09	m+1/2h	45.09	8.76	7.17
BC1	29.72	5.34	0.04	m-1/2d+1/2h	44.02	-14.30	8.67
BC2	43.97	4.86	0.04	m+1/2d+1/2h	46.16	-2.19	0.17
						Chi <sup>2</sup> obs=	16.01
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour la BIO.

**Tableau annexe 9 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le nombre d'épis par plante.

NE	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	8.40	0.40	6.25	m-d	8.40	0.00	0.00
Ps	9.00	0.45	5.00	m+d	9.00	0.00	0.00
F1	8.40	0.24	16.67	m+h	8.40	0.00	0.00
F2	9.93	0.49	4.11	m+1/2h	8.55	1.38	7.86
BC1	6.60	0.86	1.35	m-1/2d+1/2h	8.40	-1.80	3.16
BC2	8.50	1.01	0.97	m+1/2d+1/2h	8.70	-0.20	0.05
						Chi <sup>2</sup> obs=	11.07
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour le NE.

**Tableau annexe 10 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le poids des épis.

PE	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	25.54	2.32	0.19	m-d	25.54	0.00	0.00
Ps	29.08	1.35	0.55	m+d	29.08	0.00	0.00
F1	27.20	1.31	0.58	m+h	27.20	0.00	0.00
F2	31.58	1.80	0.31	m+1/2h	27.26	4.32	5.77
BC1	17.98	3.13	0.10	m-1/2d+1/2h	26.37	-8.39	7.74
BC2	25.08	3.02	0.11	m+1/2d+1/2h	28.14	-3.06	0.96
						Chi <sup>2</sup> obs=	14.47
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour le PE.

**Tableau annexe 11 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le nombre de grains par plante.

NG	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	369.80	29.98	0.001	m-d	369.80	0.00	0.00
Ps	383.00	31.25	0.001	m+d	383.00	0.00	0.00
F1	423.00	80.66	0.000	m+h	423.00	0.00	0.00
F2	458.90	23.80	0.002	m+1/2h	399.70	59.20	6.19
BC1	285.00	45.07	0.000	m-1/2d+1/2h	396.40	-111.40	10.96
BC2	364.20	33.65	0.001	m+1/2d+1/2h	403.00	-38.80	0.74
						Chi <sup>2</sup> obs=	17.89
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour le NG.

**Tableau annexe 12 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le nombre de grains par épi.

NGE	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	45.50	1.25	0.64	m-d	45.50	0.00	0.00
Ps	45.62	1.00	1.00	m+d	45.62	0.00	0.00
F1	55.68	8.89	0.01	m+h	55.68	0.00	0.00
F2	46.62	1.22	0.67	m+1/2h	50.62	-4.00	10.71
BC1	45.88	7.57	0.02	m-1/2d+1/2h	50.59	-4.71	0.39
BC2	47.44	4.80	0.04	m+1/2d+1/2h	50.65	-3.21	0.45
						Chi <sup>2</sup> obs=	11.54
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour le NGE.

**Tableau annexe 13 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le poids de 1000 grains.

PMG	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	47.54	0.35	8.03	m-d	47.5	0.0	0.0
Ps	61.56	1.03	0.94	m+d	61.6	0.0	0.0
F1	67.42	10.73	0.01	m+h	67.4	0.0	0.0
F2	50.77	0.86	1.34	m+1/2h	61.0	-10.2	139.5
BC1	45.16	1.38	0.52	m-1/2d+1/2h	57.5	-12.3	14.4
BC2	51.97	3.24	0.10	m+1/2d+1/2h	64.5	-12.5	82.1
						Chi <sup>2</sup> obs=	236.04
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour le PMG.

**Tableau annexe 14 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour le rendement grain.

RDT	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	19.50	1.81	0.31	m-d	19.50	0.00	0.00
Ps	22.76	1.08	0.86	m+d	22.76	0.00	0.00
F1	26.54	3.69	0.07	m+h	26.54	0.00	0.00
F2	23.57	1.38	0.53	m+1/2h	23.84	-0.27	0.04
BC1	13.10	2.52	0.16	m-1/2d+1/2h	23.02	-9.92	22.05
BC2	19.02	2.11	0.22	m+1/2d+1/2h	24.65	-5.63	5.01
						Chi <sup>2</sup> obs=	27.10
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour le RDT.

**Tableau annexe 15 :** Simple scaling test de validation du modèle d'additivité-dominance à 3 paramètres pour l'indice de récolte.

IR	O	SE	weight=1/SE <sup>2</sup>	E	E	O-E	(O-E) <sup>2</sup> *weight
P1	46.88	1.30	0.59	m-d	46.88	0.00	0.00
Ps	49.26	0.73	1.86	m+d	49.26	0.00	0.00
F1	57.08	7.25	0.02	m+h	57.08	0.00	0.00
F2	44.75	1.06	0.89	m+1/2h	52.58	-7.82	54.20
BC1	44.94	6.47	0.02	m-1/2d+1/2h	51.98	-7.04	14.00
BC2	45.99	1.88	0.28	m+1/2d+1/2h	53.17	-7.18	1.23
						Chi <sup>2</sup> obs=	69.44
						Chi <sup>2</sup> tab(3ddl)=	7.81

Le Chi<sup>2</sup> observé est largement supérieur au Chi<sup>2</sup> table donc ce model n'est pas adéquat, suggérant la présence d'interaction pour l'IR.



# Generation means analysis of physiological and agronomical targeted traits in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cross

Análisis de medias generacionales de rasgos fisiológicos y agronómicos específicos en trigo duro (*Triticum durum* Desf.) cruzado

doi: 10.15446/rfnam.v72n3.77410

Manel Salmi<sup>1,2\*</sup>, Amar Benmahammed<sup>3</sup>, Laid Benderradj<sup>4</sup>, Zine El Abidine Fellahi<sup>5</sup>, Hamenna Bouzerzour<sup>3</sup>, Abdelmalek Oulmi<sup>3</sup> and Abdelkader Benbelkacem<sup>6</sup>

## ABSTRACT

### Keywords:

Generation means analysis  
Genotypic correlation  
Heritability  
Non-allelic interaction  
Physio-agronomical traits  
*Triticum durum*

Genetic parameters such as leaf relative water content, leaf chlorophyll content, plant height, above-ground biomass, harvest index, grain yield, and grain yield components of Bousselam/Mrb5 durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cross were estimated based on generation means analysis. A, B, C, and D scaling and Chi-square ( $\chi^2$ ) tests revealed the inadequacy of the simple additive-dominance model. This result suggests the presence of digenic epistasis for most studied traits; the duplicate epistasis was present for relative water content, above-ground biomass, and grain yield; and complementary epistasis was observed for chlorophyll content. Significant genotypic correlation coefficients appeared among grain yield, relative water content, and above-ground biomass. This suggests useful indirect selection criteria to improve simultaneously these traits, which showed significant heritability. It can be concluded that the traits investigated show a complex genetic behavior, which implies that early selection would be less efficient; therefore, it is recommended delaying the selection to advanced generations to benefit from the reduction of non-fixable genetic variation and exploit transgressive segregators due to the significant interaction additivity $\times$ additivity (i) of the gene and duplicated epistasis.

## RESUMEN

### Palabras clave:

Análisis de medias generacionales  
Correlación genotípica  
Heredabilidad  
Interacción no alélica  
Rasgos fisi-agronómicos  
*Triticum durum*

Los parámetros genéticos como el contenido relativo de agua en la hoja, el contenido de clorofila en la hoja, la altura de la planta, la biomasa sobre el suelo, el índice de cosecha, el rendimiento de grano y los componentes de rendimiento de grano del cruce de trigo duro Bousselam/Mrb5 (*Triticum durum* Desf.) se estimaron con base al análisis de medias generacionales. Las pruebas de escala A, B, C, D y Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) revelaron la insuficiencia del modelo simple de dominio aditivo. Este resultado sugiere la presencia de epistasis digénica para los rasgos más estudiados; la epistasis duplicada estuvo presente para el contenido relativo de agua, la biomasa aérea y el rendimiento de grano; y se observó epistasis complementaria para el contenido de clorofila. Aparecieron coeficientes genotípicos de correlación significativos entre rendimiento de grano, contenido relativo de agua y biomasa sobre el suelo. Esto sugiere criterios útiles de selección indirecta para mejorar simultáneamente estos rasgos, que mostraron una heredabilidad significativa. Se puede concluir que los rasgos investigados muestran un comportamiento genético complejo, lo que implica que la selección temprana sería menos eficiente; por lo tanto, se recomendaría retrasar la selección a generaciones avanzadas para beneficiarse de la reducción de la variación genética no reparable y explotar los segregadores transgresores debido a la interacción significativa aditividad $\times$ aditividad (i) del gen y la epistasis duplicada.

