

CN910039

F300

KHA

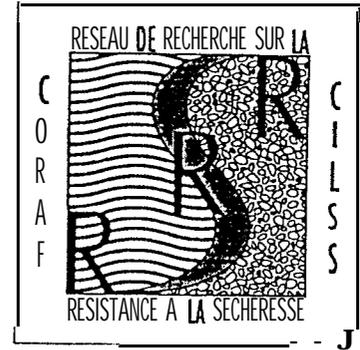
1990/34

CENTRE D'ETUDE REGIONAL  
POUR L'AMELIORATION DE L'ADAPTATION  
A LA SECHERESSE

CERAAS

I.S.R.A. - C.N.R.A.  
BP53 Bambey SENEGAL  
TEL. 73-60-50

RECEU  
1990/34



1er ATELIER "PHYSIOLOGIE, GENETIQUE et SELECTION pour  
l'AMELIORATION de l'ADAPTATION à la SECHERESSE  
des ESPECES CULTIVEES."

---oOo---

GENETIQUE ET SELECTION DE  
L'ADAPTATION A LA SECHERESSE  
DES ESPECES CULTIVEES

J.-L. B. KHALFAOUI

---

du 5 au 9 Novembre 1990 - I.S.R.A. C.N.R.A. Bambey Sénégal

---

## INTRODUCTION

Pour introduire cette deuxième session consacrée à la génétique et à la sélection de l'adaptation à la sécheresse, NOUS allons commencer par replacer les sujets traités dans la démarche générale qui doit permettre la mise en place de programme de sélection adaptés. Cette démarche peut être résumée par un schéma linéaire (Figure 1) où les étapes s'enchaînent allant de la caractérisation de la sécheresse jusqu'à l'obtention de la variété adaptée.

La première étape n'est pas abordée dans cet atelier, il s'agit de la caractérisation bioclimatologique du type de sécheresse subi puisqu'il n'existe pas un type de sécheresse mais plusieurs suivant les régions.

Les trois étapes suivantes concernent la physiologie et ont été traitées au cours de la première session. Il s'agit en premier lieu de la caractérisation des stades critiques d'intervention de la sécheresse dans la vie de la plante et d'un point de vue agronomique plus restrictif, vis-à-vis de sa production. Ces stades critiques varient suivant les espèces (HALL et al., 1979 ; FISHER, 1973 ; SLATYER, 1973 ; TURK, 1979). En fonction de la sécheresse subie et des stades critiques chez l'espèce considérée, l'étape suivante consiste à mettre en évidence les caractères physiologiques à sélectionner pour obtenir une meilleure adaptation. La dernière étape de la physiologie consiste à mettre au point les tests de criblage des caractères adaptatifs, utilisables en sélection.

A l'issue du travail du physiologiste, un idéotype d'adaptation à la sécheresse est défini avec le généticien. Celui-ci se charge alors des quatre dernières étapes du schéma.

A savoir :

- L'évaluation de la variabilité génétique des caractères d'adaptation ;
- L'utilisation des tests de criblage ;
- L'étude de la génétique de ces caractères ;
- Le choix et la conduite d'un programme de sélection adapté.

## I - VARIABILITES GENETIQUES DES CARACTERES D'ADAPTATION

La variabilité génétique des caractères d'adaptation à la sécheresse conditionne le progrès génétique que l'on pourra obtenir pour ces caractères.