<sup>1</sup> Ecology and Environment Department, Faculty of Life and Natural Sciences, University of Mostefa Ben Boulaid, Batna, Algeria

<sup>2</sup> VRBN Laboratory, University of Ferhat Abbas, Setif, Algeria

<sup>3</sup> Ecology and Plant Biology Department, Faculty of Life and Natural Sciences, VRBN Lab, University of Ferhat Abbas, Setif, Algeria

<sup>4</sup> Faculty of Sciences, University of Mohamed Boudiaf, M'sila, Algeria.

<sup>5</sup> Faculty of Life and Natural Sciences and Earth Sciences and the Universe. University of Mohamed El Bachir El Ibrahim, Bordj Bou Arreridj, Algeria

<sup>6</sup> Algerian National Institute of Agronomic Research (INRAA), Research Unit of Constantine, Algeria

\* Corresponding author: <salmi.mnl@hotmail.fr>

Durum wheat (*Triticum durum* Desf.) is an important field crop in Algeria. It is mainly grown on the high plateaus area, which belongs to a vast geographical region where agriculture, because of climatic changes, has been forecast to be at higher risk due to an increase in the frequency and severity of drought episodes (Sahnoune *et al.*, 2013). Selection of drought-tolerant cultivars is sought to minimize the effects of water scarcity and sustain crop production. The release of improved cultivars that require lower amounts of water per unit yield and characterized by high yield potential, is essential for more sustainable agricultural practices, particularly in rainfed, drought-prone areas (Belagrouz *et al.*, 2018). Durum wheat breeding program aims to select genotypes with improved biotic and abiotic stresses tolerance and high grain yield potential (Annicchiarico *et al.*, 2005). Crop end cycle drought and high temperatures induce changes in plant physiological functions, causing damages, inhibiting growth, and thereby reducing grain yield.

Relative water content reflects a balance between water supply to the leaf and leaf transpiration rate. This trait is seen as an important indicator of plant water status under drought stress conditions (Dhanda and Sethi, 2002). Chlorophyll content or stay green is positively associated with photosynthetic rate, grain yield improvement, and transpiration efficiency under drought stress conditions (Benbella and Paulsen, 1998). Concomitant improvement of both harvest index and biological yield increase yield potential and enhance water use efficiency (Quarrie *et al.*, 1999; Belagrouz *et al.*, 2018). These traits could serve as selection criteria to improve both stress tolerance and yield potential indirectly. Little information is available on the inheritance of these characters, under rainfed durum wheat cropping systems, it is, therefore, necessary to assess the estimates of gene effects to ensure better selection gain.

Knowledge of genetic behavior and type of gene action controlling physiological and agronomical targeted traits is a fundamental principle for designing an appropriate breeding procedure for genetic improvement (Fellahi *et al.*, 2016; Hannachi *et al.*, 2017). Inheritance of quantitative traits has been described as a moving target because these traits are affected not only by the action of multiple genes, with small individual effect, but also by

the interaction between genes and between genotype and environment. Genetic statistical models have been devised to investigate the inheritance of such traits (Mather and Jinks, 1982; Kearsey and Pooni, 1996). Generation means analysis is, among such models, a useful technique to estimate variance components, heritability, and gene effects governing traits of interest (Mather and Jinks, 1982; Kearsey and Pooni, 1996). This technic helps to understand the performance of selected parents and the potential of the resulting population to employ for either heterosis exploitation or pedigree selection (Singh *et al.*, 1985; Singh and Chaudahry 1985).

Results of various studies, investigating the genetic basis of quantitative traits related to stress tolerance (yield and yield components) reported that dominance effects and epistasis were more important and predominant than additive effects (Bhutta and Mishra, 1995; Golparvar *et al.*, 2006; Mahpara *et al.*, 2018). However, Dhanda and Sethi (1998) reported significant additive gene effects and high narrow-sense heritability for harvest index, biological yield, and relative water content concluding that possibilities existed to improve these traits under drought stress condition. The present study aims to assess the nature and magnitude of additive, dominance, and epistatic gene effects for some physiological and agronomical targeted traits in rainfed durum wheat through generation means analysis.

## MATERIALS AND METHODS

### Site, plant material, and experimental design

Two phenotypically divergent durum wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties, namely, Bousselam, derived from Heider/Martes/Huevos de Oro cross, and Mrb5, derived from JoriC69/Haurani (Adjabi *et al.*, 2014) were hybridized during 2015-2016 cropping season at the Field Crop Institute, Agricultural Experimental Station of Setif (ITGC, AES, 36°12' N 05°24'E, 1080 m.a.s.l., Setif, Algeria). The F1 generation was grown the following season (2016-2017), along with parental genotypes which were crossed again to obtain F1 generation, and the seeded F1 was crossed to each parent to obtain backcross generations.

The next season (2017-2018), the six basic-generation, that is parents (P1, P2), first and second filial (F1, F2) and backcrosses (BC1, BC2) generations were sown

in a randomized completed block design, with five replications. Parents, F1, and backcross generations were sown in one row, 2 m long, 20 cm inter-row spacing and 10 cm plant-plant spacing in the row. The F2 generation was sown in thirty rows 2 m long. Recommended cultural practices for the area were followed to raise a good crop. 80 kg ha<sup>-1</sup> of mono-ammonium phosphate (52% P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> + 12% N) was applied just before sowing, and 80 kg ha<sup>-1</sup> of urea (46% N) was broadcasted at the tillering stage. Weeds were controlled chemically by application of 150 g ha<sup>-1</sup> of Zoom (Dicamba 66% Triasulfuron 4%) and 1.2 L ha<sup>-1</sup> of Traxos (22.5 g L<sup>-1</sup> of Pinoxaden, 22.5 g L<sup>-1</sup> of Clodinafop-propargyl, 6.5 g L<sup>-1</sup> of Cloquintocet-mexyl) herbicides.

### Data collection

Data were collected from 5, 5, 10, and 30 plants per replication of parents, F1, backcrosses, and F2 generation, respectively. The small sample size was used for generations whose variability is only from the environmental origin (homogeneous generations, i.e., Parents and F1), while the large sample size was used for generations whose variability was both environmental and genetic origin (heterogeneous generations, i.e., BCs and F2). Relative water content (RWC) was determined according to Barrs and Weartherly (1962) as described by Pask *et al.* (2012). Fresh leaves were collected, at the anthesis, from each generation per replication and weighted immediately to record fresh weight (FW). Leaf samples were placed in distilled water for 24 h and weighed again to record turgid weight (TW). Leaf samples were then subjected to oven drying at 72 °C for 24 h to record dry weight (DW). RWC was calculated as follow:  $RWC = [(FW - DW) / (TW - DW)] \times 100$ . Flag leaf chlorophyll content (Chl, CCI) was determined with a CCM-200 chlorophyll meter (Opti-Sciences, Tyngsboro, MA, USA) at the anthesis growth stage. Chlorophyll measurements were taken from the middle of the flag leaf. The following measurements, plant height (PH, cm), plant dry weight (BIO, g), number of spikes (NS), number of grains per spike (NGS), grain yield (GY, g), 1000-kernel weight (TKW, g), and harvest index (HI, %), were also determined on a plant basis at crop maturity.

### Data analysis

Collected data were subjected to a simple parametric analysis of variance using Cropstat software (IRRI, 2007)

to test generation effect. Whenever this effect, tested against the residual mean square, was significant, genetic analysis for the specific trait was undertaken. Traits' mean, maximum, minimum and coefficient of variation values were calculated to describe the distribution of generated generations relatively to the crossed parents, and mean values were separated using Duncan Multiple Range Test at 5% probability level. Contrast method was employed to test differences between homogeneous (non-segregating) and heterogeneous (segregating) generations and within homogeneous generations; between F1 and mid-parent, and between parents, and within heterogeneous generations; between F2 and average backcrosses, and between backcrosses (Steel and Torrie, 1982). The ANOVA F-test determines the significance of generation effect, which is a prerequisite to proceed for the generation means analysis, while contrasts test the presence of additive vs. dominance effects.

In the generation means analysis, notations adopted for gene effects were (m), (d), (h), (i), (j), and (l) representing main, additive, dominance gene effects, additive×additive, additive×dominance, and dominance×dominance epistatic gene effects, respectively. Additive-dominance model adequacy was tested using Chi-square ( $\chi^2$ ) test as proposed by Cavalli (1952). Three-parameter model was employed to determine (m), (d), (h) gene effects in the absence of epistasis. Whereas in the presence of non-allelic interaction six-parameter genetic model ((m), (d), (h), (i), (j), and (l)) was adopted (Mather and Jinks, 1982). The most appropriate genetic model (three vs. six parameters) was also determined using the ABCD scaling test. This test provides information regarding absence or presence of gene interactions, and when the scale is adequate, the values of A, B, C, and D tests should be zero within the limit of their respective standard errors (Mather and Jinks, 1982). Significance of any one of these scaling tests indicates the presence of genes interaction, suggesting the inadequacy of the additive – dominance model. Gene effects were tested for significance using the t-test (Kearsey and Pooni, 1996). Three and six-parameter analyses were performed using GENMEANS subroutine implemented in Tnaustat software (Manivannan, 2014).

Genotypic and environmental variance components, of the measured traits, were estimated by equating the

observed values of the different generations as follows:  $\sigma^2_E = 1/4(\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + 2\sigma^2_{F1})$ ,  $\sigma^2_D = (2\sigma^2_{F2} - \sigma^2_{BC1} - \sigma^2_{BC2})$ ,  $\sigma^2_H = 4(\sigma^2_{F2} - 1/2\sigma^2_D - \sigma^2_E)$  (Mather and Jinks, 1982). Standard errors were calculated with  $\sigma x / \sqrt{n}$ , where  $\sigma x$  is the standard deviation of the parameter examined. The significance of the mean value of a particular parameter was tested against its corresponding standard error, via a Student's t-test, as suggested by Mather and Jinks (1982) and Uzokwe *et al.* (2017).

Broad-sense heritability ( $h^2_{bs}$ ) was calculated as follow:  $h^2_{bs} = (\sigma^2_D + \sigma^2_H) / (\sigma^2_D + \sigma^2_H + \sigma^2_E) = (\sigma^2_G) / (\sigma^2_P)$  (Kearsey and Pooni, 1996), where  $\sigma^2_D$ ,  $\sigma^2_H$ ,  $\sigma^2_E$ ,  $\sigma^2_G$ , and  $\sigma^2_P$  stand for the additive, dominance, environmental variance components, genetic, and phenotypic variances, respectively. When  $\sigma^2_D$ ,  $\sigma^2_H$ , or  $\sigma^2_E$  estimates were negative or zero,  $h^2_{bs}$  was calculated as  $\sigma^2_G / \sigma^2_P$  where  $\sigma^2_G$  is the genetic variance and  $\sigma^2_P$  is equal to two times the variance of the F2 progeny ( $2\sigma^2_{F2}$ ) (Kearsey and Pooni, 1996). Narrow-sense heritability ( $h^2_{ns}$ ) was estimated as follow:  $h^2_{ns} = \sigma^2_D / (\sigma^2_D + \sigma^2_H + \sigma^2_E) = (\sigma^2_D) / (\sigma^2_P)$ , standard errors (SE) of these estimates were calculated as:  $SE(h^2_{bs}) = [SE(\sigma^2_G)] / (\sigma^2_P)$  and  $SE(h^2_{ns}) = [SE(\sigma^2_D)] / (\sigma^2_P)$  (Hallauer and Miranda Filho, 1989). Significance of these parameters,  $h^2_{bs}$  and  $h^2_{ns}$  was tested using a t-test equals to the ratio of heritability over its standard error (Halloran *et al.*, 1979). Heritability was considered as low (<30%), moderate (31-60%) and high (>61%) as proposed by Robinson *et al.* (1949), Johnson *et al.* (1955), as reported by Azimi *et al.* (2017).

The average degree of dominance was estimated as  $\sqrt{H/D} = \sqrt{(\sigma^2_H / \sigma^2_D)}$  and expected a response to selection, absolute value (R) and relative to the grand mean (R%), was derived according to Sing and Chaudhary (1999) as follows:  $R = 2.06h^2_{bs} \sqrt{\sigma^2_{F2}}$  and  $R\% = 100R / \text{overall trait mean}$ . Relationship between studied traits and grain yield was inspected through genotypic correlation coefficient (rg), which was derived as the ratio of covariance to the square root of the product of the corresponding variances of the two traits considered. Genotypic covariance was determined using the property of the analysis of variance of the sum of two variables as suggested by Kwon and Torrie (1964) and described by Mansouri *et al.* (2018), using Past software (Hammer *et al.*, 2001). The standard error of rg was derived using the formulae of Reeves (1955), reported by Koots and Gibson (1996), as follows. The Student's t-test was used to determinate the significance of the correlation coefficient:

$$SE_{rg} = \left( \frac{1 - rg^2}{\sqrt{2}} \right) \left( \sqrt{\frac{SE_{h_i^2} SE_{h_j^2}}{h_i^2 h_j^2}} \right)$$

Where  $h_i^2$  and  $h_j^2$  are the trait's heritabilities considered.

## RESULTS AND DISCUSSION

### Mean performances

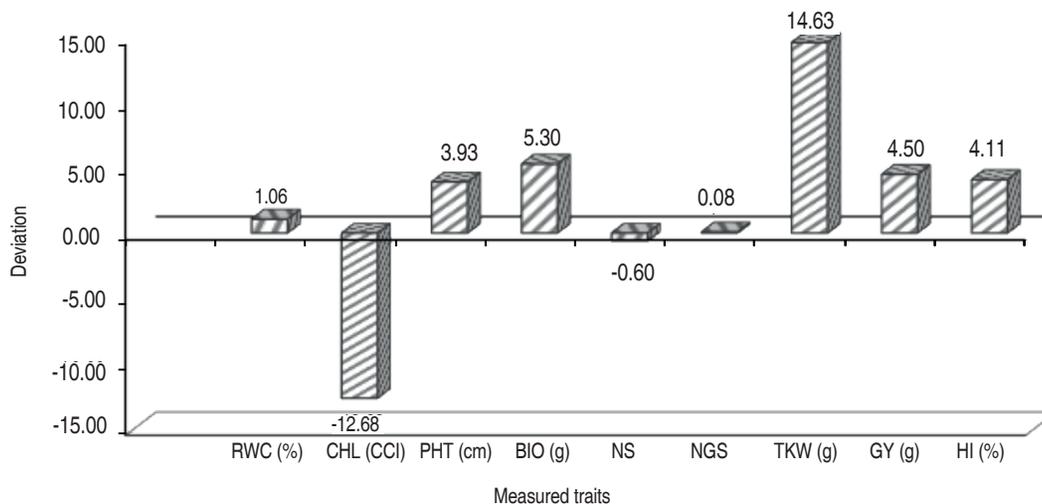
The analysis of variance (Table 1) revealed significant differences among generations' traits; RWC, CHL, PHT, BIO, NS, NGS, TKW, GY, and HI. Significant generation effect is a prerequisite to perform generation means analysis to study the inheritance of the targeted traits. The mean of traits varied among generations; from 92.37 to 97.91% for RWC, from 42.52 to 60.13 CCI for CHL, from 92.88 to 116.95 cm for PHT, from 21.27 to 53.85 g for BIO, from 7.22 to 11.16 spikes for NS, from 37.89 to 46.63 kernels for NGS, from 39.22 to 61.57 g for TKW, from 10.20 to 24.76 g for GY, and from 43.85 to 51.68% for HI. Because of segregation effects, range and CV% were higher in F2 and BCs than in parents and F1, for all traits considered (Table 2).