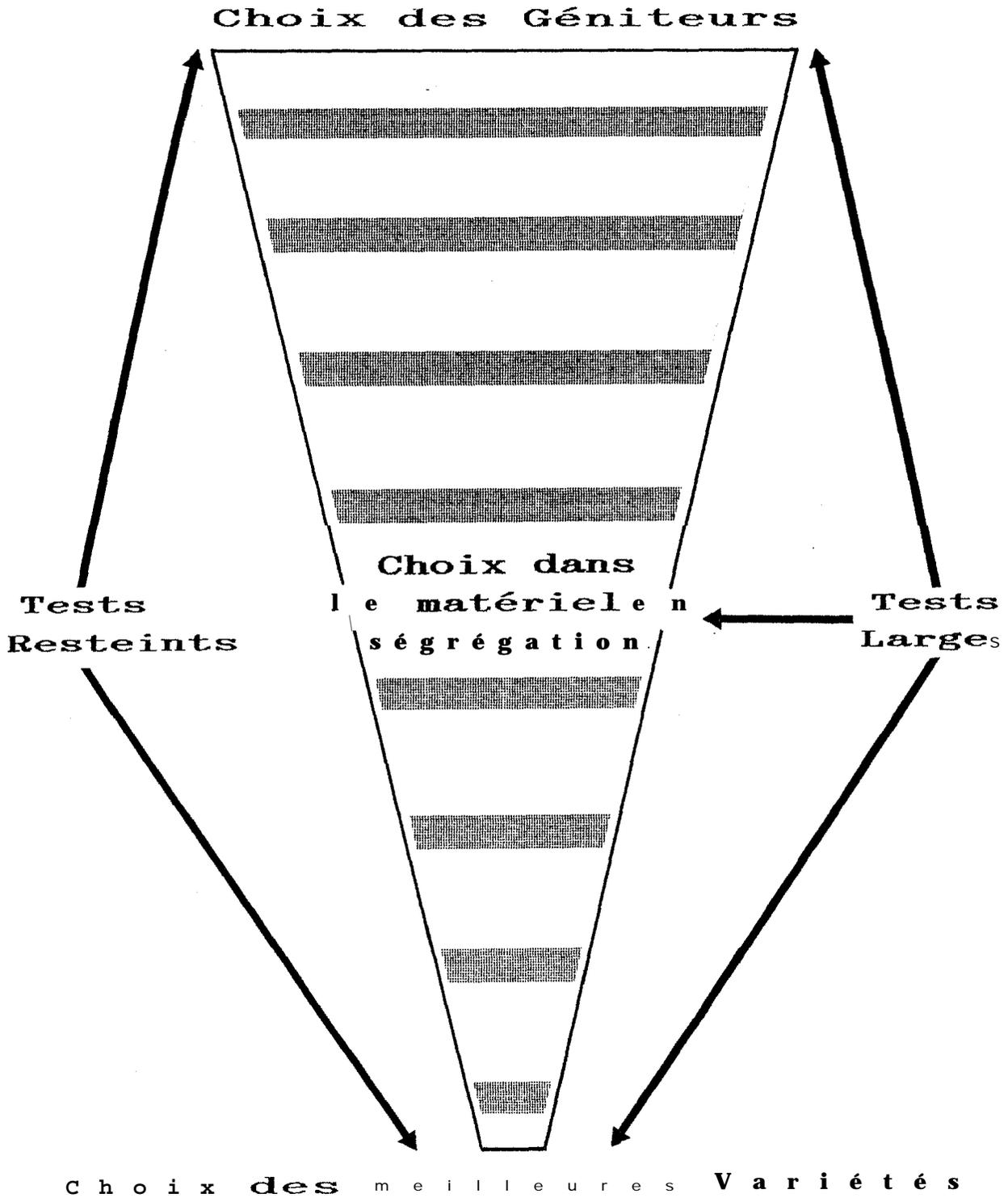
Les Tableaux 1, 2 et 3 font un point bibliographique sur la variabilité génétique des caractères d'adaptation à la sécheresse. Chaque tableau correspond à un des trois types de caractère d'adaptation à la sécheresse selon la classification de LEVITT (1981). A savoir :

- 1 - Les caractères d'esquive de la sécheresse
- 2 - Les caractères d'évitement de la sécheresse
- 3 - Les caractères de tolérance à la sécheresse.

Si l'on examine ces tableaux, on voit clairement qu'il existe une grande disparité entre les niveaux d'avancement des recherches, aussi bien entre les espèces qu'entre les caractères adaptatifs. Chez le blé, par exemple, la variabilité génétique des différents caractères adaptatifs est assez bien évaluée alors que pour *Phaseolus vulgaris* L., les informations sont très fragmentaires (Tableau 4). De même, la variabilité génétique des paramètres de développement racinaire est assez bien connue chez les principales espèces, alors que celle du maintien de la photosynthèse n'a été étudiée que chez quelques plantes (Tableau 5). Ceci met en évidence l'effort de recherche important qu'il reste à accomplir dans le domaine de la caractérisation de la variabilité génétique des caractères adaptatifs. Or, cette vérification de l'existence d'une variabilité génétique est indispensable car pour certains caractères il n'y a pas ou peu de variabilité génétique, ce qui empêche leur sélection. Si l'on reprend l'exemple du blé (Tableau 4), on voit qu'il n'existe pas de variabilité génétique pour le contrôle stomatique et le taux de transpiration à pleine ouverture stomatique. Nous avons rencontré ce cas chez l'arachide avec les réserves en amidon dans les racines (KHALFAOUI, 1988). Chez cette espèce, il existe des réserves en amidon dans les racines qui peuvent être mobilisées en cas de sécheresse. Par contre, l'étude de plusieurs variétés a montré qu'il n'existe pas de variabilité génétique pour ce caractère. Il y a donc impossibilité de sélectionner ce caractère chez l'arachide.

Au delà de la mise en évidence par le physiologiste d'un caractère adaptatif chez une espèce, il est nécessaire de vérifier que cette espèce présente une variabilité génétique pour ce caractère afin qu'il puisse être sélectionné. En cas d'absence de variabilité génétique, le caractère adaptatif doit être supprimé de l'idéotype d'adaptation. Il existe donc un Feed Back de l'étude de la variabilité génétique des caractères d'adaptation sur la définition de l'idéotype (Figure 1).