Application of generation means analysis procedure is based on the hypothesis that the studied generations must arise from a cross, involving two contrasting genotypes. The differences expressed during this cropping season, between the parents involved in the present cross, are shown in Figure 1. DMRT test showed that differences between crossed parents were only significant for GY, HI, TKW and CHL, for which Bousselam had an advantage, except CHL which was at the advantage of Mrb5 (Figure 1). This is confirmed by the contrast analysis (Tables 1 and 2). Dvojkić *et al.* (2010) found that the crossed parents differed significantly for some traits but not for others. Hence, the choice of Bousselam and Mrb5 varieties as parents to develop breeding material for conducting genetic studies and improve both stress tolerance and yield potential appears appealing for some traits.

Significant differences existed among the means of the non-segregating generations for RWC, CHL, PHT, TKW, HI, and NGS but not for BIO, NS and GY, as shown by the analysis of variance. Contrast analysis showed that F1 means differed significantly from mid-

parent average for RWC, CHL, PHT, NGS, and HI, and non-significantly for BIO, NS, TKW, and GY (Table 1). These results suggested that partial dominance was involved in the genetic control of RWC, CHL, PHT, NGS, and HI; while additive genetic control was expressed

for BIO, NS, TKW, and GY. In this context, García-Navarro *et al.* (2016) reported for two characters that the average values of F1 were higher than the mid parent values, indicating incomplete dominance of the alleles controlling these characteristics.



**Figure 1.** Mean deviations ( $\bar{x}_{\text{Bousselam}} - \bar{x}_{\text{Mrb}_5}$ ) between the parents for the nine studied traits. RWC: relative water content; CHL: chlorophyll index; PHT: plant height; BIO: above-ground biomass; NS: number of spikes; NGS: number of grains per spike; TKW: thousand-kernel weight; GY: Grain yield; HI: harvest index.

**Table 1.** Mean square deviations of the analysis of variance for nine physio-agronomical traits in durum wheat cross.

Source	DF	RWC (%)	CHL (CCI)	PHT (cm)	BIO (g)	NS	NGS	TKW (g)	GY (g)	HI (%)
Generation	5	23.84 **	218.84 **	427.20 **	523.28 **	4.42 *	45.40 **	226.50 **	119.85 **	47.95 **
Replication	4	0.54	1.12	14.55	9.26	0.88	2.12	2.73	2.24	22.91
Homogeneous (Hom)	2	7.55 *	412.47 **	428.11 **	36.85 ns	0.60 ns	29.13 **	267.80 **	25.81 ns	28.96 *
F1 vs $\frac{1}{2}(P1+P2)$	1	12.29 *	423.38 **	817.45 **	3.54 ns	0.30 ns	58.24 **	0.74 ns	1.01 ns	33.39 *
P1 vs P2	1	2.81 ns	401.96 **	38.42 ns	70.23 ns	0.90 ns	0.02 ns	534.36 **	50.63 *	93.33 **
Heterogeneous (Het)	2	26.82 **	46.97 **	457.91 **	1169.64 **	6.90 **	72.23 **	166.06 **	137.73 **	2.25 ns
F2 vs $\frac{1}{2}(BC1+BC2)$	1	51.35 **	1.26 ns	7.15 **	1481.92 **	0.97 ns	144.10 **	50.96 **	221.14 **	36.19 *
BC1 vs BC2	1	2.45 ns	92.72 **	909.16 **	858.40 **	12.77 **	0.46 ns	280.90 **	161.20 **	6.81 ns
Hom vs Het	1	50.57 **	175.45 **	363.66 **	203.84 **	7.06 *	24.30 *	264.63 **	165.21 **	99.01 **
Residual	20	1.78	0.96	12.01	26.00	0.91	3.94	3.32	7.23	5.16

ns: non-significant effect; \*: significant effect at a 5% probability level; \*\*: significant effect at a 1% probability level

RWC: relative water content; CHL: chlorophyll index; PHT: plant height; BIO: above-ground biomass; NS: number of spikes; NGS: number of grains per spike; TKW: thousand-kernel weight; GY: Grain yield; HI: harvest index.

The sign of the deviation of the mid-parent mean value from F1 mean value suggested that dominance acted in the direction of the increased trait value for RWC, CHL, PHT, and HI, and in the direction of decreased trait values for NGS (Table 2). This suggested that dominant

alleles control high values of the first cited traits, while recessive alleles control high values of NGS. Based on contrast analysis, differences between parents were significant for CHL, TKW, GY, and HI but not for RWC, PHT, BIO, NS, and NGS (Tables 1 and 2). Significant

differences existed among segregating generations for all studied traits except for HI. Mean values of the F2 generation deviated significantly from the BCs generations mean values for all studied traits except for CHL and NS (Table 1). Position of the F2 mean among the segregating generations (F2 and BCs) varied among traits. According to the DMRT test, F2 average was significantly higher than both BCs' means for TRE, BIO, NGS, and GY. It was significantly higher than BC1 and significantly lower than BC2 for CHL. It was significantly higher than BC2 and significantly lower than BC1 for PHT, there was non-significantly differences between F2 and both BC1 and

BC2's means for NS, but significantly different from BC2 and non-significant different from BC1 means for TKW. F2 mean was significantly different from BC2 but not from BC1 mean for TKW. Harvest index F2 average was non-significantly different from BC1 but significantly different from BC2 means (Table 1 and 2). These results indicated that the mean values of the generated populations fell within the parental range for some traits and outside of this range for other traits suggesting dominance to over-dominance gene expressions. According to Dvojković *et al.* (2010), differences between F2 and BC generation mean values arise from different parental allelic contributions.

**Table 2.** Mean performances, range and CV% values of the 6-basic generations for nine physio-agronomical traits in durum wheat cross

Parameter	Generation	RWC (%)	CHL (CCI)	PHT (cm)	BIO (g)	NS	NGS	TKW (g)	GY (g)	HI (%)
Mean	Bou	96.52 abc	42.52 f	96.80 c	48.00 ab	8.40 b	45.48 ab	61.57 a	24.76 a	51.68 a
	Mrb5	95.46 bc	55.20 b	92.88 c	42.70 b	9.00 b	45.40 b	46.95 d	20.26 b	47.57 c
	F1	97.91 a	60.13 a	110.50 b	44.32 b	8.40 b	41.26 c	53.79 bc	23.06 ab	51.79 a
	F2	96.65 a	47.37 d	108.00 b	53.85 a	9.93 ab	46.63 a	50.77 c	23.43 ab	43.85 d
	BC1	92.37 e	44.57 e	116.95 a	35.97 c	11.16 a	37.89 cd	51.97 c	17.16 b	47.88 cd
	Bc2	93.79 de	51.35 c	93.75 c	21.27 d	7.22 b	40.41 c	39.22 e	10.20 c	48.40 bc
Range	Bou	2.14	0.60	10.20	8.11	2.00	7.22	2.16	3.30	6.81
	Mrb5	2.29	1.10	7.00	9.51	2.00	1.30	3.34	3.50	4.92
	F1	1.76	0.30	6.00	7.36	1.00	5.34	3.35	9.14	13.93
	F2	13.10	18.20	45.00	70.42	10.00	27.50	22.71	30.00	20.15
	BC1	6.89	11.00	9.50	17.60	7.00	15.86	14.82	9.70	17.80
	Bc2	6.23	9.10	25.00	9.00	5.22	14.54	12.79	2.80	16.06
CV%	Bou	0.91	0.51	4.53	7.17	10.65	6.06	1.33	5.74	5.36
	Mrb5	0.88	0.84	2.67	10.37	11.11	1.27	2.90	7.67	3.86
	F1	0.68	0.22	2.35	8.67	6.52	5.25	2.69	16.98	10.59
	F2	3.37	10.09	9.40	33.29	27.21	14.34	9.32	33.43	8.24
	BC1	2.19	8.93	2.34	14.84	16.21	13.78	8.41	16.92	12.94
	Bc2	2.24	6.66	8.70	14.68	20.92	11.42	9.78	10.83	11.16

Means within a column followed by the same letter are not significantly different.

RWC: relative water content; CHL: chlorophyll index; PHT: plant height; BIO: above-ground biomass; NS: number of spikes; NGS: number of grains per spike; TKW: thousand-kernel weight; GY: Grain yield; HI: harvest index.

### Gene effects

Application of the additive-dominance model with three-parameter revealed that (m) and (d) components were significant for all traits, excepted (d) effect for NS. The (h) gene effect was non-significant for all traits (Table 3), suggesting that almost all studied traits were under the genetic control of additive nature. However, the deviation of the observed from the expected generation

means was highly significant for all traits, as shown by the Chi-squared test. This result suggests that the three-parameter model was not adequate to explain the observed genetic variation for the traits under study because of the presence of non-allelic interaction. The inadequacy of the three-parameter model was also shown by the significance of at least one of the A, B, C, and D scaling tests (Table 3).

**Table 3.** Joint scaling and scaling tests for adequacy of the additive-dominance model for nine physio-agronomical traits in durum wheat cross.

Trait	(m)	(d)	(h)	X <sup>2</sup>	A	B	C	D
RWC (%)	95.99±3.02 **	1.53±0.27 *	1.92±7.35 ns	86.11 **	-9.64±1.38 **	-5.74±1.42 **	-1.20±2.51 ns	7.09±1.51**
CHL (CCI)	48.86±4.82 **	-6.34±0.11 **	11.27±12.16 ns	20934.31 **	-13.50±2.52 **	-12.62±3.84 **	-28.49±3.50 **	-1.19±2.88 ns
PHT (cm)	94.84±9.26 **	1.96±0.13 **	15.66±0.70 ns	190.98 **	26.40±7.03 **	-1.98±10.11 ns	25.32±9.77 **	0.45±6.78 ns
BIO (g)	45.35±13.72 *	2.65±1.25 *	-1.03±28.99 ns	302.30 **	-4.38±11.20 ns	-28.60±10.20 **	35.04±14.07 **	34.01±9.74 **
NS	8.7±2.49 *	-0.3±0.30 ns	-0.3±6.04 ns	42.70 **	5.52±1.24 **	-2.96±1.08 *	5.53±2.12 *	1.49±1.24 ns
NGS	45.44±6.61**	0.64±0.13 *	-4.18±16.57 ns	24.40 **	-9.42±17.60 ns	-6.42±13.13 ns	-15.99±7.51 **	-0.07±9.29 **
TKW (g)	54.26±5.06 **	7.31±0.36 **	-0.47±13.08 ns	47346.65 **	-25.04±11.09 **	-24.64±12.58 **	-40.85±21.77 ns	4.42±3.93 ns
GY (g)	22.51±6.07 *	2.25±0.47 *	0.55±13.06 ns	481.32 **	-11.26±6.50 ns	-19.84±5.71 **	-1.07±9.45 ns	15.01±4.29 **
HI (%)	49.63±5.88 **	2.06±0.74 *	2.17±16.79 ns	148.43 **	-14.36±14.88 ns	-14.08±8.20 ns	-31.29±15.18 **	-1.42±7.06 ns

ns: non-significant effect; \*: significant effect at a 5% probability level; \*\*: significant effect at a 1% probability level  
 RWC: relative water content; CHL: chlorophyll index; PHT: plant height; BIO: above-ground biomass; NS: number of spikes; NGS: number of grains per spike; TKW: thousand-kernel weight; GY: Grain yield; HI: harvest index.

Estimates of the effect of genes are derived from the six-parameter model given in Table 4. Gene main effect (m) was significant for all analyzed traits, indicating that these traits were quantitatively inherited. These results are in accordance with Ninghot *et al.* (2016) and Bilgin *et al.* (2016). Additive (d) and dominance (h) gene effects, additive×additive (i), additive×dominance (j) and dominance×dominance (l) non-allelic interactions were significant for BIO and GY. Additive (d) gene effect, additive×additive (i), additive×dominance (j) and dominance×dominance (l)

non-allelic interactions were significant for TKW. Dominance (h) gene effect, additive×additive (i), additive×dominance (j) and dominance×dominance (l) non-allelic interactions were significant for RWC. Additive (d) gene effect and additive×dominance (j) non-allelic interactions were significant for PHT and NS. Additive (d) and dominance gene effects (h), and dominance×dominance (l) non-allelic interaction were significant for CHL, while dominance gene effect (h), and additive×additive (i) non-allelic interaction were significant for HI.

**Table 4.** Estimates of gene effects of the six-parameter genetic model for nine physio-agronomical traits in durum wheat cross.

Trait	(m)	(d)	(h)	(i)	(j)	(l)	Epistasis
RWC (%)	96.65±0.59 **	1.41±0.93 ns	-12.35±3.04 *	-14.27±3.02 *	-3.89±0.67 *	29.74±4.48 **	Duplicate
CHL (CCI)	47.37±0.87 **	6.78±2.29 *	13.64±5.77 *	2.37±5.76 ns	-0.88±2.30 ns	23.76±9.82 *	Complementary
PHT (cm)	108±1.85 **	-23.2±5.68 *	5.06±13.92 ns	-10.6±13.56 ns	42.48±5.79 **	-0.12±24.71 ns	
BIO (g)	53.85±3.27 **	-14.7±7.22 *	-101.94±19.66 *	-100.91±1.49 **	24.1±7.48 *	165.77±32.13 **	Duplicate
NS	9.93±0.49 **	-3.94±1.33 *	-3.27±3.33 ns	-2.97±3.31 ns	8.48±1.36 **	0.41±5.72 ns	
NGS	46.63±1.22 **	2.53±8.96 ns	-34.08±20.61 ns	-29.90±15.58 ns	-5.14±9.01 ns	46.68±40.34 ns	
TKW (g)	50.77±0.86 **	-12.74±3.52 *	-21.18±13.31 ns	-20.7±7.85 *	10.86±3.57 *	54.42±25.94 *	
GY (g)	23.43±1.38 **	-6.97±3.29 *	-38.45±9.40 ns	-39±8.58 *	9.43±3.45 *	75.42±16.19 *	Duplicate
HI (%)	43.85±1.06 **	0.52±6.74 ns	19.31±5.23 ns	17.14±4.13 *	-5.16±6.78 ns	-6.85±30.92 ns	

ns: non-significant effect; \*: significant effect at a 5% probability level; \*\*: significant effect at a 1% probability level  
 RWC: relative water content; CHL: chlorophyll index; PHT: plant height; BIO: above-ground biomass; NS: number of spikes; NGS: number of grains per spike; TKW: thousand-kernel weight; GY: Grain yield; HI: harvest index.

Additive (d) and dominance gene effects (h), additive×additive (i), additive×dominance (j) and dominance×dominance (l) non-allelic interactions were non-significant for NGS. The 6-parameter model was not

adequate for this trait, suggesting that higher than digenic interaction should be tested (Table 4) Either (h) and (l) and (j) had higher values than (d) and (i), suggesting that dominance played a major role in the inheritance of RWC, CHL, PHT, BIO, NS, TKW, GY, and HI (Table 4). According to Kearsey and Pooni (1996), a greater magnitude of dominance compared to additive gene effects arises when genes are dispersed in the parents. In this case, the estimate of the additive component is reduced compared to the dominance component estimate. Results of the present study indicated that genes controlling the studied traits are predominantly dispersed in the parents. Kearsey and Pooni (1996) mentioned that epistasis is determined when dominance (h) and dominance×dominance (l) effects were significant. When these effects had the same sign, epistasis is of complementary type, while different signs indicated duplicate epistasis. In the present study, the presence of duplicate epistasis controlling the inheritance of RWC, BIO, and GY is suspected because (h) and (l) components had opposite signs. This type of epistasis limits the variability range and early selection efficiency (Kearsey and Pooni, 1996). Thus, selection of RWC, BIO, and GY must be delayed to advanced generations to benefit from the reduction of non-fixable genetic variation and exploit transgressive segregants due to significant additive×additive (i) gene effects and duplicate type epistasis.