Figure n°2: Schéma d'utilisation des tests de criblage de types larges et restreints dans un programme de sélection.



## II - UTILISATION DES TESTS DE CRIBLAGE

Il existe deux sortes de tests de criblage. Ceux qui sont adaptés à la sélection de matériels génétiques stabilisés et reproductibles, c'est-à-dire des lignées, des Hybrides F1 ou des populations à variabilité génétique limitée. Nous appellerons ces tests des tests restreints.

Il existe d'autre part des tests de criblage qui permettent la sélection de matériels génétiques en ségrégation, c'est-à-dire des familles issues de croisements. Nous appellerons ces tests des tests larges.

Un test donné sera de type restreint ou large suivant sa lourdeur et sa précision.

Sa lourdeur est définie par le nombre de plantes que le test est capable d'évaluer par unité de temps. Il est fonction des moyens investis.

Sa précision est définie par le nombre de plantes du même génotype que le test doit évaluer pour juger de ce génotype. Ce nombre varie pour un même caractère suivant la technique employée. Par exemple pour la densité racinaire, deux techniques sont utilisées au CERAAS qui ne présentent pas la même précision. La première est de précision moyenne, il s'agit d'une notation visuelle selon une échelle arbitraire de 0 à 5 de la densité racinaire observée à l'aide de tubes-rhizotrons à face transparente. La deuxième, d'une grande précision emploie un planimètre vidéo. La précision d'un test varie pour une même technique suivant l'espèce étudiée. Si l'on reprend l'exemple de la densité racinaire, une troisième technique d'évaluation est utilisée au C.E.R.A.A.S. Elle consiste à mesurer la conductivité électrique entre le collet de la plante et la terre. Cette technique est d'une grande précision dans le cas du sorgho, elle est moyenne dans celui du mil et nulle chez l'arachide. On remarquera que dans la majorité des cas, la lourdeur d'un test est en fonction inverse de sa précision.

Un test sera de type restreint, s'il ne peut cribler qu'un petit nombre de plantes par unité de temps ou si sa précision est faible. A l'inverse, un test sera de type large, s'il est capable de cribler un grand nombre de plantes par unité de temps et si sa précision est élevée.

Cette distinction entre les tests larges et les tests restreints est très importante pour leur utilisation dans les programmes de sélection (Figure 2). En effet, si le test dont on dispose est de type restreint, il ne pourra être utilisé que pour le choix des géniteurs dans une collection et pour le choix des meilleures variétés obtenues à l'issue du programme de sélection. Par contre, si le test disponible est de type large, il pourra être utilisé pour le choix des géniteurs et des meilleures obtentions mais également pour le choix dans le matériel en ségrégation. Il permettra alors à travers le programme de sélection de "façonner" les génotypes.

### III - GENETIQUE DES CARACTERES ADAPTATIFS

Passons maintenant à la 'génétique des caractères adaptatifs qui va être traitée en deux parties :

- les corrélations entre caractères ;
- l'hérédité des caractères adaptatifs.

#### 1 - Corrélations entre caractères

On distingue deux types de corrélation entre les caractères adaptatifs et entre ceux-ci et les caractères agronomiques. Il s'agit des corrélations physiologiques et des corrélations génétiques.

Les corrélations d'ordre physiologique ne peuvent être modifiées par sélection. D'un point de vue génétique, il s'agit d'un phénomène de pleïotropisme. C'est ce type de corrélation que les caractères travaillés doivent présenter avec la production en conditions sèches, pour qu'ils soient effectivement adaptatifs. Les Tableaux 6 et 7 font le point sur les corrélations qui ont été démontrées chez les principales espèces : premièrement entre les caractères adaptatifs et l'adaptation à la sécheresse des plantes ou des variétés : deuxièmement et plus intéressantes les corrélations démontrées entre les caractères adaptatifs et la production en conditions de sécheresse. L'observation de ces tableaux révèle, là encore, que le niveau d'avancement des recherches est largement insuffisant. Pour de nombreuses espèces, il existe de nombreux caractères supposés adaptatifs pour lesquels leur avantage vis-à-vis de la productivité en conditions de sécheresse n'a pas été démontrée. Il s'agit du deuxième champ d'investigation qu'il serait nécessaire de privilégier. Or cette information est capitale car selon les espèces, un caractère donné sera effectivement adaptatif ou pas. Par exemple, la germination sous pression osmotique élevée (Tableau 7), qui correspond à la germination en conditions hydriques limitantes, est en corrélation avec la production en conditions de sécheresse chez le maïs et le sorgho alors qu'elle ne l'est pas chez le soja.