Dominance (h) and dominance×dominance (l) epistatic gene effects had a similar sign; which suggested complementary epistatic effects for CHL. Compared to what is reported in the literature, the results of the present study corroborate findings of Ferrari *et al.* (2018), who observed that for GY additive (d) gene effect was not significant, but dominance (h) and dominance×dominance (l) epistatic effects made the higher contribution to the inheritance of this trait. For this character, Ljubičić *et al.* (2016) reported duplicate type epistasis, proposing to delay selection for this trait because of the narrow range of variability and high probability of low selection success in an early generation. Analysis of the nature and magnitude of the gene effects of quantitative traits helps to design an efficient improvement program (Shekhawat *et al.*, 2000). Goldringer *et al.* (1997) found that PHT was inherited additively, while GY showed larger epistatic than additive effects. The six-parameter model revealed

that non-additive (h) and epistatic genetic effects, and some additive (d) gene effects played a significant role in the inheritance of the studied traits. Dominance (h) and dominance×dominance (l) gene effects were relatively higher compared to additive (d) gene effects for all traits except NGS, revealing the low importance of additive gene effects in the genetic control of the studied traits. It seems that the genetic control of a given trait cannot be definitively characterized because it depends on the genetic material studied and the environmental conditions. Based on the findings of the present research, it can be concluded that the investigated traits show complex genetic behavior, which implies that early selection would be less efficient. Selection in advanced generations is recommended for the improvement of the above-cited traits.

#### **Heritabilities, degree of dominance, expected response to selection, and genotypic correlation**

Estimates of heritability are useful for a breeder to weigh the proportion of variation which is inheritable from that which is non-heritable. Results of the present study indicated that broad sense heritability values varied from almost 1.00 for CHL to 0.59 for HI. Based on the Student's t-test, these values were significant for RWC, CHL, PHT, BIO, NS, NGS, and GY and non-significant for TKW and HI. Narrow senses heritability values were somewhat lower than their counterpart broad sense heritabilities, varying from 0.93 for NGS to 0.35 for TKW, but they were significant for all trait, except HI (Table 5). The fact that  $h^2_{bs}$  of TKW was non-significant, while its counterpart  $h^2_{ns}$  was; it arises from the size of the standard error of each parameter, low for  $h^2_{ns}$  and large for  $h^2_{bs}$ . Globally these heritability values corroborated those reported by Dvojković *et al.* (2010), who found that narrow sense heritability values ranged among crosses, from 0.35 to 0.42 for NGS, from 0.50 to 0.50 for GY, and from 0.29 to 0.41 for TKW. Novoselovic *et al.* (2004) reported for the same parameters, values ranging, among cross combinations, from 0.54 to 0.81 for PHT, from 0.09 to 0.76 for NS, from 0.11 to 0.99 for NGS, from 0.21 to 0.78 for GY, and from 0.49 to 0.72 for TKW. High heritability values indicate that the environment least influences the characters studied in their expression, which suggests that selection for these traits would be effective owing to their high genetic transmissibility.

The average degree of dominance values was less than unity: 0.15, 0.65, 0.71, 0.72, and 0.77 for GY, RWC, CHL, NS, and PHT, respectively; it suggested partial dominance. Complete dominance was observed for BIO and GY, whose average degree of dominance was equal to unity, while super-dominance was involved in the genetic control of TKW and HI (Table 5). Thus, the preponderance of non-additive genetic control and low to intermediate heritability values suggested delaying selection to later advanced generation for the studied traits. These results agree with those reported by Dorri *et al.* (2014) and Fellahi *et al.* (2016).

Mohamed *et al.* (2013) reported predominance of additive gene effect in the inheritance of TKW while the predominance of non-additive gene effect was involved

in the inheritance of PHT, NS, and GY per plant. These authors also noted that the average degree of dominance indicated overdominance for TKW, and partial to complete dominance for PHT, NS, and GY. Madic *et al.* (2002) found that the average degree of dominance indicated over-dominance in the inheritance of HI, which showed a low, narrow-sense heritability of 0.26 because of a strong environmental effect on the expression of this trait. However, Mohamed (2014) reported significant additive genetic effects and greater influence of epistasis.

Selection is concerned with changes of two or more characters simultaneously; thus, this study of the relationships between agronomic traits becomes important. This information helps to identify useful

**Table 5.** Broad ( $h^2_{bs}$ ) and narrow sense ( $h^2_{ns}$ ) heritabilities, average degree of dominance ( $\sqrt{H/D}$ ), genotypic correlation between GY ( $r_g$ ) and the studied traits, and expected response to selection expressed as % of the trait overall mean (R%).

Trait	$h^2_{bs} \pm SE$	$h^2_{ns} \pm SE$	$\sqrt{H/D}$	$r_g \pm SE$	R%
RWC (%)	0.94±0.30 *	0.69±0.14 *	0.65	0.780±0.237 *	06.55
CHL (CCI)	1.00±0.45 **	0.66±0.11*	0.71	-0.114±0.215 ns	20.71
PHT (cm)	0.91±0.29 **	0.62±0.14 *	0.77	0.227±0.250 ns	17.53
BIO (g)	0.95±0.05 **	0.50±0.17 *	0.99	0.948±0.307 *	65.32
NS	0.92±0.28 **	0.64±0.15 *	0.72	0.143±0.255 ns	51.45
NGS	0.90±0.40 **	0.93±0.10 *	0.15	0.114±0.172 ns	26.67
TKW (g)	0.93±0.56 ns	0.35±0.17 *	1.33	0.868±0.267 *	17.76
GY (g)	0.86±0.16 **	0.47±0.13 *	1.03	-	59.03
HI (%)	0.69±0.83 ns	0.19±0.10 ns	2.77	0.182±0.382 ns	17.82

ns: non-significant effect; \*: significant effect at a 5% probability level; \*\*: significant effect at a 1% probability level

RWC: relative water content; CHL: chlorophyll index; PHT: plant height; BIO: above-ground biomass; NS: number of spikes; NGS: number of grains per spike; TKW: thousand-kernel weight; GY: Grain yield; HI: harvest index.

characters which are an indicator of grain yield potential. In this context, phenotypic correlation is less important than genetic correlation because environmental effects usually inflate it. Genetic correlation provides a measurement of genetic association between characters and is used in selection to target another character genetically more complex. Genotypic correlation coefficients, relating GY to the other studied traits, found in this study, were non-significant for CHL (-0.114ns), PHT (0.227ns), NS (0.143ns), NGS (0.114ns) and HI (0.182ns) and significant for RWC (0.780\*), BIO (0.948\*) and TWK (0.668\*) (Table5). These results

suggested that delayed selection based on RWC, BIO, or TKW may improve GY substantially. Expected response to selection is based on phenotypic variability, broad-sense heritability, and selection intensity (5% selection intensity). Based on the classification of this parameter, attributed to Johnson *et al.* (1955); values found in the present study were low, being less than 10% for RWC, moderate, in the 10 - 20% range, for PHT, TKW and HI, and high, above 20%, for CHL, BIO, NS, NGS, and GY (Table 5). These results corroborated findings of Majumder *et al.* (2008) who noted that PHT, NS, NGS, TKW, HI, and GY showed an appreciable

genetic advance of 23.39, 13.31, 39.06, 33.88, 31.90, and 32.82%, respectively. Fellahi *et al.* (2015) reported estimates of the expected response to selection ranging from 10.58% for TKW to 63.25% for GY.