Dans le cas des corrélations d'ordre génétique, les caractères sont conditionnés par des gènes distincts. Des expressions données peuvent avoir été associées dans les mêmes génotypes sous l'effet des pressions de sélection naturelle et humaine. Si ces gènes sont liés par des effets de linkage il sera difficile, voire impossible, de dissocier les allèles par recombinaison génétique dans du matériel en ségrégation. Par contre, si les gènes ne sont pas liés par des effets de linkage, les associations alléliques pourront être modifiées par recombinaisons génétiques. Ce phénomène a une conséquence directe pour les interprétations physiologiques. En effet, les

études physiologiques sont menées sur des variétés ayant été créées par sélections naturelle et humaine. Certaines corrélations entre les caractères et entre ceux-ci et la productivité sont mises en évidence qui peuvent conduire à tort à supposer l'existence de corrélations physiologiques directes, donc à des liens de causes à effets, alors qu'il ne s'agit en fait que de corrélations génétiques donc indirectes. Le risque de corrélations génétiques est accru par le fait que dans un souci d'avoir une approche la plus complète possible des comportements de l'espèce, les études associent très souvent des variétés constituant des idéotypes adaptatifs très différents. En absence d'effet de linkage les expressions vont être dissociées dans les individus issus du croisement entre ces variétés. Ceci peut être illustré par le cas de la précocité chez l'arachide (KHALFAOUI, 1990a, 1990b). Une étude des corrélations sur un ensemble de variétés représentatives d'une large collection a mis en évidence une très forte corrélation positive entre la précocité de mise à floraison et la précocité de maturation des fruits ( $r = -0.98***$ ). Elle pourrait être attribuée en première analyse à une liaison physiologique directe entre les deux caractères. Or une étude menée en générations F3 sur du matériel génétique en ségrégation, indique une absence complète de corrélation génétique ( $r = -0,021$ ). Il est donc important lors d'études destinées à expliquer les mécanismes physiologiques intervenant dans la plante, que les corrélations entre les caractères mis en évidence chez des variétés soient confirmées dans du matériel génétique en ségrégation, ceci avant toute interprétation physiologique. Un caractère supposé adaptatif pourra ainsi se révéler sans lien direct avec la productivité en condition de sécheresse.

La nature des corrélations entre les caractères va soit faciliter, soit gêner l'obtention par sélection de l'idéotype d'adaptation.

Les corrélations d'ordre physiologique pourront être exploitées si elles sont favorables. Elles peuvent permettre en particulier, l'adoption de tests précoces comme dans le cas de la liaison entre les développement racinaires aux stades juvéniles et adultes, observée chez plusieurs espèces (HURD, 1974 ; TOWLEY-SMITH et al., 1977 ; AHMADI, 1983 ; DE SOUZA, 1984 ; COLEMAN, 1986 ; KHALFAOUI, 1988). Par contre si elles sont défavorables, elles nécessiteront la recherche d'un compromis. C'est notamment le cas des mécanismes physiologiques adaptatifs présentant un coût vis-à-vis de la productivité comme dans le cas de l'opposition entre la limitation de la transpiration par fermeture des stomates et le maintien de l'assimilation photosynthétique (COWAN, 1977). Ce compromis sera obtenu en exerçant une pression de sélection sur chacun des caractères tout au long du programme d'amélioration.

En ce qui concerne les implications des corrélations génétiques sur la sélection, si elles sont favorables, les caractères adaptatifs pourront être co-sélectionnés afin de maintenir l'association entre les allèles favorables. Par

contre, si la corrélation génétique est défavorable vis-à-vis de l'idéotype d'adaptation, un compromis devra être recherché entre les expressions si les gènes ont un fort effet de linkage. On se trouve alors dans un cas similaire à celui des corrélations physiologiques défavorables. Si les gènes sont indépendants, les expressions pourront être contre-sélectionnées afin de dissocier les allèles dans le matériel en ségrégation.

## 2 - Hérédité des caractères adaptatifs

Les Tableaux 8 et 9 présentent un point bibliographique sur l'hérédité des caractères d'évitement et de tolérance à la sécheresse des espèces principalement étudiées. Entre les différentes études, les données chiffrées étant difficilement comparables du fait de la disparité des matériels génétiques, des techniques, des générations, des conditions environnementales et des modèles d'évaluation employés elles ont été remplacées par des appréciations qualitatives.

En premier lieu, ces tableaux mettent en évidence l'étendue extrêmement limitée de nos connaissances dans le domaine de l'hérédité des caractères adaptatifs. Peu d'espèces ont été abordées et de façon très fragmentaire. Or, ces données sont nécessaires à l'optimisation des méthodes de sélection employées dans chaque cas. Elles constituent le troisième domaine de recherche à renforcer.

En effet, suivant les espèces, l'hérédité d'un même caractère varie. C'est par exemple le cas de la quantité de cire épicuticulaire (Tableau n° 8). Ce caractère a une hérédité monogénique chez le blé alors qu'il est polygénique chez le maïs.

Plusieurs caractères adaptatifs sont conditionnés par un nombre réduit de facteurs génétiques. Par exemple, la présence de barbes sur les épis (EVAN et al., 1972). Le reste des caractères possède une hérédité polygénique avec, dans la plupart des cas, une prépondérance marquée des effets génétiques de type additif par rapport à ceux de type non-additif (dominance et épistasie). Malgré une complexité génétique relativement limitée, due aux effets additifs, les estimations des héritabilités au sens large et étroit sont souvent faibles ou très faibles du fait d'un fort effet de l'environnement dans l'expression phénotypique des caractères.

#### IV - CHOIX DE LA METHODE DE SELECTION ADAPTEE

La sélection de trois types d'idéotype en fonction de leur niveau de complexité génétique' va être examinée, en se plaçant à chaque fois dans les cas où les tests de criblage utilisés sont restreints ou larges.

Le premier type correspond à un idéotype comprenant un seul caractère adaptatif monogénique. Il sera aisé à partir d'un géniteur, de transférer l'expression favorable aux variétés performantes à condition de disposer d'un test large permettant de sélectionner dans du matériel en ségrégation. Pour cela, la méthode de sélection la plus performante est celle des Back-cross. Elle permet de transférer essentiellement les allèles favorables, en ne modifiant que très peu le génotype de la variété performante. La difficulté souvent rencontrée provient de l'action marquée du milieu dans l'expression de ces gènes. C'est le cas par exemple, de la quantité de cire épicuticulaire chez le sorgho (BLUM, 1975, 1985). Ce phénomène impose d'homogénéiser au maximum les conditions environnementales ce qui est rendu possible par le nombre d'individus travaillés par Back-cross. Lorsque les techniques *in vitro* de transfert des gènes seront maîtrisées, le génie génétique constituera une méthode efficace et rapide de transfert aux variétés performantes de comportements intéressants conditionnés par des caractères monogéniques.

Le deuxième type correspond à des idéotypes polygéniques comportant quelques caractères, le troisième à des idéotypes très polygéniques associant plusieurs caractères.

Dans ces deux cas, si les tests disponibles sont restreints, il ne pourront être utilisés, nous l'avons vu, que pour identifier les géniteurs correspondant à l'idéotype d'adaptation et pour révéler les meilleurs génotypes à l'issue du programme de sélection. Entre les deux, le choix dans le matériel en ségrégation ne pourra être fait que de façon classique, sur la base du comportement des plantes sur le terrain en conditions de sécheresse. On prendra alors en compte l'aspect visuel des plantes, en s'appuyant notamment sur une échelle de notation arbitraire, et la production, en utilisant notamment un indice de sensibilité.

Si les tests disponibles sont larges, les idéotypes polygéniques comportant quelques caractères pourront être travaillés à l'aide des méthodes classiques de sélection de type généralogique, menées à partir de croisements entre peu de géniteurs. On prendra soin de sélectionner les caractères favorables à partir d'effectifs importants et de privilégier les choix sur apparentés, afin de tenir compte des héritabilités faibles.

Enfin, dans le cas le plus complexe des idéotypes très polygéniques, la méthode classique de sélection employée jusqu'à présent consiste en une sélection indirecte sur la productivité en conditions de sécheresse à partir de croisements simples. Elle présente des limitations importantes qui conduisent à recommander une approche différente où les tests larges jouent un rôle important. Cette approche est basée sur quatre principes :

### 1 - Elargissement de la variabilité génétique travaillée

La méthode de sélection classique est menée à partir de croisements simples entre rarement plus de trois géniteurs. Or le nombre de caractères sélectionnés nécessite de multiplier les géniteurs afin de réunir les expressions favorables au sein du matériel génétique travaillé.

### 2 - Application d'une sélection directe sur les caractères adaptatifs

La méthode de sélection classique peut être qualifiée d'indirecte puisqu'elle évalue le niveau d'adaptation des individus, non pas en déterminant leurs comportements aux différents caractères physiologiques d'adaptation, mais en évaluant l'effet sur la productivité en conditions sèches de la résultante des expressions aux caractères adaptatifs. Les génotypes les plus productifs sont les mieux adaptés. Or, cette démarche présente un inconvénient majeur.

En effet, la sécheresse en un lieu étant variable qualitativement et quantitativement d'une année à l'autre, la pression de sélection exercée est variable d'une génération à l'autre. Elle impose un progrès génétique aléatoire qui tend à plafonner. L'application d'une sélection directe sur les caractères adaptatifs permet de rendre la pression de sélection plus homogène et d'assurer un progrès génétique plus soutenu et continu.