## CONCLUSION

Results of the present investigation indicated that gene main (m) effects, derived from the six-parameter model, was significant for all studied traits; while significance of additive (d), dominance (h), additive $\times$ additive (i), additive $\times$ dominance (j) and dominance $\times$ dominance (l) gene effects and allelic interactions varied among traits. These results suggested that dominance played a major role in the inheritance of the studied traits and that the genes involved in the inheritance of these traits are predominantly dispersed in the parents with the presence of duplicate epistasis for RWC, BIO, and GY, and complementary epistasis for CHL. Narrow sense heritability values varied from 0.93 for NGS to 0.35 for TKW and significant for all trait except HI. The average degree of dominance values was less than unity for GY, RWC, CHL, NS, and PHT, suggesting partial dominance. Complete dominance was observed for BIO and GY, while super-dominance was involved in the genetic control of TKW and HI. High genotypic correlation coefficients were found between GY and RWC, BIO, and TWK. Expected responses to selection were low for RWC, moderate for PHT, TKW, and HI, and high for CHL, BIO, NS, NGS, and GY. Based on these findings it can be concluded that the investigated traits show complex genetic behavior, which implies that early selection would be less efficient; therefore, it is recommended delaying the selection to advanced generations to benefit from the reduction of non-fixable genetic variation and exploit transgressive segregators due to the significant interaction additivity $\times$ additivity (i) of the gene and duplicated epistasis.

## ACKNOWLEDGMENTS

This study was undertaken as a part of the project CNEPRU N° F01220140023 titled 'Variabilité, déterminisme génétique et sélection des céréales sous conditions semi-arides des hautes plaines orientales', financed by the Algerian Ministry of Higher Education and Scientific Research. Special thanks are extended to the staffs of the INRA-ITGC-ARS of Setif and Khroub, particularly durum wheat breeding teams for kindly providing seeds, helping in trials management and data collection.

## REFERENCES

- Annicchiarico P, Bellah F and Chiari T. 2005. Defining sub regions and estimating benefits for a specific adaptation strategy by breeding programs. A case study. *Crop Science* 45(5): 1741-1749.
- Azimi AM, Marker S and Bhattacharjee I. 2017. Genotypic and phenotypic variability and correlation analysis for yield and its components in late sown wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* 6(4): 167-173.
- Belagrouz A, Chennafi H, Bouzerzour H, Hakimi M, Razem R, and Hadj Sahraoui A. 2018. Relationships among water use efficiency and the physio-agronomic traits in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars assessed under rainfed conditions of the eastern high plateaus of Algeria. *The Journal Agriculture and Forestry* 64(3): 159-172.
- Benbella M and Paulsen GM. 1998. Efficacy of treatments for delaying senescence of wheat leaves: II. Senescence and grain yield under field conditions. *Agronomy Journal* 90(3):332-338. doi: 10.2134/agronj1998.00021962009000030004x
- Bhutta MA and Mishra Y. 1995. Studies on yield and yield components in spring wheat under drought conditions. *Journal of Agricultural Research* 35(1): 75-79.
- Bilgin O, Kutlu I and Balkan A. 2016. Gene effects on yield and quality traits in two bread wheat (*T. aestivum* L.) crosses. *International Journal of Crop Science and Technology*, 2(1): 1-10.
- Cavalli LL. 1952. An analysis of linkage in quantitative inheritance. pp. 135-144. In: Reeve ECR and Waddington CH (eds). *Quantitative Inheritance*. HMSO, London.
- Dhanda SS and Sethi GS. 1998. Inheritance of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Euphytica* 104(1): 39-47. doi: 10.1023/A:1018644113378
- Dhanda SS and Sethi GS. 2002. Tolerance to drought stress among selected Indian wheat cultivars. *Journal of Agricultural Science* 139(3): 319-326. doi: 10.1017/S0021859602002526
- Dvojković K, Drezner G, Novoselović D, Lalić A, Kovačević J, Babić D and Barić M. 2010. Estimation of some genetic parameters through generation means analysis in two winter wheat crosses. *Periodicum Biologorum* 112(3): 247-251.
- Dorri P, Khorasani SK and Shahrokhi M. 2014. Generation means analysis. A case study of variance components in KSC 500 generations of maize (*Zea mays* L.). *International Research Journal of Applied and Basic Sciences* 8(2): 194-200.
- Fellahi ZEA, Hannachi A, Bouzerzour 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 ZEA, Hannachi A, Bouzerzour and Benbelkacem A. 2016. Genetic control of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) traits. *Songklanakarin Journal of Science and Technology* 38(1): 91-97.
- Ferrari ED, Ferreira VA, Grassi EM, Picca AMT and Paccapelo HA. 2018. Genetic parameters estimation in quantitative traits of a cross of triticale ( $\times$  *Triticosecale* Wittmark.). *Open Agriculture* 3: 25-31. doi: 10.1515/opag-2018-0003
- García-Navarro E, Fernández-Martínez JM, Pérez-Vich B, and Velasco L. 2016. Genetic analysis of reduced  $\gamma$ -Tocopherol content in Ethiopian mustard seeds. *The Scientific World Journal* 2016: 1-7. doi: 10.1155/2016/7392603
- Goldringer I, Brabant P and Gallais A. 1997. Estimation of

- additive and epistatic genetic variances for agronomic traits in a population of doubled-haploid lines of wheat. *Heredity* 79: 60-71.
- Golparvar AR, Ghasemi-Pirbalouli G and Madani H. 2006. Genetic control of some physiological attributes in wheat under drought stress conditions. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 9(8): 1442-1446. doi: 10.3923/pjbs.2006.1442.1446
- Hallauer AR and Mirinda Filho JB. 1989. *Quantitative genetics in maize breeding*. Second edition. Ames, IOWA State University Press. 468 p.
- Hammer Ø, Harper DAT and Ryan PD. 2001. PAST. Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1-9.
- Hannachi A, Fellahi ZEA and Bouzerzour H. 2017. A genetic analysis of some metric traits in a 6x6 half-diallel crosses of durum wheat (*Triticum turgidum var durum* L.) under semi-arid conditions. *Jordan Journal of Agricultural Sciences* 13(4): 215-227.
- IRRI - International Rice Research Institute. 2007. *CropStat for Windows 7.2*. Dapo, Manila.
- Johnson HW, Robinson HE and Comstock RE. 1955. Estimates of genetic and environmental variability in soybean. *Agronomy Journal*. 47(7): 314-318.
- Kearsey MJ and Pooni HS. 1996. *The genetical analysis of quantitative traits*. Chapman and Hall, London. 396 p.
- Koots KR and Gibson JP. 1996. Realized sampling variances of estimates of genetic parameters and the difference between genetic and phenotypic correlations. *Genetics* 143(3): 1409-1416.
- Kwon SH and Torrie JH. 1964. Heritability and inter-relationship among traits of two Soybean Populations. *Crop Science* 4:196-198.
- Ljubičić N, Petrović S, Dimitrijević M and Hristov N. 2016. Gene actions involved in the inheritance of yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Emirates Journal of Food and Agriculture* 28(7): 477-484.
- Madic M, Kuburovic M, Kraljevic-Balalic M and Petrovic S. 2002. Variability and variance components for harvest index in winter Barley. *Acta Agriculturae Serbica* 7(14): 17-24.
- Mahpara S, Hussain ST, Iqbal J, Noorka IR and Salman S. 2018. Analysis of generation means for some metric plant traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) hybrids. *Pure and Applied Biology* 7(1): 93-102. doi: 10.19045/bspab.2018.70012
- Majumder DAN, Shamsuddin AKM, Kabir MA and Hassan L. 2008. Genetic variability, correlated response and path analysis of yield and yield contributing traits of spring wheat. *Journal of the Bangladesh Agricultural University* 6(2): 227-234. doi: 10.3329/jbau.v6i2.4815
- Manivannan N. 2014. TNAU STAT-Statistical package. In: <https://sites.google.com/site/tnaustat>.
- Mansouri A, Oudjehih B, Benbelkacem A, Fellahi ZEA and Bouzerzour H. 2018. Variation and relationships among agronomic traits in durum wheat [*Triticum turgidum* (L.) Thell. Ssp. *Turgidum* conv. *Durum* (Desf.) Mackey] under south Mediterranean growth conditions: Stepwise and path analyses. *International Journal of Agronomy* 2018: 1.-11 p. doi: 10.1155/2018/8191749
- Mather K and Jinks JL. 1982. *Biometrical Genetics*. Third Edition. Chapman and Hall, London.
- Mohamed SH, El-Said RAR and Abd-El-Haleem SHM. 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. doi: 10.5829/idosi.wasj.2013.27.08.13710
- Mohamed NEM. 2014. Genetic control for some traits using generation means analysis in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Plant & Soil Science* 3(9):1055-1068.
- Ninghot CJ, Boratkar MV, Thawari SB and Potdukhe NR. 2016. Generation mean analysis for yield and yield components in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Genetics* 8(4): 204-206.
- Novoselovic DB, 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. doi: 10.1590/S1415-47572004000100015
- Pask AJD, Pietragalla J, Mullan D, and Reynolds MP. 2012. *Physiological Breeding II: A field guide to wheat phenotyping*. CIMMYT, México. 140 p.
- Quarrie SA, Stojanović J and Pekić S. 1999. Improving drought tolerant in small-grained cereals: A case study, progress and prospects. *Plant Growth Regulation* 9: 1-21.
- Robinson HF, Comstock RE and Harvey PH. 1949. Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. *Agronomy Journal* 41(8): 353-359.
- Sahnoune F, Belhamel M, Zelmat M and Kerbach R. 2013. Climate Change in Algeria: Vulnerability and strategy of mitigation and adaptation. *Energy Procedia* 36: 1286-1294. doi: 10.1016/j.egypro.2013.07.145
- Shekhawat US, Bhardwaj RP and Prakash VC. 2000. Gene action for yield and its components in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Indian Journal of Agricultural Research* 34(3): 176-178.
- Singh RK and Chaudhary BD. 1985. *Biometrical methods in quantitative genetics analysis*. Kalyani Publishers, New Delhi. 318 p.
- Singh G, Bhullar GS and Gill KS. 1985. Inheritance of some plant characters in an inter-varietal cross of bread wheat. *Crop Improvement* 12(2): 179-183.
- Steel RGD and Torrie JH. 1982. *Principles and procedures of statistics*. McGraw-Hill Book Company, New York, Toronto, London. 481 p.
- Uzokwe VNE, Asafo-Adjei B, Fawole I, Abaidoo R, Odeh IOA, Ojo DK, Daxshiel K and Sanginga N. 2017. Generation mean analysis of phosphorus-use efficiency in freely nodulating soybean crosses grown in low-phosphorus soil. *Plant Breeding* 136(2): 139-146. doi: 10.1111/pbr.12453