### 3 - Dissociation entre l'amélioration génétique à long terme de celle à court terme

A partir de la variabilité génétique initiale, la méthode de sélection classique de type généalogique impose une pression de sélection élevée sur les individus. Elle entraîne une restriction très rapide de la variabilité génétique et donc un plafonnement du progrès génétique à moyen et long terme. A l'inverse, une pression de sélection faible permettrait de préserver et d'optimiser la variabilité génétique mais empêcherait d'obtenir un taux élevé du progrès génétique et donc des variétés performantes rapidement vulgarisables. Cette opposition fondamentale entre l'amélioration à court et à long terme des caractères génétiques complexes conduit à dissocier le processus d'amélioration à long terme de celui à court terme. L'amélioration à long terme est menée à l'aide des méthodes de sélection de type récurrente sur des populations à

large base génétique. Elles permettent grâce à une pression de sélection modérée de préserver la variabilité génétique et donc le progrès à long terme. L'amélioration à court terme est conduite à l'aide des méthodes de création variétale classiques à partir des populations améliorées par sélection récurrente. Elles permettent grâce à une pression de sélection élevée, de créer rapidement des variétés améliorées vulgarisables.

#### 4 - Dissociation de la sélection pour la productivité de celle pour les caractères adaptatifs

Nous avons vu que nombre de caractères physiologiques adaptatifs présentent un coût physiologique (FISHER, 1979 ; RICHARD, 1982) et certainement une charge génétique vis-à-vis de la productivité.

Deuxièmement, les conditions d'alimentation hydrique favorables à la sélection de certains caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse sont différentes des conditions hydriques favorables à la sélection de la productivité. En effet, les caractères physiologiques inductifs, nécessitent l'intervention de stress hydriques prononcés, c'est le cas notamment de la résistance protoplasmique et de la régulation osmotique, alors que les différences entre les génotypes pour les caractères de productivité s'exprimeront au mieux lorsque les conditions d'alimentation hydrique seront à leur niveau optimal pour la région considérée, donc en l'absence de sécheresse marquée.

Les corrélations physiologiques négatives entre certains caractères adaptatifs et la productivité et d'autre part, l'opposition entre les conditions d'alimentation hydriques favorables à la sélection des caractères d'adaptation et celles favorables à la sélection de la productivité, conduisent à dissocier la sélection pour la productivité de celle pour les caractères, adaptatifs.

La sélection récurrente permet de mener ces deux sélections selon deux processus qui se déroulent en parallèle. A partir d'une population, une partie des individus sont testés *en* conditions contrôlées pour les caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse, après induction d'une sécheresse. Son application a l'avantage d'être relativement reproductible de cycle en cycle, permettant de maintenir une pression de sélection constante, facteur important d'optimisation de la sélection (BLUM, 1985). Une deuxième partie des individus sont sélectionnés pour la productivité et les caractères agronomiques à partir d'un essai comparatif sur le terrain. Une irrigation d'appoint est éventuellement apportée pour éviter les stress trop sévères. Les individus retenus à l'issue des tests physiologiques sont alors intercroisés avec les meilleurs individus issus de l'essai agronomique, afin d'associer leurs

qualités respectives dans les mêmes génotypes. Le produit de ces croisements constitue la population améliorée qui est à son tour sélectionnée selon les deux processus. Ce schéma de sélection peut être qualifié de "divergent-convergent".

Selon le principe de dissociation de l'amélioration génétique à long terme de celle à court terme, les populations améliorées par sélection recurrenente sont alors le point de départ de méthodes classiques de création variétale.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHMADI N., 1983 - Variabilité génétique et héritabilité de mécanismes de tolérance à la sécheresse chez le riz *Oryza sativa* L. 1. Développement du système racinaire. 2. Sensibilité stomatique au déficit hydrique. *Agro. Trop.*, 38 : 110-122.
- BLUM A., 1975. \* Effect of the BM gene in epicuticular wax deposition and the spectral characteristics of Sorghum Leaves. *SABRAO J.*, 7 : 45-52.
- BLUM A., 1985 = Selection criteria for improving drought resistance in sorghum : a review. In : Actes Colloque "Résistance à la sécheresse en milieu inter-tropical", Sept. 1984, Dakar, 273-283.
- COLEMAN W.K., 1986 - Water relations of the potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars Raritan and Shepody. *Amer. Potato J.*, 263-276.
- COHAN I.R., FARQUHAR G.O., 1977 = Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In : Actes Symp. *Soc. Exp. Biol.*, 31 : 471-505.
- DE SOUZA J.G., GILES J.A., NETO M.B., 1984 - Selection for water stress tolerance in Upland cotton in the northeast of Brasil. *Trop. Agric.*, 61 : 2-4.
- EVAN L.T., BINGHAM, P. JACKSON and P. SUTHERLAND, 1972 - Effect of awns and drought on the supply of photosynthate and its distribution within wheat ears. *Ann. Appl. Biol.*, 70 : 67-76.
- FISHER D.A., 1973 - The effect of water stress at various stages of development on yield processes in wheat. In : *Plant response to climatic factors*. Slatyer R.O., ed., UNESCO, Paris, 233-241.
- FISHER R.A., WOOD J.T., 1979 - Drought resistance in spring wheat cultivars. III. Yield associations with morpho-physiological traits. *Aust. J. Res.*, 30: 1001-1020.

- HALL A.E., FOSTER F.W., WAINES J.G., 1979 - Crop adaptation to environments. A.E. Hall, G.H. Cannell, H.W. Lawton, eds, Springer-Verlag, Berlin, New-York, 148-179.
- HURD E.A., 1974 - Phenotype and drought tolerance in wheat. Agric. Meteo., 14, 39-55.
- KHALFAOUI, J.-L., 1988 - Approche de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse des espèces cultivées en zones semi-arides. Application au cas de l'arachide (*Arachis Hypogaea* L.) destinée à la région sèche du Sénégal. Thèse Université d'Orsay. 297 p.
- KHALFAOUI, J.-L., 1990a.- Etude des composantes de la précocité chez l'arachide. Oléagineux, 45 : 81-87.
- KHALFAOUI, J.-L., 1990b - Hérité de la précocité extrême dans le cas d'un croisement entre deux variétés d'arachide Spanish. Oléagineux, 45 : 419-436.
- LEVITT J., 1981 - Response of plants to environmental stresses. Academic Press, New-York, London, 697 p.
- RICHARD R.A., 1982 - Breeding and selecting for drought resistance in wheat. In : Actes Symp. "Drought resistance in crops with emphasis on rice", IRRI, ed., Los Banos, Philippines, 303-316.
- SLATYER R.O., 1973 - The effect on internal status on plant growth development and yield. In : Plant response to climatic factors. Slatyer R.O., ed., UNESCO, Paris, 117-191.
- TOWNLEY-SMITH T.F., HURD E.A., 1977 - Testing and selecting for drought resistance in wheat. In : Stress physiology in crop plants, H. Mussel & R.C. Staples, eds., Wiley-Interscience, New-York, 447-464.
- TURK, 1979 - Adaptation of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp) to drought, Ph. D. Thesis, Riverside, Univ. California, USA.

Tableau n°1: Variabilités génétiques des mécanismes d'esquive de la sécheresse.

MECANISMES	GRAMINEES					LEGUMINEUSES				AUTRES				
	B L E	M A L S	M 1 L	O R G E	R	S O R G H O	A R A C H I D E	N 1 E B E	P O L S	S O J A	C O T O N	P A L M I E R H U 1	P O M M E T E R R E	T O U R N E S O L
-Précocité	+	+	+			+	+	+	+	+	+		+	+
-Décalage de la Phase sensible durant le cycle.		+												
-Plasticité de développemnet	+	+				+	+	+	+	+	+		+	+

Légende: + = existence d'une variabilité génétique  
 +/- = variabilité génétique limitée  
 0 = absence de variabilité génétique  
 ( ) = non établi avec certitude





Tableau n°3: Variabilités génétiques des mécanismes de tolérance à la sécheresse.

MECANISMES	GRAMINEES						LEGUMINEUSES				AUTRES			
	B L E	M A I S	M 1 L	O R G E	R 1 Z	S O R G H O	A R A C H I D E	N I E B E	P O I S	S O J A	C O T O N	P A L M I E R H U I	P O M M E T E R R E	T O U R N E S O L
-germination sous <b>pressio</b> osmotique élevée	+	+		+		+	+			+				
-tolérance à la <b>déshydra</b> - tion (et à la chaleur) : *stabilité des membranes <b>protoplasmiques</b>	+	+	+			+	+			t	+	+	+	+
*stabilité des protéines (dont les protéines de photosynthèse)	+	+	+	+	+								+	
-maintien <b>turgescence</b> : *ajustement osmotique	+		+		O	+		O		(O)				O
*élasticité des tissus	+				-			+						
maintien photosynthèse : Quantité de protéines/ unité surface foliaire	+						+			t	+			
*barbes	+			+										
maintien de la <b>production</b> des oraaes récoltés : *changement dans la répar tition des assimilants														
*effet de compensation des composantes de la production	+													
*modification du métabo lisme (hormones)	+	+	+	+		+	+		+					

Tableau n°4: Variabilités génétiques comparées des caractères d'évitement entre le blé et le pois.