**ملخص:** زراعة الحبوب في الجزائر بما فيها زراعة القمح الصلب (*Triticum durum* Desf.) تواجه العديد من الإجهادات حيث ان الاجهاد المائي ودرجة الحرارة المرتفعة هما الأكثر لفتا للنظر. البحث عن المقاومة لهذه الاجهاديات تعد كأولوية في مجال تحسين النبات. أجريت هذه الدراسة على مستوى محطة التجارب الزراعية للمعهد التقني للمحاصيل الكبرى (ITGC) بسطيف خلال الموسمين الزراعيين 2013/2014 و 2017/2018، حيث الهدف هو التحليل الوراثي و تحديد العوامل الوراثية للصفات المورفوفيزيولوجية لستة أجيال أساسية لتصلب عند القمح الصلب (*Triticum durum* Desf.) و 6 عشائر F2 و سلالاتهم الابوية. نتائج تحليل الأجيال الأساسية تكشف أن الصفات التي تم تحليلها تظهر نظام وراثي معقد. لذلك يجب تأجيل الاختبار لهذه الصفات وممارسته على أجيال أكثر تقدما مثل F7 أو حتى F8 وأكثر، للاستفادة من تقليل التعبير السيادة، تقدير أفضل للأفعال الوراثية المضيئة واحتمالات التجاوزات الناشئة من وجود التفاعل الوراثي مضيف×مضيف [i] معنوي. توضح المقارنة بين أداء العشائر F2 وسلالاتهم الابوية وجود تجاوزات داخل F2 لجميع الصفات المحللة ويمكن ممارسة اختبار الأحادي الصفة بين العشائر F2 لتحسين طول السنبل و عدد الحبوب في السنبل و لتقليص المساحة الورقية ونسبة التحطم الخلوي. بينما يمكن إجراء اختبار الأحادي الصفة داخل العشائر F2 لتحسين كل الصفات المدروسة. هذه الدراسة تشير إلى وجود عمل الجينات المضاف للمساحة الورقية والكتلة الحيوية الهوائية مما يشير إلى أن الاختيار المبكر سيكون فعالاً في تحسين كلا المتغيرين. من ناحية أخرى، يجب تأخيره لتحسين الصفة الأخرى التي تتميز بسلوك جيني معقد.

**كلمات مفتاحية:** *Triticum durum*، تسامح، عمل الجينات، الأجيال الأساسية، درجة حرارة الغطاء النباتي، محتوى المائي النسبي، اليخضور.

**Résumé :** la céréaliculture algérienne y compris la culture du blé dur (*Triticum durum* Desf.) est confrontée à une multitude de contraintes dont le déficit hydrique et les hautes températures sont les plus marquantes. La recherche de la tolérance à ces contraintes est un objectif prioritaire dans le domaine de l'amélioration variétale. Cette étude a été conduite au niveau de la Station Expérimentale Agricole de l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC) de Sétif au cours des campagnes agricoles 2013/2014 et 2017/2018, dont l'objectif est d'analyser l'hérédité et d'estimer les paramètres génétiques des caractères morpho-physiologiques des 6 générations de base d'un croisement de blé dur (*Triticum durum* Desf.), et de 6 populations F<sub>2</sub> et leurs parents. Les résultats de l'analyse des générations de base révèlent que les caractères analysés montrent un déterminisme génétique complexe, de ce fait la sélection pour ces caractères doit être reportée et pratiquée sur des générations plus avancées telles que les F7 voire F8 et plus, pour bénéficier de la réduction de la variance de dominance, d'une meilleure estimation des effets géniques additifs et des possibilités de transgressions qui émergent suite à la présence d'interaction génique de type additive x additive [i] significative. La comparaison entre les performances des populations F<sub>2</sub> et celles des parents montre la présence de transgresseurs au sein des F<sub>2</sub> pour l'ensemble des caractères analysés et que la sélection monocaractère peut être pratiquée pour améliorer la longueur de l'épi et le nombre de grains par épi et pour réduire la surface de la feuille étendard et le dommage cellulaire. Cette étude indique la présence d'action génique de nature additive pour la surface de la feuille étendard et la biomasse aérienne, ce qui suggère que la sélection précoce serait probablement efficace pour améliorer ces deux variables. En revanche, il faut la retarder pour améliorer les autres caractères, qui se caractérisent par un comportement génétique complexe.

**Mots clés :** *Triticum durum*, tolérance, action génique, générations de base, température de couvert végétal, teneur relative en eau, chlorophylle.

**Abstract:** Algerian Durum wheat (*Triticum durum* Desf.) faces a multitude of abiotic constraints among which drought and high temperatures are the most significant. Search for tolerance to these constraints is a priority objective in varietal improvement. This study was conducted at the experimental site of ITGC (Technical Institute of Field Crops) station of Setif during 2013/2014 and 2017/2018 cropping seasons. The objective was to analyze the heredity of morpho-physiological traits of 6 basic generations of a durum wheat cross, and six F<sub>2</sub> populations and their parents. The results of the basic-generation analysis revealed that the traits analyzed show a complex genetic determinism, therefore the selection for these characters must be delayed and practiced on more advanced generations such as F7 or even F8 and more, to benefit from the reduction of dominance variance, a better estimate of additive genetic effects and possibilities of transgressions which emerge due to the presence of significant additive x additive [i] gene interaction. The comparison between the performances of the F<sub>2</sub> populations and those of the parents showed the presence of transgressors within the F<sub>2</sub> for all the analyzed traits and that the single-character selection inter-populations can be practiced to improve spike length and number of grains per spike and to reduce leaf area and percentage of damaged cells. While single-character intra-family selection can be conducted to improve all studied traits. This study indicated the presence of additive gene action for the leaf area and above ground biomass suggesting that early selection would probably be effective in improving these two variables. On the other hand, it must be delayed to improve the other traits, which are characterized by complex genetic behavior.

**Key words:** *Triticum durum*, tolerance, gene action, basic-generations, canopy temperature, relative water content, chlorophyll.