MECANISMES D'EVITEMENT	BLE	POIS
<b>SURFACE FOLIAIRE :</b> *caractères constitutifs *caractères inductibles -taille des feuilles -sénescence des feuilles	+	
<b>RÉSISTANCE STOMATIQUE :</b> *fermeture des stomates avec réserves glucidiques et capacité de remobilisation *taux de transpiration à ouverture complète *stomates: densité-taille-nombre total	0 + 0 +	(+)   +
<b>RÉSISTANCE CUTICULAIRE :</b> *cire épicuticulaire *cohésion des cellules	+	
<b>PUBESCENCE DES FEUILLES :</b>	t	
<b>INTERCEPTION DES RADIATIONS :</b> *surface des feuilles (au-dessus) *réflexion des feuilles *angles des feuilles *mouvement des feuilles : -flétrissement -enroulement -parahéliotropie -barbes	     t  t	
<b>CROISSANCE RACINAIRE :</b> *taux de croissance initiale *profondeur *densité racinaire	+ + +	
<b>RÉSISTANCE HYDRAULIQUE DES RACINES</b> *diamètres des vaisseaux xylémiens *nombre de vaisseaux xylémiens	t +-	







Table 7: Corrélations établies entre les caractères de tolérance à la sécheresse et l'adaptation à la sécheresse.

MECANISMES	GRAMINEES					LEGUMINEUSES				AUTRES				
	B L E	M A L S	M L L	O R G E	R I Z	S O R G H O	A R A C H I D E	N I E B E	P O L I S	S O J A	C O T O N	P A L M I E R H U 1	P O M M E T E R R E	T O U R N E S O L
germination sous pressio osmotique élevée	<del>AS</del>	ASP		<del>AS</del>		ASP				<del>P</del>				
tolérance à la déshydratation (et à La chaleur) : *stabilité des membranes protoplasmiques *stabilité des protéines (dont les protéines de photosynthèse)		AC ASP	AC			ACP			AS			AC	ASP	
maintien turgescence : *ajustement osmotique *élasticité des tissus	P	ASP		P		AS								
maintien photosynthèse : *quantité de protéines/ unité surface foliaire *barbes	P		AS			ASP	AS							
maintien de la productio des organes récoltés : *changement dans la répa tition des assimilants *effet de compensation des composantes de la production *modification du métab. Proline Acide Abscissique	AS	AS AS	<del>AS</del>	ASP		AS	AS)	AS						

**Table 8: Hérité des mécanismes d'évitement de la sécheresse chez les principales espèces étudiées.**

MECHANISMS	Gramineous						Leguminous	Other
	Barley	Matze	Pearl Millet	Rice	Sorghum	Wheat	Peanut	Cotton
<b>1) Reduction of water loss</b>								
- Leaf area	A ha= 1 to H					A >> NA h <sub>n</sub> = 1 to H		h <sub>n</sub> = 1
- Stomatal resistance : . stomatal closure		A >> NA		A Q			A >> NA	A, NA h <sub>n</sub> = 1
with glucidic reserves . stomatal density and size	A h <sub>n</sub> = 1 to H	A, NA fewgen		A, NA	A >> NA			h <sub>b</sub> = 1
- Cuticular resistance :					A	A > NA h <sub>n</sub> = 1 to M		
. epicuticular wax		polygen		A h <sub>b</sub> = H R <sub>n</sub> =	A >> NA Q fewgen	monogen		
- Reduction of interception of radiations :								
. leaf area (above)								
. leaf reflectance :								
* epicuticular wax (above)								
* leaves angle	h <sub>n</sub> = 1 to M							
* spikelets				h <sub>b</sub> = 1 to monogen		monogen		
<b>2) Water absorption</b>								
- Roots growth :		A > NA						
. rate of Initial growth				A > NA Q	(A, NA)	A >> NA	A > NA	h <sub>b</sub> = M
. depth			NA > A	A > NA hm = M		A > NA	A >> NA	
. number of roots			NA > A	A > NA		A > NA Q	A	
- Hydraulic resistance of roots :								
. diameters of xylem vessels				A > NA h <sub>n</sub> = M		h <sub>n</sub> = M		
. number of xylem vessels						h <sub>n</sub> = M		

légende: (Tableau n°9)

**Table 9: Hérité des mécanismes de tolérance à la sécheresse chez les principales espèces étudiées.**

	GRAMINACEOUS		LEGUMINOUS		OTHER
	BARLEY	MAIZE	PEANUT	SOYBEAN	COTTON
<ul style="list-style-type: none"> <li>- Germination under high osmotic pressure</li>   <li>- Tolerance to dehydration (and heat) : stability of protoplasmic membranes</li> </ul>		$A \gg NA$ $\text{♀}$ fewgen			
		A - NA	A >> NA	$h_n = M \text{ to } H$	hb = 1 to M

legend :

- |                               |                                  |                             |
|-------------------------------|----------------------------------|-----------------------------|
| A = additive effects          | $h_n$ = narrow sens heritability | monogen = less than 3 genes |
| NA = non-additive effects     | hb = broad sens heritability     | fewgen = less than 6 genes  |
| >> = much more important than | 1 = low (0 - 33 %)               | polygen = more than 5 genes |
| > = more important than       | M = moderate (34 - 66 %)         |                             |
| ≥ = more important or equal   | H = high (67 - 100 %)            |                             |
| ≈ = equivalent to             | ♀ = maternal effect              |                             |